

Anatomía de flor y fruto de *Vassobia breviflora* (Solanaceae) en el sur de las Yungas australes (Argentina)

Anatomy of flower and fruit of *Vassobia breviflora* (Solanaceae) in the south of the southern Yungas (Argentina)

Bernacki FG¹, PL Albornoz^{1,2}, M Valoy¹, M Ordano^{1,3}

Resumen. Solanaceae es una familia con aproximadamente 2400 especies de distribución cosmopolita. *Vassobia breviflora* es la única especie del género presente en Argentina. El objetivo de este trabajo fue revisar y caracterizar la anatomía de la flor y fruto de *V. breviflora* a partir de muestras recolectadas en poblaciones de las Yungas del noroeste argentino. Se aplicaron técnicas anatómicas convencionales. Los resultados mostraron que la mayoría de las estructuras de la flor, el fruto y la semilla no difirieron de lo previamente reportado respecto de la organización estructural descrita para otras especies de Solanaceae. No obstante, por primera vez, describimos el androceo, el fruto, la semilla, pedicelo floral y frutal, cinco tipos de tricomas y cinco tipos de estomas en el perianto. Encontramos diferencias en la forma del tejido de transmisión y del tipo de óvulo respecto de lo previamente descrito. Además, localizamos el parénquima y las células epidérmicas secretoras del nectario. En el contexto de la familia Solanaceae, discutimos la función y valor diagnóstico de las estructuras descriptas.

Palabras clave: Anatomía; Solanaceae; Flor; Fruto; Semilla.

Abstract. Solanaceae is a family with nearly 2400 species of cosmopolitan distribution. *Vassobia breviflora* is the only species of the genus present in Argentina. The goal of this work was to review and characterize the anatomy of the flower and fruit of *V. breviflora* from samples collected in populations of Yungas in the Argentine Northwest. Conventional anatomical techniques were applied. The results showed that most flower, fruit and seed structures did not differ from those previously reported regarding the structural organization described for other species of the Solanaceae family. However, for the first time, we described the androecium, fruit, seed, floral and fruit pedicels, five types of trichomes and five types of stomata in the perianth. We found some differences in the shape of the transmission tissue and in the type of ovule with respect to that previously reported. Also, we located the parenchyma and the epidermic secretory cells of the nectary. In the context of the family Solanaceae, we discussed the function and diagnostic value of the described structures.

Keywords: Anatomy; Solanaceae; Flower; Fruit; Seed.

¹ Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, T4000JFE, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina.

² Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Miguel Lillo 205, T4000JFE, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina,

³ Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

Address Correspondence to: Patricia L. Albornoz, e-mail: albornoz@csnat.unt.edu.ar

Recibido / Received 26.X.2014. Aceptado / Accepted 13.XII.2014.

INTRODUCCIÓN

La descripción y determinación de funciones de caracteres anatómicos en especies de Solanaceae son de fundamental interés para entender la evolución de órganos y rasgos, evaluar hipótesis filogenéticas para la familia (Armstrong, 1986; Bernardello et al., 1995; Smith y Baum, 2006; Bernardello, 2007; Chiarini y Barboza, 2009; Liscovsky et al., 2009; Knapp, 2010; Pabón-Mora y Litt, 2011), examinar la variación en caracteres debida a factores bióticos y abióticos (Carlquist, 1992; Chiarini y Barboza, 2007; Lima et al., 2010; Arambarri et al., 2011), y realizar determinaciones taxonómicas con muestras de interés agronómico, arqueológico, ecológico, fitoterapéutico o etnobotánico (Colares et al., 1999; Freire et al., 2005; Ávila et al., 2007; Arambarri et al., 2010).

En Argentina se registran al menos 528 especies de Solanaceae correspondientes a 41 géneros (Zuloaga et al., 2008), entre los cuales *Vassobia* Rusby es un género monofilético (Smith y Baum, 2006) con especies arbustivas o arbóreas (Hunziker, 1984). Entre las dos especies integrantes del género con nominación sin controversias al presente (Zuloaga et al., 2008; Knapp, 2010; Jørgensen et al., 2014), *Vassobia breviflora* (Sendtn.) Hunz. es la única que se distribuye en Argentina, en el norte y centro-este del país (Cabrera, 1979; Anton y Zuloaga, 2013). La morfología y anatomía de especies de Solanaceae es bien conocida en especies cultivadas, pero mucho menos es conocida para especies nativas como *V. breviflora*.

Los primeros antecedentes anatómicos para la familia y el género *Vassobia* fueron reportados por Solereder (1908) y Metcalfe y Chalk (1950), quienes mencionaron la presencia de tricomas simples y glandulares en la hoja, con estomas anomocíticos y anisocíticos como características de la familia. Desde entonces, la anatomía foliar de *V. breviflora* fue descrita por Colares et al. (1999), quienes distinguieron la especie de otras nueve especies de Solanaceae de varios géneros por presentar hojas hipostomáticas con epidermis con cutícula lisa en el haz y el envés. En un estudio sobre la anatomía foliar de especies medicinales de las Yungas de Argentina, Arambarri et al. (2009) categorizaron a *V. breviflora* dentro del grupo de especies con hojas pubescentes y parénquima con arena cristalina, con vena media con haz bicolateral, y pecíolo bilobado en corte transversal, y distinguieron la especie por la ausencia de tricomas estrellados.

En cuanto a la anatomía de estructuras reproductivas, Hunziker (1984) distinguió a *Vassobia* por presentar bayas con pericarpo y placenta de crecimiento centrífugo confundidos en un parénquima donde están sumidas las semillas, y siempre con concreciones esclerosas. Estas características distinguen a *Vassobia* de *Capsicum* (pericarpo y placenta independientes, sin concreciones esclerosas: Hunziker, 1984). Hunziker (1984) también mencionó que la forma de las células terminales de los tricomas de la corola es variable, y agrupó a *V. breviflora* y *V. dichotoma* como formas con co-

rolas glabras; mientras que la presencia de un anillo de tricomas en la base de la corola distingue a *Eriolarynx*, género de parentesco controvertido con *Vassobia* (Hunziker, 1984; Smith y Baum, 2006). Cocucci (1988) describió la morfología floral de especies de Solanaceae en relación al sistema de polinización, y de interés anatómico describió la posición de canales inter-estaminales del nectario discoidal, que se halla en la base del ovario y es de tipo I (Bernardello, 1983). Hu y Saedler (2007) estudiaron el síndrome de cáliz inflado en Solanaceae y determinaron que las áreas de la superficie celular del cáliz presentan un incremento en *V. breviflora* en comparación con otras especies.

El estudio de Moscone (1986) es el más completo hasta el presente en términos de la caracterización anatómica floral de *V. breviflora*, y describió al estigma, estilo, ovario, óvulo y nectario. La mayoría de las características descritas por Moscone (1986) no difieren de otras Solanaceae, con excepción de características que distinguen a *V. breviflora* de *Eriolarynx lorentzii*. En particular, *V. breviflora* presenta un estilo mesógino como carácter distintivo (Moscone, 1986). Sin embargo, esta información es escasa y fragmentada como para comprender la anatomía de estructuras reproductivas de la especie. En este trabajo proponemos profundizar el estudio de los rasgos anatómicos florales y describir en conjunto la anatomía de flor (perianto, gineceo y androceo), fruto y semilla de *Vassobia breviflora* en el sur de las Yungas australes, y discutir las potenciales funciones de las estructuras descritas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de estudio. *Vassobia breviflora* se distribuye en Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Brasil (Anton y Zuloaga, 2013). En el noroeste de Argentina es común en bordes de bosques de la región de las Yungas australes y en bosques de zonas de transición del dominio fitogeográfico del Chaco (Omar Varela, *com. pers.*), hasta aproximadamente 2000 m s.n.m. *Vassobia breviflora* es conocida vulgarmente en la región como “candelilla”, “puchancho” o “chal-chal de gallina”. Nombres tales como “ischivil” o “palo negro” (mencionados por Hunziker, 1984) podrían ser nombres aplicados a varias especies (Mariano Ordano, *obs. pers.*). Es perenne, de hasta aproximadamente 15 m de altura y se ramifica desde la base. Las flores son hermafroditas, con simetría radial, pentámeras, con corola acampanada de color lilacino a rosado. Los frutos son bayas globoso-deprimidas, anaranjadas a rojo-cereza de aproximadamente medio centímetro de diámetro. Flores y frutos se encuentran solitarios o en braquiblastos breves. Algunas anomalías estructurales en ramas, hojas y flores podrían atribuirse a la interacción con hongos (Pucciniaceae, Uredinales). La floración y fructificación se producen en primavera y verano, es polinizada por insectos (principalmente abejas) y los frutos son consumidos por aves y murciélagos por lo que la dispersión de semillas se presume que ocurre por endozooco-

ria (para más detalles ver Digilio y Legname, 1966; Hunziker, 1977, 1984; Cabrera, 1979; Legname, 1982; Moscone, 1986; Cocucci, 1988; Colares et al., 1999; Taura y Laroca, 2004; Almeida et al., 2005; Liebsch y Mikich, 2009; Bernacki, 2014). *Vassobia breviflora* tiene propiedades medicinales (asociadas a la presencia de withaferina) y los frutos son ocasionalmente consumidos por humanos (Martínez Crovetto, 1981; Hilgert, 1999; Salvat et al., 2001; Schmeda-Hirschmann et al., 2005; Rondina et al., 2008; Samadi et al., 2010).

Muestreo y procesamiento. Durante 2013 se recolectó material (botones florales, flores maduras y frutos maduros) de las localidades de Hualinchay, Dpto. Trancas, Tucumán (26° 18' S, 65° 37' O, 1700 m s.n.m.), El Cadillal, Dpto. Taquí Viejo, Tucumán (26° 36' S, 65° 10' O, 600 m s.n.m.) y La Viña, Dpto. Paclín, Catamarca (28° 05' S, 65° 36' O, 700 m s.n.m.). En cada sitio se seleccionaron al azar cinco individuos y en cada uno de ellos se colectaron flores (en primordio y antesis) y frutos (tres por cada reproductivo), los que fueron conservados en FAA (1/1/8, v/v/v, formol, ácido acético glacial, etanol 80°).

Para la caracterización de las epidermis del perianto se suergieron las estructuras en hipoclorito de sodio concentrado (55 g/L), hasta la aclaración de los tejidos (4 a 5 horas aproximadamente). Luego se realizaron numerosos lavados con agua destilada, y se colocaron en hidrato de cloral (5 g en 2 mL de agua destilada) durante 1 hora para quitarle opacidad (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). Para la obtención de las epidermis de frutos se procedió a tomar la porción media de los mismos y se aplicó la técnica de Metcalfe (D'Ambrogio de Argüeso, 1986). Las tinciones empleadas fueron violeta cristal y safranina. Se realizaron secciones transversales, a mano alzada, según técnicas convencionales de la parte media del perianto, pedicelo floral, anteras, filamento, estilo, ovario, fruto y pedicelo frutal. Los cortes fueron teñidos con azul astral-safranina. Todos los preparados fueron montados en agua glicerina (1:1). En la clasificación de los estomas se siguió a Dilcher (1974). En cada muestra floral se midió el tamaño promedio de estomas y tricomas ($n = 15$). Botones florales fijados en glutaraldehído se utilizaron para realizar secciones transversales con el ultramicrotomo Sorvall, las que fueron teñidas con azul de toluidina, para visualizar la organización estructural de las piezas florales.

Las observaciones se realizaron en microscopio estereoscópico (Olympus SZX7) y microscopio óptico (Carl Zeiss Axiostar Plus, Instituto de Morfología Vegetal, Fundación Miguel Lillo). Las fotos fueron tomadas con cámara digital Canon A620, Power Shot 7,1 MP y Olympus SP-350 de 8 MP. Además se utilizó microscopía electrónica de barrido (JEOL 35 CF, Centro Integral de Microscopía Electrónica, CIME-INSIBIO-UNT-CONICET). Con excepción del tamaño de las flores y frutos, no se detectaron variaciones significativas en la estructura anatómica y composición de rasgos

entre las tres localidades, por lo que se presenta una única descripción. En los casos que se consideró necesario, se indica la procedencia del material.

RESULTADOS

Descripción morfológica. La flor de *V. breviflora* presentó 5 estambres, cada uno con una placa basal y anteras de inserción basifija (Fig. 1 A); el ovario fue súpero, estilo único y estigma bilobado. El perianto soldado y pubescente, principalmente en la superficie abaxial, formado por 4-6 pétalos (mediana = 5,00; media = 4,87; desvío estándar = 0,51; $N = 15$) y 5 sépalos. El fruto fue una baya globosa deprimida de color anaranjada a anaranjada rojiza, contuvo de 45 a 63 semillas (mediana = 35,00; media = 36,61; desvío estándar = 10,74; $N = 19$).

Anatomía del perianto. En vista paradermal, las epidermis del perianto presentaron células isodiamétricas con paredes rectas a curvas (Fig. 1 B). Los tricomas en sépalos y en pétalos fueron de tipo simple y glandular. Los tricomas simples pluricelulares con pared gruesa y cutícula ornamentada fueron de tres tipos: (a) uniseriado con 3 a 5 células, con la célula terminal rígida (Fig. 1 C-E), (b) pie uniseriado con extremo ramificado uniseriado (Fig. 1 F), (c) pie biseriado con extremo uniseriado que puede o no ramificarse (Fig. 1 G). Los tricomas glandulares con cutícula lisa fueron de dos tipos: (a) pie unicelular con cabeza pluricelular uni o pluriseriada (Fig. 1 H, 1 I), (b) pie bicelular uniseriado y cabeza pluricelular (4 a 6 células) (Fig. 1 J). Los estomas se hallaron en ambas epidermis, siendo escasos en la superficie adaxial, y fueron de tipo anomocítico, hemiparacítico, actinocítico, braquiparacítico y ciclocítico incompleto (Fig. 1 K-N).

En sección transversal ambas epidermis del perianto fueron unistratas con cutícula estriada; mesófilo homogéneo, parenquimático en pétalos y colenquimático en sépalos; haces vasculares colaterales (Fig. 1 O).

Anatomía del gineceo. El ovario súpero fue piriforme con estilo cilíndrico, excepto en tercio distal donde fue comprimido lateralmente. El estigma fue bilobado, húmedo, y con papilas estigmáticas unicelulares (Fig. 1 A, 2 A).

En sección transversal el ovario presentó dos lóculos, ocasionalmente tres, con placentación axilar, donde se insertaron de 32 a 64 óvulos anátropos (mediana = 49,50; media = 49,52; desvío estándar = 6,45; $N = 30$; Fig. 2 B-D). La pared del ovario presentó ambas epidermis unistratas, entre las cuales se encontró un parénquima homogéneo con 8 a 11 capas de células. Los haces vasculares dorsales, marginales y ventrales fueron colaterales (Fig. 2 E).

En sección longitudinal, en la base del ovario, se observó una zona apenas diferenciada que correspondió a un nectario floral, anular, de tipo I (poco visible) y nupcial (relacionado

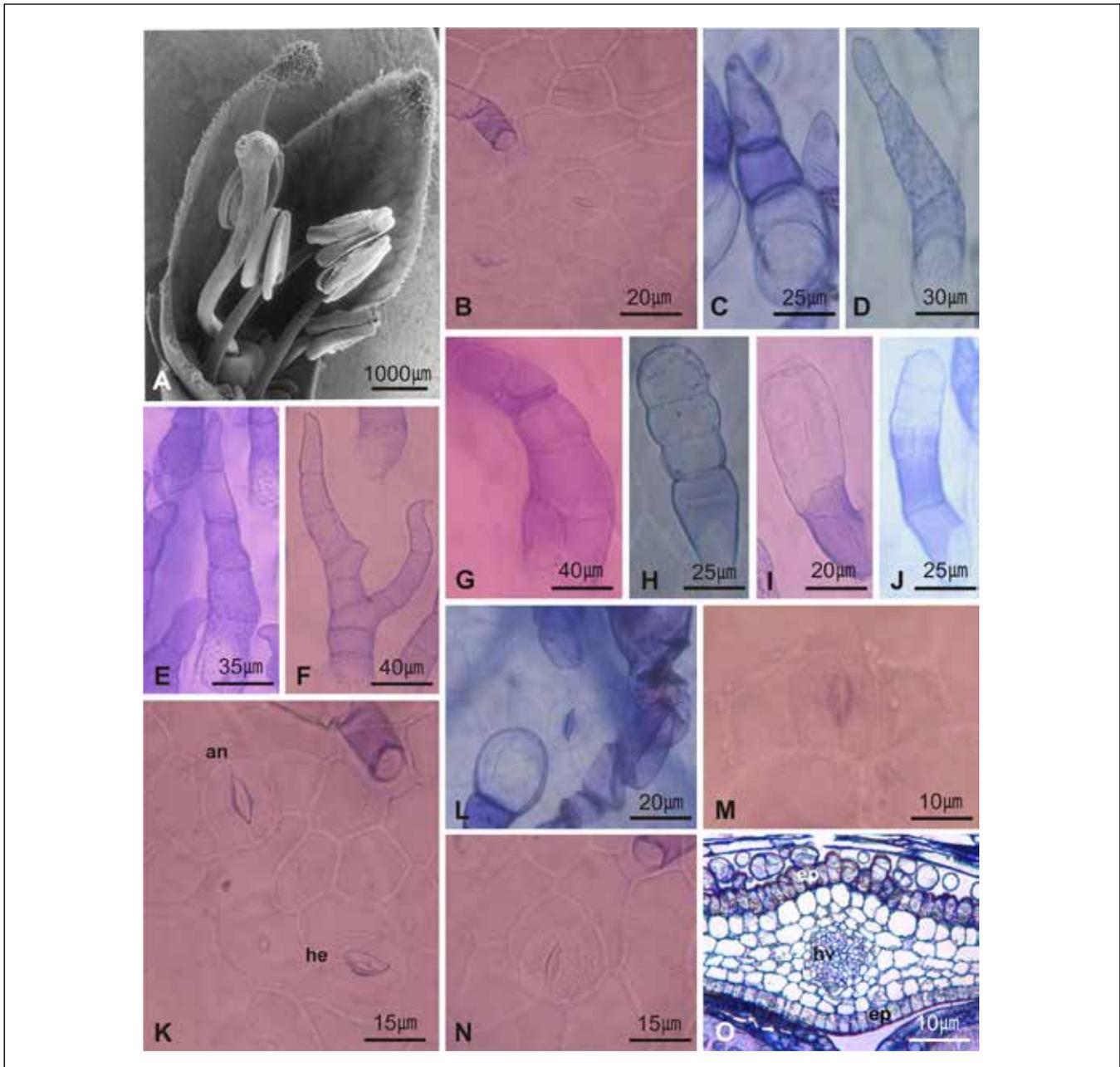


Fig. 1. Anatomía del perianto. (A) Estructuras florales (x20); (B) Epidermis inferior de pétalo (x40); (C-G) Tricomas simples (x63); (C) Pluricelular, uniseriado con 3 células; (D) Pluricelular, uniseriado con 4 células; (E) Pluricelular, uniseriado con 5 células; (F) Tricoma pluricelular, uniseriado con extremo ramificado; (G) pluricelular, con pie biseriado y extremo uniseriado; (H-J) Tricomas glandulares (x63); (H) Pie unicelular, cabeza pluricelular uniseriada; (I) Pie unicelular, cabeza pluricelular pluriseriada; (J) Pie bicelular uniseriado y cabeza pluricelular; (K) Estoma anomocítico y hemiparacítico (x40); (L) Estoma actinocítico (x40); (M) Estoma braquiparacítico (x40); (N) Estoma ciclocítico incompleto (x40); (O) Sección transversal del pétalo (x63). Referencia: an, estoma anomocítico; ep, epidermis; he, estoma hemiparacítico; hv, haz vascular. El Cadillal: A-D, O; La Viña: E-K, N; Hualinchay: L, M.

Fig. 1. Anatomy of the perianth. (A) Floral structures (x20); (B) Lower epidermis of the petal (x40); (C-G) Single trichomes (x63); (C) Pluricellular, uniseriate with 3 cells; (D) Pluricellular, uniseriate with 4 cells; (E) Pluricellular, uniseriate with 5 cells; (F) Trichome pluricellular, uniseriate with branched end; (G) pluricellular, with biserial foot and uniseriate extreme; (H-J) Glandular trichomes (x63); (H) Unicellular foot, pluricellular uniseriate head; (I) Unicellular foot, pluricellular pluriseriate head; (J) Bicellular uniseriate foot and pluricellular head; (K) Anomocytic and hemiparacytic stomata (x40); (L) Actinocytic stomata (x40); (M) Braquiparacytic stomata (x40); (N) Incomplete cyclocytic stomata (x40); (O) Transverse section of the petal (x63). References: an, anomocytic stomata; ep, epidermis; he, hemiparacytic stomata; hv, vascular bundle. El Cadillal: A-D, O; La Viña: E-K, N; Hualinchay: L, M.

con la polinización) (Fig. 2 F). La epidermis del nectario presentó células secretoras alargadas, parénquima subepidérmico con 8 a 12 capas de células (Fig. 2 G). Internamente el parénquima secretor presentó células con citoplasma periférico denso (Fig. 2 H). La vascularización en la base del ovario fue

de origen talámico y llegó hasta el parénquima secretor donde se observaron segmentos de vasos y elementos floemáticos (Fig. 2 H). Además, se revelaron cristales de oxalato de calcio en forma de drusas alineados en el parénquima próximo a la epidermis interna del ovario (Fig. 2 I).

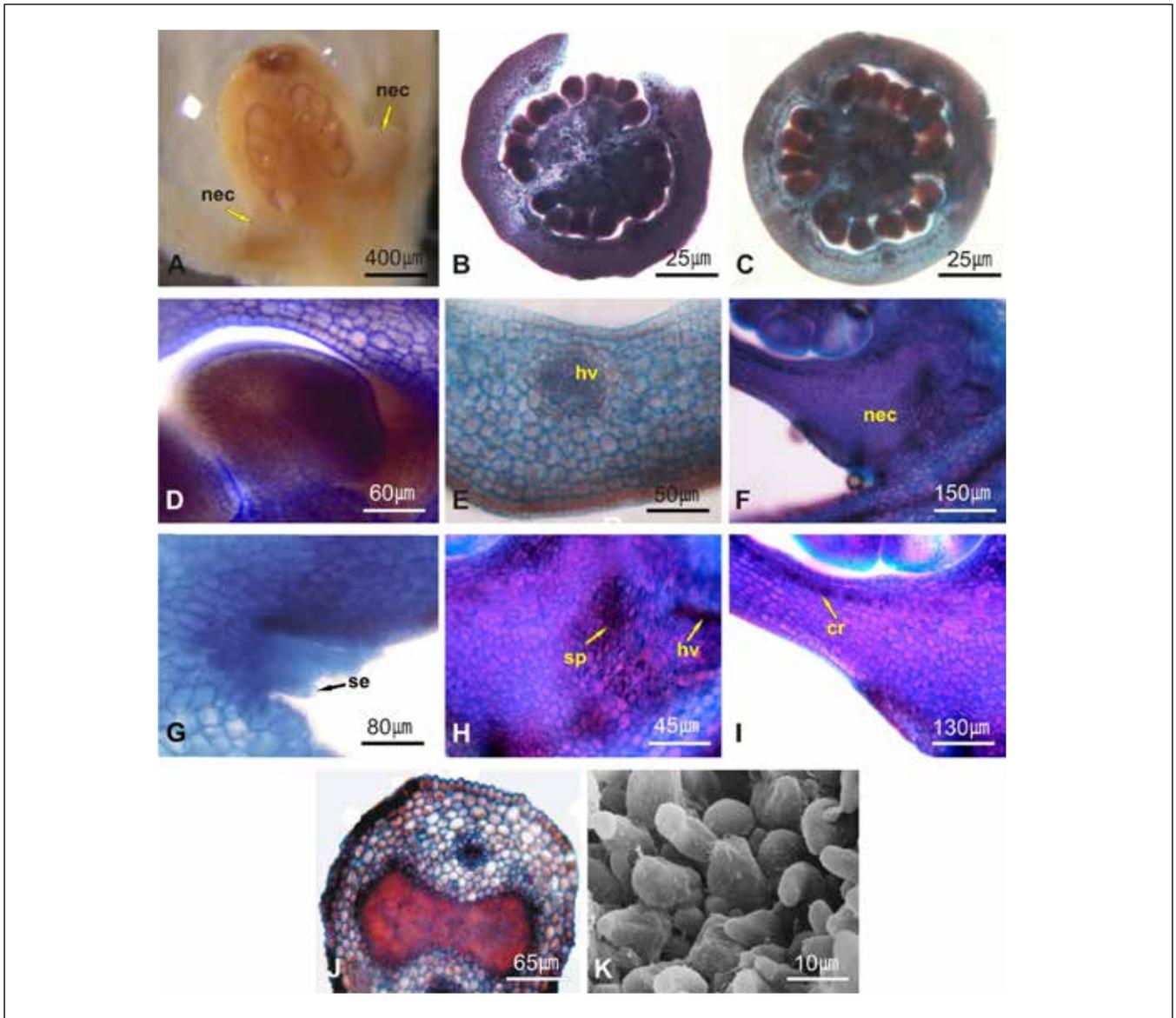


Fig. 2. Anatomía del gineceo. (A) Sección longitudinal de ovario súpero (x63); (B-E) Sección transversal de ovario; (B) Ovario bilocular (x5); (C) Ovario trilocular (x5); (D) Óvulo anátropo (x20); (E) Pared del ovario (x40); (F) Ubicación del nectario (x40); (G) Detalle de células epidérmicas secretoras del nectario (x63); (H) Parénquima secretor del nectario (x63); (I) Cristales de oxalato de calcio en pared ovárica (x40); (J) Sección transversal de estilo medio con tejido de transmisión alteriforme (x20); (K) Tricomas estigmáticos unicelulares (x1200). Referencias: se, epidermis secretora; hv, haz vascular; nec, nectario; sp, parénquima secretor; cr: cristales de oxalato de calcio. Hualinchay: A-I; La Viña: J, K.

Fig. 2. Anatomy of the androecium. (A) Longitudinal section of ovary superior (x63); (B-E) Transversal section of the ovary; (B) Bilocular ovary (x5); (C) Trilocular ovary (x5); (D) Anatropous ovule (x20); (E) Ovary wall (x40); (F) Nectary position (x40); (G) Details of the secretory epidermic cells of the nectary (x63); (H) Secretory parenchyma of the nectary (x63); (I) Oxalate crystals in the ovarian wall (x40); (J) Transversal section of the mid style with alteriform transmission tissue (x20); (K) Unicellular trichomes of the stigma (x1200). References: se, secretory epidermis; hv, vascular bundle; nec, nectary; sp, secretory parenchyma; cr: calcium oxalate crystals. Hualinchay: A-I; La Viña: J, K.

El estilo en sección transversal a la altura media presentó epidermis unistrata con cutícula gruesa ornamentada. Por debajo se observó un parénquima con 5 a 12 capas de células, en el cual se incluyeron dos haces vasculares colaterales, en el centro el tejido de transmisión fue de forma alteriforme; este tejido fue circular en la proximidad al ovario (Fig. 2 J). El estigma, en sección transversal, fue estructuralmente similar al estilo, encontrándose numerosos tricomas unicelulares (Fig. 2 K).

Anatomía del androceo. *Vassobia breviflora* presentó 5 estambres (raramente 4 o 6, mediana = 5,00; media = 5,00; desvío estándar = 0,26; N = 15). Cada uno presentó una antera lacrimiforme de dehiscencia longitudinal e inserción basifija; filamento corto; placa basal de forma auricular en la base de cada filamento, la que se encontró conectada con las placas adyacentes (Fig. 1 A, Fig. 3 A, B).

En vista superficial la epidermis de la antera presentó células rectangulares alargadas con paredes engrosadas rectas a curvas (Fig. 3 C). En sección transversal la antera presentó dos tecas unidas por el tejido conectivo en el cual se observó un haz vascular con el xilema central rodeado por floema (Fig. 3 D). Cada teca, contuvo dos sacos polínicos, presentó la epidermis unistrata con pared y cutícula gruesa y lisa, internamente se observó el endotecio con engrosamientos en forma de "U" con la luz dirigida hacia la epidermis. Le siguieron el tapete formado por células isodiamétricas con paredes delgadas, y el saco polínico con granos de polen tricolporados (Fig. 3 E).

El filamento en sección transversal presentó una epidermis unistrata con cutícula gruesa y lisa. Internamente se observó un tejido parenquimático con espacios intercelulares formado por 4 a 5 capas de células. La vascularización mostró al xilema rodeado de floema (Fig. 3 F).

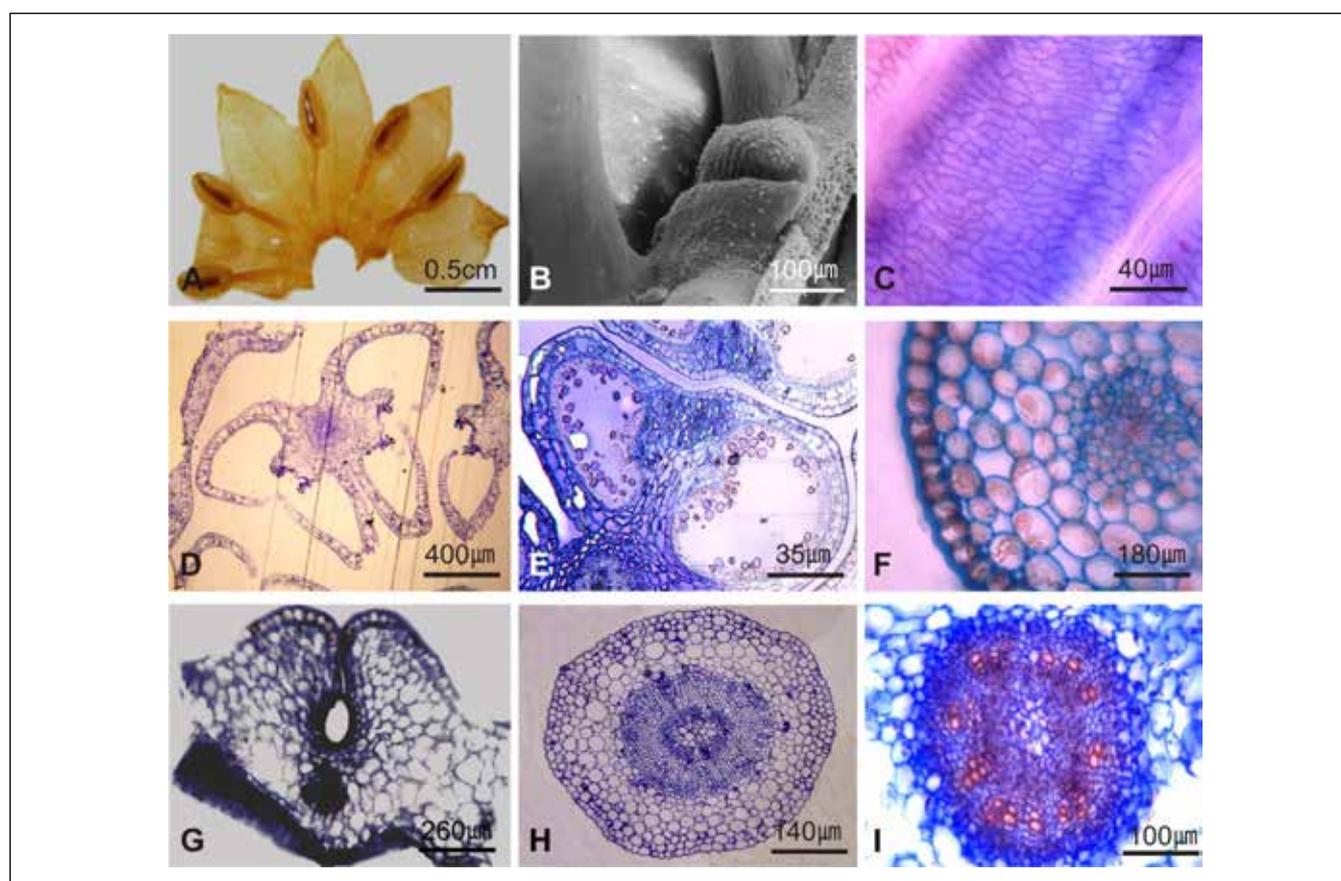


Fig. 3. Anatomía del androceo. (A) Corola con 5 estambres (x3,2); (B) Detalle de placa basal en la base del estambre (x120); (C) Epidermis de antera en vista superficial (x63); (D-G) Sección transversal del androceo; (D) Antera (x5); (E) Teca con granos de polen (x10); (F) Filamento (x20); (G) Placa basal (x20); (H, I) Sección transversal del pedicelo floral; (H) Aspecto (x5); (I) Detalle de la vascularización (x40). Hualinchay; A, B; El Cadillal: C-I.

Fig. 3. Anatomy of the androecium. (A) Corolla with 5 stamens (x3.2); (B) Details of the basal plate in the stamen base (x120); (C) Surface view of the epidermis of the anther (x63); (D-G) Transversal section of the androecium; (D) Anther (x5); (E) Teak with pollen grains (x10); (F) Filament (x20); (G) Basal plate (x20); (H, I) Transversal section of the pedicel of the flower; (H) Aspect (x5); (I) Details of the vascularization (x40). Hualinchay: A, B; El Cadillal: C-I.

La placa basal en sección transversal presentó ambas epidermis unistratas con cutícula delgada y lisa; entre ellas un tejido parenquimático formado por 5 a 15 capas de células. En el punto de unión de las placas y a la altura de la escotadura estrecha, se presentó un tejido colenquimático y un haz vascular colateral (Fig. 3 G).

Anatomía del pedicelo floral. El pedicelo floral de *V. breviflora* en sección transversal a la altura media fue circular, presentó una epidermis unistrata con cutícula lisa, estomas que se encontraron al mismo nivel del resto de las células epidérmicas, y parénquima cortical (7 a 8 capas) con espacios intercelulares. El sistema de conducción mostró un crecimiento secundario temprano debido a la continuidad del cámbium, con protoxilema endarco y una médula parenquimática (Fig. 3 H, I).

Anatomía frutal. En vista superficial la epidermis presentó células isodiamétricas, cuadrangulares y rectangulares de paredes gruesas rectas a curvas y fuertemente unidas entre sí, con cutícula lisa (Fig. 4 A). En sección transversal el epicarpo tuvo una epidermis unistrata con paredes y cutícula gruesa; por debajo se encontró un colénquima de tipo laminar con 6 capas de células (Fig. 4 B). El mesocarpo, en el cual se hallaron los haces vasculares colaterales, estuvo formado por 5 a 6 capas de células parenquimáticas. El endocarpo presentó una epidermis unistrata (Fig. 4 B), internamente se observó el tejido placentario, en el que se hallaron inmersas las semillas, formado por células parenquimáticas de paredes delgadas (Fig. 4 B). Las semillas fueron de forma elíptica y comprimida lateralmente (Fig. 4 C). En vista superficial la cubierta seminal presentó la epidermis formada por osteoescleridas con

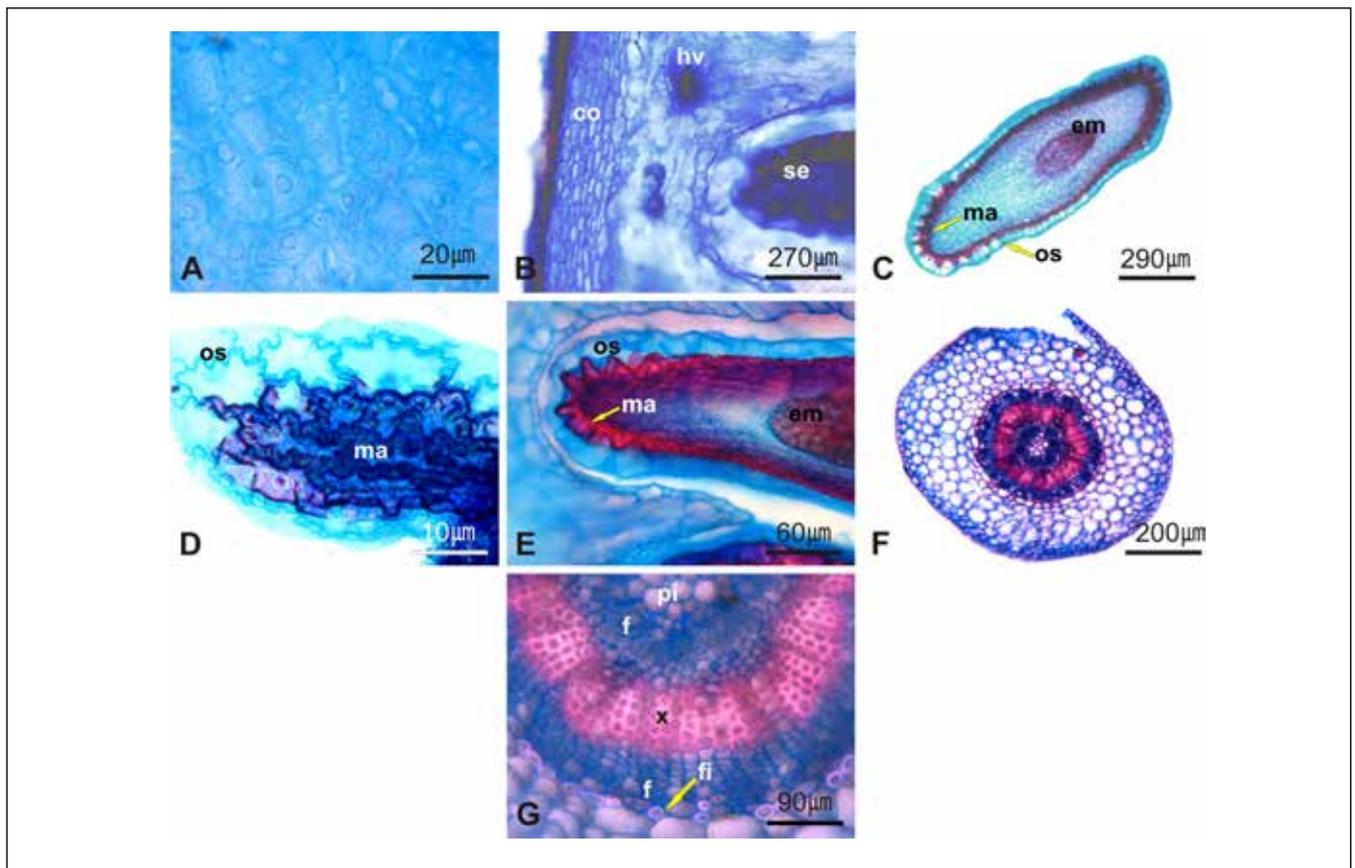


Fig. 4. Anatomía del Fruto. (A) Vista superficial de la epidermis (x40); (B) Pericarpo y tejido placentario (x10); (C) Sección longitudinal de semilla con embrión (x5); (D) Cubierta seminal en vista superficial con osteo y macroscleridas en testa (x63); (E) Sección longitudinal de semilla con osteo y macroscleridas en testa (x20); (F) Sección transversal del pedicelo frutal (x5); (G) Detalle de vascularización del pedicelo frutal (x63). Referencias: co, colénquima; em, embrión; f, floema; fi, floema interno; hv, haz vascular; ma, macrosclerida; pi, médula; os, osteoesclerida; se, semilla; x, xilema. El Cadillal: A-G.

Fig. 4. Anatomy of the fruit. (A) Surface view of the epidermis (x40); (B) Pericarp and placental tissue (x10); (C) Longitudinal section of the seed with embryo (x5); (D) Seed cover in surface view, with osteosclereids and macrosclereids in the seedcoat (x63); (E) Longitudinal section of the seed with osteosclereids and macrosclereids in the seedcoat (x20); (F) Transversal section of the pedicel of the fruit (x5); (G) Details of vascularization of the pedicel of the fruit (x63). References: co, collenchyma; em, embryo; f, ploem; fi, internal phloem; hv, vascular bundle; ma, macrosclereid; pi, pith; os, osteosclereid; se, seed; x, xylem. El Cadillal: A-G.

paredes delgadas, lobuladas y no lignificadas (Fig. 4 D). Por debajo se observaron macrosclereidas con paredes gruesas, lobuladas lignificadas (Fig. 4 D, 4 E). En sección transversal, internamente a las macrosclereidas, se encontraron varias capas de células parenquimáticas donde el embrión axial fue de posición central (Fig. 4 E). El pedicelo frutal, en sección transversal, fue de forma circular, la epidermis fue unistrata con cutícula delgada y lisa; internamente se observaron 1 a 2 capas de tejido colenquimático de tipo laminar y angular. Por debajo de éste se presentaron 6 a 8 capas de células parenquimáticas (Fig. 4 F). La vascularización consistió en xilema rodeado interna y externamente por floema; el protoxilema fue endarco, y numerosas fibras aisladas se hallaron en la periferia del floema externo. En posición central se encontró una médula parenquimática (Fig. 4 G).

DISCUSIÓN

Una de las características anatómicas de hojas de la familia Solanaceae es la presencia de tricomas simples y glandulares, y de estomas anomocítico y anisocítico (Solereider, 1908; Metcalfe y Chalk, 1950). En este trabajo encontramos que ambos tipos de tricomas y cinco tipos de estomas están presentes en el perianto de *V. breviflora*. Coincidimos con Solereider (1908) y Metcalfe y Chalk (1950) en cuanto a la presencia de los estomas de tipo anomocítico y anisocítico. Además, describimos por primera vez los tipos anomocítico, hemiparacítico, actinocítico, braquioparacítico y ciclocítico incompleto, lo cual contribuiría a la nómina de caracteres con valor diagnóstico.

La presencia de tricomas en el perianto ha sido mencionada en varias familias de Angiospermas (Falcão et al., 2003; Rivera, 2011; Carvalho-Sobrinho et al., 2010), inclusive Solanaceae (Knapp, 2010). En *V. breviflora* observamos que la superficie abaxial del perianto fue densamente pubescente. La presencia de tapetes o alfombras ralas de tricomas funcionaría como un regulador micro-climático en las plantas y ha sido considerado como un carácter asociado a un síndrome xeromórfico (Dickison, 2000). También podría proporcionar una mejor superficie que permitiría sujetar a los polinizadores, lo cual tendría valor adaptativo en flores péndulas como las de *V. breviflora*. Otras funciones asignadas a los tricomas se asocian a la atracción de polinizadores. Por un lado la secreción de néctar y emisión de aromas; por otro lado, la disposición en tapete constituiría una señal a los polinizadores por reflexión lumínica (Young et al., 1984; Walker-Larsen y Harder, 2000; Woodcock et al., 2014).

Moscone (1986) caracterizó la anatomía del gineceo de *V. breviflora*; definió al ovario como súpero (ovario bi-trilocular con placentación axilar, y óvulos anacampilótrofos), el tejido de transmisión de forma circular en casi todo el trayecto del estilo excepto en la proximidad al estigma, el cual es elíptico y bilobado. La anatomía del material analizado en este traba-

jo fue similar a la descrita por Moscone (1986), excepto el contorno del tejido de transmisión del estilo. Éste se observó alteriforme en casi todo el trayecto del estilo, excepto en la proximidad del ovario el cual se observó de forma circular, y los óvulos anátropos. En este estudio no encontramos diferencias estructurales entre poblaciones del noroeste de Argentina. Sin embargo, queda por evaluar si estas diferencias se expresan cuando se comparan poblaciones de áreas geográficas distantes. Bernardello (1983) clasificó los nectarios de *V. breviflora* como tipo I (poco visible por su forma y color); Cocucci (1988) los describió como discoidales en la base del ovario, y Moscone (1986) se refirió a la vascularización y la epidermis no glandular de los mismos. Nuestras observaciones coinciden con las descritas por estos autores. Sin embargo, en este trabajo aportamos la localización del parénquima y de las células epidérmicas secretoras del nectario.

En nuestro estudio, detectamos además la presencia de cristales de oxalato de calcio en la pared interna del ovario. Estas estructuras son comunes en plantas (Franceschi y Horner, 1980; Bernardello et al., 1995; Prychid y Rudall, 1999; Coté y Gibernau, 2012), en tejidos no reproductivos (Lersten y Horner, 2000; Horner et al., 2000) y en órganos florales (Buss y Lersten, 1972; Robertson, 1978; Meric y Dane, 2004), incluyendo el ovario (Tilton y Horner, 1980). El significado funcional de los cristales de oxalato de calcio aún no está claro. Se le han atribuido funciones tales como regulación del calcio intra-planta (Franceschi, 1989), detoxificación de metales pesados (Nakata, 2003) y como defensa contra herbívoros (Molano-Flores, 2001; Hanley et al., 2007). Dichos cristales se han encontrado también en las anteras en la familia Solanaceae; su función estaría asociada a la apertura longitudinal al momento de la maduración y liberación del polen (Bonner y Dickinson, 1989; Horner y Wagner, 1992).

Por primera vez describimos la anatomía de androceo y fruto, y los pedicelos floral y frutal de *V. breviflora*. No se evidenciaron diferencias en las estructuras anatómicas de las poblaciones analizadas. Además, dichas estructuras fueron similares a las observadas en otras especies de la familia. Los granos de polen que observamos presentaron las mismas características descritas para el tipo *V. breviflora* de Cabrera y Cuadrado (2001). Estos autores estudiaron material del noroeste argentino. Las estructuras del pericarpo reflejaron el patrón descrito para un fruto carnoso (Pabón-Mira y Litt, 2011). La única variación estructural evidente fue la división en dos o tres lóculos, lo cual es frecuente en Solanaceae. Sin embargo, su desarrollo y función no son bien conocidos aún para especies nativas. Futuros estudios enfocados en una comparación de taxa de ubicación controvertida, tales como las formas de *Eriolarynx* y *Vassobia*, podrían contribuir a incrementar el conocimiento sobre las estructuras que tendrían valor diagnóstico a nivel específico y genérico. En este sentido, el estudio del desarrollo de las estructuras reproductivas (Pabón-Mira y Litt, 2011) es una promisoriosa línea de investigación.

AGRADECIMIENTOS

A la Lic. Lelia M. Bordón de la sección Iconografía de la Fundación Miguel Lillo por su colaboración en la calidad de algunas microfotografías. A los Dres. Nora Muruaga y Andrea Cocucci por el préstamo de bibliografía. Este estudio formó parte de la Tesina de Licenciatura en Ciencias Biológicas desarrollada por Facundo G. Bernacki en la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo (Universidad Nacional de Tucumán), en el marco del Proyecto “Ecología evolutiva de interacciones planta-animal: el valor adaptativo en caracteres cuantitativos de las plantas para lidiar con animales mutualistas y antagonistas”, con autorización de colecta de la Dirección de Flora, Fauna Silvestre y Suelos de la Provincia de Tucumán (Resolución 69/13). La investigación fue financiada parcialmente por la Fundación Miguel Lillo y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina (CONICET).

REFERENCIAS

- Almeida, C.G. de, R.S. Moro y C.M.V. Zanon (2009). Dieta de duas espécies de morcegos frugívoros (Chiroptera, Phyllostomidae) em remanescentes florestais alterados na área urbana de Ponta Grossa, PR. *Publicatio UEPG: Ciências Biológicas e da Saúde* 11: 15-21.
- Anton, A.M. y F.O. Zuloaga (2013). Flora Argentina. URL: <http://www.floraargentina.edu.ar/>.
- Arambarri, A.M., S.E. Freire, N.D. Bayón, M.N. Colares, C. Monti, M.C. Novoa y M.P. Hernández (2010). Micrografía foliar de arbustos y pequeños árboles medicinales de la Provincia Biogeográfica de las Yungas (Argentina). *Kurtziana* 35: 15-45.
- Arambarri, A.M., M.C. Novoa, N.D. Bayón, M.P. Hernández, M.N. Colares y C. Monti (2011). Ecoanatomía foliar de árboles y arbustos de los distritos chaqueños occidental y serrano (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 46: 251-270.
- Armstrong, J.E. (1986). Comparative floral anatomy of Solanaceae: a preliminary survey. *Solanaceae: biology and systematics* 9: 101-113.
- Ávila, G., L. Krapovickas, P. Albornoz y M. Arias (2007). Anatomía de hoja, fruto y semilla de *Solanum grossum* CV Morton y *Solanum riparium* Pers. (Solanaceae). *Lilloa* 44: 7-14.
- Bernacki, F.G. (2014). Biología floral y frutal de *Vassobia breviflora* (Sendtn.) Hunz. (Solanaceae) en el noroeste argentino. Tesina de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán. 47 p.
- Bernardello, L.M. (1983). Estudios en *Lycium* (Solanaceae): 4. Biología reproductiva de *L. cestroides*, con especial referencia a la dehiscencia de la antera en el género. *Kurtziana* 16: 33-70.
- Bernardello, G. (2007). A systematic survey of floral nectaries. En: Nicolson, S.W., M. Nepi y E. Pacini (eds.), pp. 19-128, Nectaries and nectar, Springer, Dordrecht.
- Bernardello L.M., I. Rodríguez, L. Stiefkens y L. Galetto (1995). The hybrid nature of *Lycium ciliatum* × *cestroides* (Solanaceae): experimental, anatomical, and cytological evidence. *Canadian Journal of Botany* 73: 1995-2005.
- Bonner, L.J. y H.G. Dickison (1989). Anther dehiscence in *Lycopersicon esculentum* Mill. I. Structural aspects. *New Phytologist* 113: 97-115.
- Buss, P.A. y N.R. Lersten (1972). Crystals in tapetal cells of the Leguminosae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 65: 81-85.
- Cabrera, A.L. (1979). Solanaceae. En: Burkart, A. (ed.), pp. 346-452. Flora Ilustrada de Entre Ríos V, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires.
- Cabrera, M.M. y G. Cuadrado (2001). Morfología polínica de las Solanaceae del nordeste argentino, Subfamilia Solanoideae Tribu Solaneae, Datureae, Jaboroseae y Lycieae. *Flora Polínica del Nordeste Argentino* 2: 125-136.
- Carlquist, S. (1992). Wood anatomy of Solanaceae: a survey. *Allertonia* 6: 279-326.
- Carvalho-Sobrinho, S., F.D.A.R.D. Santos y L.P.D. Queiroz (2010). Morfología dos tricomas das pétalas de espécies de *Pseudobombax Dugand* (Malvaceae, Bombacoideae) e seu significado taxonômico. *Acta Botanica Brasílica* 23: 929-934.
- Chiarini, F.E. y G.E. Barboza (2007). Placentation patterns and seed number in fruits of South American *Solanum* subgen. *Leptostemonum* (Solanaceae) species. *Darwiniana* nueva serie 45: 163-174.
- Chiarini, F.E. y G.E. Barboza (2009). Fruit anatomy of species of *Solanum* sect. *Acanthophora* (Solanaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 204: 146-156.
- Cocucci, A.A. (1988). Polinización en Solanáceas Neotropicales. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. 233 p.
- Colares, M.N., D.N. Bayn, S.A. Stenglein y A.M. Arambarri (1999). Anatomía y etnobotánica de las especies medicinales de la Provincia Pampeana: Solanaceae (excepto *Grabowskia* y *Solanum*). *Acta Farmacológica Bonaerense* 18: 171-182.
- Coté, G.G. y M. Gibernau (2012). Distribution of calcium oxalate crystals in floral organs of Araceae in relation to pollination strategy. *American Journal of Botany* 99: 1231-1242.
- D'ambrogio de Argüeso, A. (1986). Manual de técnicas en histología vegetal. Editora Hemisferio Sur S.A., Buenos Aires.
- Dickison, W.C. (2000). Integrative plant anatomy, Elsevier Inc.
- Digilio, A.P. y P.R. Legname (1966). Los árboles indígenas de la Provincia de Tucumán. *Opera Lilloana* 15: 1-107.
- Dilcher, D.L. (1974). Approaches to the identification of Angiosperm leaves. *The Botanical Review* 40: 1-157.
- Falcao, P.F., G.F. de A. Melo-de-Pinna, I.R. Leal y J.S. Almeida-Cortez (2003). Morphology and anatomy of extrafloral nectaries in *Solanum stramonifolium* (Solanaceae). *Canadian Journal of Botany* 81: 859-864.
- Franceschi, V.R. y H.T. Horner (1980). Calcium oxalate crystals in plants. *The Botanical Review* 46: 361-427.
- Franceschi, V.R. (1989). Calcium oxalate formation is a rapid and reversible process in *Lemna minor*. *Protoplasma* 148: 130-137.
- Freire, S.E., A.M. Arambarri, N.D. Bayón, G. Sancho, E. Urtubey, C. Monti, M.C. Novoa y M.N. Colares (2005). Epidermal characteristics of toxic plants for cattle from the Salado River Basin (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 40: 241-281.
- Hanley, M.E., B.B. Lamont, M.M. Fairbanks y C.M. Rafferty (2007). Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 157-178.
- Hilgert, N.I. (1999). Las plantas comestibles en un sector de las Yungas meridionales (Argentina). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 57: 117-138.

- Horner, H.T. y B.L. Wagner (1992). Association of four different calcium crystals in the anther connective tissue and hypodermal stomium of *Capsicum annuum* (Solanaceae) during microsporogenesis. *American Journal of Botany* 67: 1347-1360.
- Horner, H.T., A.P. Kausch y B.L. Wagner (2000). Ascorbic acid: a precursor of oxalate in crystal idioblasts of *Yucca torreyi* in liquid root culture. *International Journal of Plant Sciences* 161: 861-868.
- Hu, J.Y. y H. Saedler (2007). Evolution of the inflated calyx syndrome in Solanaceae. *Molecular Biology and Evolution* 24: 2443-2453.
- Hunziker, A.T. (1977). Rehabilitación de *Vassobia*, con una nueva sección y varias transferencias de epítetos. *Kurtziana* 10: 23-25.
- Hunziker, A.T. (1984). Estudios sobre Solanaceae, XIX. Sinopsis de *Vassobia*. *Kurtziana* 17: 91-118.
- Jørgensen, P.M., M.H. Nee y S.G. Beck (eds.) (2014). Catálogo de las plantas vasculares de Bolivia. <http://www.tropicos.org/Project/BC>.
- Knapp, S. (2010). On 'various contrivances': pollination, phylogeny and flower form in the Solanaceae. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 449-460.
- Legname, P.R. (1982). Árboles indígenas del Noroeste Argentino. *Opera Lilloana* 34: 1-226.
- Lersten, N.R. y H.T. Horner (2000). Calcium oxalate crystals types and trends in their distribution patterns in leaves of *Prunus* (Rosaceae: Prunoideae). *Plant Systematics and Evolution* 224: 83-96.
- Liebsch, D. y S.B. Mikich (2009). Fenología reproductiva de especies vegetais da Floresta Ombrófila Mista do Paraná, Brasil. *Brazilian Journal of Botany* 32: 375-391.
- Lima, M.L.P., C.A. Lopes y A.C. Cafe Filho (2010). Padrão estomático de *Capsicum* ssp. resistentes e suscetíveis a *Oidiopsis haplophylli*. *Summa Phytopathologica* 36: 25-29.
- Liscovsky I.J., M.T. Cosa y G.E. Barboza (2009). Flower vascularisation in Solanaceae: a particular pattern in *Metternichia* J. G. Mikan. *Adansonia* 31: 413-425.
- Martínez Crovetto, R. (1981). Las plantas utilizadas en medicina popular en el NO de Corrientes. *Miscelanea* (Fundación Miguel Lillo) 69: 74-75.
- Meric, C. y F. Dane (2004). Calcium oxalate crystals in floral organs of *Helianthus annuus* L. and *H. tuberosus* L. (Asteraceae). *Acta Biologica Szegediensis* 48: 19-23.
- Metcalfe, C.R. y L. Chalk (1950). Anatomy of the dicotyledons: Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy, with notes on economic uses. Vol. II. Clarendon Press, Oxford.
- Molano-Flores, B. (2001). Herbivory and calcium concentrations affect calcium oxalate crystal formation in leaves of *Sida* (Malvaceae). *Annals of Botany* 88: 387-391.
- Moscone, E. (1986). Sobre el gineceo de *Vassobia* (Solanaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 24: 319-331.
- Nakata, P.A. (2003). Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. *Plant Science* 164: 901-909.
- Pabón-Mora, N. y A. Litt (2011). Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of Solanaceae. *American Journal of Botany* 98: 1415-1436.
- Prychid, C.J. y P.J. Rudall (1999). Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematics. *Annals of Botany* 84: 725-739.
- Rivera, G. (2011). Nectarios y tricomas florales en cuatro especies de Tecomeae (Bignoniaceae). *Darwiniana nueva serie* 34: 19-26.
- Robertson, B.L. (1978). Raphide-sac as epidermal appendages in *Jubaeopsis caffra* Becc. (Palmae). *Annals of Botany* 42: 489-490.
- Rondina, R.V., A.L. Bandoni y J.D. Coussio (2008). Especies medicinales argentinas con potencial actividad analgésica. *Dominiguezia* 24: 47-69.
- Salvat, A., L. Antonnacci, R.H. Fortunato, E.Y. Suárez y H.M. Godoy (2001). Screening of some plants from Northern Argentina for their antimicrobial activity. *Letters in Applied Microbiology* 32: 293-297.
- Samadi, A.K., X. Tong, R. Mukerji, H. Zhang, B.N. Timmermann y M.S. Cohen (2010). Withaferin A, a cytotoxic steroid from *Vassobia breviflora*, induces apoptosis in human head and neck squamous cell carcinoma. *Journal of Natural Products* 73: 1476-1481.
- Schmeda-Hirschmann, G., G. Feresin, A. Tapia, N. Hilgert y C. Theoduloz (2005). Proximate composition and free radical scavenging activity of edible fruits from the Argentinian Yungas. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 85: 1357-1364.
- Smith, S.D. y D.A. Baum (2006). Phylogenetics of the florally diverse Andean clade Iochrominae (Solanaceae). *American Journal of Botany* 93: 1140-1153.
- Solereder, H. (1908). Systematic anatomy of the Dicotyledons. Vol. I. Clarendon Press, Oxford.
- Taura, H.M. y S. Laroca (2004). Biología da polinização: interações entre as abelhas (Hym., Apoidea) e as flores de *Vassobia breviflora* (Solanaceae). *Acta Biológica Paranaense* 33: 143-162.
- Tilton, V.R. y H.T. Horner (1980). Calcium oxalate raphide crystals and crystalliferous idioblasts in the carpels of *Ornithogalum caudatum*. *Annals of Botany* 46: 533-539.
- Walker-Larsen, J. y L.D. Harder (2000). The evolution of staminodes in angiosperms: patterns of stamen reduction, loss, and functional re-invention. *American Journal of Botany* 87: 1367-1384.
- Woodcock, T.S., B.M. Larson, P.G. Kevan, D.W. Inouye y K. Lunau (2014). Flies and flowers II: Floral attractants and rewards. *Journal of Pollination Ecology* 12: 63-94.
- Young, A.M., M. Schaller y M. Strand (1984). Floral nectaries and trichomes in relation to pollination in some species of *Theobroma* and *Herrania* (Sterculiaceae). *American Journal of Botany* 71: 466-480.
- Zuloaga, F.O., O.N. Morrone, M.J. Belgrano, C. Marticorena y E. Marchesi. (eds.) (2008). Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 107(1-3): i-xcvi, 1-3348.