

**MORFOLOGÍA Y MODO DE CRECIMIENTO DEL FRUTO
EN LOS GÉNEROS *TRACHYSTOMA* O. E. SCHULZ
Y *CERATOCNEMUM* COSSON & BALANSA
(*BRASSICEAE*, *CRUCIFERAE*)**

por

GUSTAVO C. GIBERTI*

Resumen

GIBERTI, G. C. (1984). Morfología y modo de crecimiento del fruto en los géneros *Trachystoma* O. E. Schulz y *Ceratocnemum* Cosson & Balansa (*Brassicaceae*, *Cruciferae*). *Anales Jard. Bot. Madrid* 41(1): 59-81.

Se estudian comparativamente la anatomía y el modo de crecimiento del fruto en las tres especies existentes del género *Trachystoma* (*Brassicaceae*, *Cruciferae*), incluyendo también a efectos de comparación el de *Ceratocnemum rapistroides* y el de *Erucastrum littoreum*. Se describen e ilustran algunos caracteres anatómicos, y se hace una aproximación semicuantitativa a los procesos de crecimiento (por mitosis y por aumento del tamaño celular), tal como se operan en los artejos valvar y rostral del fruto. Con ello se pretende comprender mejor cómo se manifiestan la heterocarpia y la reducción del fruto, en relación con diferentes estrategias evolutivas para la dispersión de las semillas. La evaluación del crecimiento de ovarios y frutos indica que las divisiones celulares siguen produciéndose después de la antesis, y que, generalmente, a mayor desarrollo de determinados artejos, corresponde una mayor actividad mitótica allí localizada. La presencia de tejidos de abscisión entre el replo y las valvas es considerada como un carácter primitivo, observándose una clara relación entre la morfología interna de estos frutos y la evolución de sus caracteres examorfológicos.

Abstract

GIBERTI, G. C. (1984). Morphology and growth pattern of the fruit in the genera *Trachystoma* O. E. Schulz and *Ceratocnemum* Cosson & Balansa (*Brassicaceae*, *Cruciferae*). *Anales Jard. Bot. Madrid* 41(1):59-81 (In Spanish).

The purpose of this paper is to study the anatomy and growth pattern of fruits belonging to the genera *Trachystoma* and *Ceratocnemum*, as well as to the species *Erucastrum littoreum* (*Brassicaceae*, *Cruciferae*).

Their anatomical characters are described and illustrated, together with a semiquantitative approach to the processes of growth (through mitosis and/or increase in cellular size), as they are taking place in the valvar and beak segments of the fruit. Thus, a more accurate interpretation could possibly be given to the phenomena of heterocarp and fruit reduction, both being viewed as different evolutive strategies in relation to seed dispersal. Evaluations of the growth of ovaries and fruits have shown that: *i*) mitosis continues in these fruits after anthesis; *ii*) the bigger a fruit segment is, the higher mitotic activity is registered.

(*) CEFAPRIN, Serrano 116, 1414 Buenos Aires (Rep. Argentina).

The presence of layers of abscission tissue between the replum and the valvae is considered to be a sign of primitiveness, since fruit anatomy of these species is closely related to their exomorphological characters.

INTRODUCCIÓN

Desde antiguo, la gran variación morfológica que presentan los frutos de las crucíferas ha interesado a los estudiosos de esta familia, por los numerosos caracteres de importancia sistemática que aporta (SCHULZ, 1936). En la actualidad existe una mayor amplitud de criterio, y a los clásicos caracteres diferenciales de tipo morfológico (principalmente los del gineceo), se adjunta la información que proporcionan muchos otros, como por ejemplo los de las plántulas (GÓMEZ CAMPO & TORTOSA, 1974) y los de las piezas estériles de la flor (CLEMENTE, 1980). Estos datos, junto con los suministrados por la citología, la quimiotaxonomía y el estudio del polen, conducen a una mejor comprensión de la forma en que ha evolucionado la familia y llevan consecuentemente a una sistemática más precisa.

Dentro de las crucíferas, la tribu *Brassiceae* se destaca por poseer, además de un embrión ortoplóceo y pelos siempre simples, el fruto segmentado (heterocarpia) en un artejo inferior o valvar (dehiscente o no) y en otro superior o rostral (indehiscente). Este carácter no está sin embargo, generalizado en toda la tribu y presenta muchas variaciones aún dentro de un mismo género (RYTZ, 1936; GÓMEZ CAMPO, 1980). Debe señalarse también, que algunos autores distinguen entre heteroartrocarpia y heteroholocarpia, definiendo a la primera como «existencia de frutos con segmentos distintos», y a la segunda como «existencia de frutos enteros diferentes entre sí en una misma planta» (cf. VOJTENKO, 1968). Aunque el significado biológico de la heterocarpia no está totalmente elucidado en las crucíferas, se la entiende relacionada con la dispersión temporal y/o espacial de las semillas, al punto que algunas veces viene acompañada de heterospermia (HERNÁNDEZ BERMEJO & CLEMENTE, 1977).

Según GÓMEZ CAMPO (1980), las *Brassiceae* se caracterizan además, por presentar una marcada tendencia evolutiva a la reducción de todo el fruto o de uno de sus segmentos. Esto parece tener un significado relacionado con la dispersión de las semillas, al tiempo que posee implicaciones evolutivas y sistemáticas. De acuerdo con el mismo autor, se considera que son indicativos de primitivismo los «frutos con muchas semillas, éstas en dos hileras por lóculo», los «frutos de rostro aspermo» y las «valvas dehiscentes». Esto podría resumirse en un alto porcentaje de heterocarpia ($H\%$), definiéndose $H\%$ como sigue:

$H\% = 100 R / (R + V)$; donde R = promedio de semillas en el rostro y V = promedio de semillas en cada hilera del segmento valvar.

Análogamente, la reducción del fruto puede cuantificarse y definirse de esta forma: $S\% = 100 - 50 \log (Vr + R)$; donde r = número total de filas de semillas en la parte valvar y $(Vr + R)$ = número total de semillas en el fruto.

El género *Trachystoma* O. E. Schulz es endémico de Marruecos y está

integrado por tres especies: *Trachystoma aphanoneurum* Maire & Weiller, *T. ballii* O. E. Schulz y *T. labasii* Maire (fig. 1). Estas especies se caracterizan por presentar interesantes diferencias en lo que respecta a la reducción del segmento valvar y a su dehiscencia. Todas poseen un mismo número de cromosomas ($n=8$) e integran un mismo citodemo; además, *T. ballii* y *T. aphanoneurum* son interfértiles (HARBERD, 1972).

El propósito de esta contribución es estudiar la estructura interna del fruto en este género y evaluar la modalidad de crecimiento diferencial que se opera en los segmentos valvar y rostral en sus tres especies. Buscando puntos de referencia para facilitar comparaciones, se han incluido también en este tratamiento las dos especies siguientes:

a) *Erucastrum littoreum* (Pau & Font Quer) Maire, que es una especie quizás algo distante filogenéticamente de *Trachystoma*, pero representa un tipo de fruto con estructura más primitiva, valvas siempre desarrolladas y dehiscentes, y rostro poco desarrollado, normalmente monospermo (fig. 5).

b) *Ceratocnemum rapistroides* Cosson & Balansa, que presenta una exomorfología del fruto caracterizada por la fuerte reducción de ambos artejos y con aspecto y estrategia de dispersión diferente a la de *Trachystoma*. No obstante, a pesar de presentar un alto grado de intersterilidad con *Trachystoma* (HARBERD, 1972), se ha descrito un híbrido intergenérico espontáneo entre ambos (MAIRE, 1964).

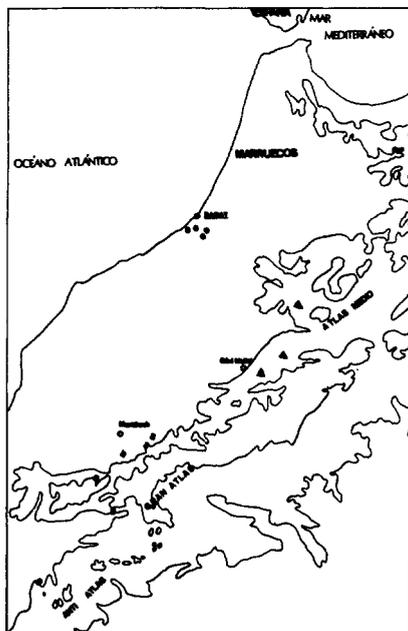


Fig. 1.—Distribución geográfica del género *Trachystoma*.

- *Trachystoma aphanoneurum*
- *Trachystoma ballii*
- ▲ *Trachystoma labasii*.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se estudiaron ovarios y frutos procedentes de plantas obtenidas a partir de semillas conservadas en el banco de germoplasma de crucíferas de la E.T.S. de Ingenieros Agrónomos de la Universidad Politécnica de Madrid (sigla GC seguida del número de entrada que les corresponde en dicha colección). Se trabajó también con pliegos conservados en el herbario del Real Jardín Botánico de Madrid (MA). El material vegetal estudiado se enumera a continuación:

Ceratocnemum rapistroides Cosson & Balansa: GC - 1088.

Erucastrum littoreum (Pau & Font Quer) Maire, legit S. Castroviejo & al., MA 232646.

Trachystoma aphanoneurum Maire & Weiller, GC - 1504.

Trachystoma ballii O. E. Schulz, GC - 4721.

Trachystoma labasii Maire, GC - 5336.

El material fresco fue fijado directamente en formol aceto-alcohólico durante un mínimo de 48 horas, en tanto que el procedente de herbario fue hervido en agua previamente al mismo tratamiento. Después, ovarios y frutos fueron lavados con agua y se los sometió al conocido proceso de inclusión en parafina (deshidratación siguiendo la serie de alcoholes, mezclas de alcohol absoluto y xilol en proporción creciente del segundo hasta el 100%, sustitución paulatina del xilol por mezclas de éste con parafina fundida y luego diferentes cambios de parafina). Se observan mejores resultados si el material permanece sumergido en parafina durante un periodo de tiempo largo (unas 48 horas), a una temperatura baja, sólo ligeramente superior al punto de fusión de la parafina empleada.

Las secciones del material se obtuvieron utilizando un micrótopo rotatorio. Los cortes fueron pegados en los portaobjetos con el adhesivo de Haupt (JOHANSEN, 1940), y después de eliminar la parafina, fueron teñidos con safranina —fast green (JENSEN, 1965).

En las descripciones anatómicas de este trabajo, se ha adoptado, con ligeras variantes, la nomenclatura de los tejidos del fruto de EIGNER (1973). Así, deberá entenderse por parénquima externo del mesocarpo aquél tejido situado por fuera de la estela, mientras que se denomina parénquima interno del mesocarpo al situado entre la estela y el endocarpo. Se llamará endotelio al tejido que recubre las paredes del lóculo y al que EIGNER (1973) denomina epidermis.

La evaluación cuantitativa del crecimiento del fruto se realizó utilizando medidas de las dimensiones y recuentos del número de células, hechos sobre varias secciones longitudinales de ovarios y frutos de cada especie. Se estudiaron los siguientes tejidos: epidermis, clorénquima, parénquima interno del mesocarpo y endotelio. En los recuentos se excluyeron los datos pertenecientes a los tejidos vasculares y al esclerénquima. Esto se debió a la dificultad práctica de delimitar con precisión los elementos traqueales y los elementos de los tubos cribosos. Por otra parte, el esclerénquima se diferencia a partir de elementos considerados parenquimáticos en el recuento de tejidos hecho en el ovario en el momento de la antesis.

Se presume que la omisión de ambos tejidos no afecta demasiado los

resultados numéricos finales, pues las áreas vasculares aparecen relativamente reducidas en la superficie de la sección transversal del fruto. Como sabemos, tanto el sistema vascular como las fibras del esclerénquima experimentan un alargamiento longitudinal en el transcurso de la ontogenia del vegetal.

Los datos suministrados por el recuento directo de las células en una preparación (sección con dos dimensiones) no se corresponden con el número total de células que existe en el fruto, que es un cuerpo tridimensional. Por ello se ha aproximado la forma del fruto a un sólido de revolución y se ha multiplicado cada valor de los recuentos por el factor $r/2$, donde r es el radio (medido en número de células) del ovario o fruto en cada preparación. Esto puede suponer errores desde el momento en que la forma del ovario o del fruto no se adecúan con exactitud a la de un cilindro, pero siempre serán menores que los cometidos usando los datos procedentes del recuento directo.

El número de ciclos mitóticos ocurridos puede estimarse entonces a través de la siguiente expresión (MAKSYMOWYCH, 1973):

$N = N_0 \cdot 2^x$; donde N es el número total de células, N_0 el número inicial y x el número estimado de ciclos mitóticos.

De esta expresión, puede obtenerse:

$$x = \frac{\log N - \log N_0}{\log 2}$$

Para representar los distintos tejidos, en los esquemas de las secciones de los frutos, se ha adoptado la simbología explicada en la figura 2.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

GENERALIDADES SOBRE LA MORFOLOGÍA DEL FRUTO Y SEMILLA DE LAS *BRASSICEAE*

Exomorfología del fruto

Según el enfoque más tradicional de la exomorfología del fruto de las crucíferas, se considera que las 5 especies estudiadas poseen un tipo común de fruto denominado silicua, fruto sincárpico capsular, provisto de un falso disepimento, en el que la relación de dimensiones largo/ancho es mayor o igual a 2.

De acuerdo con ZOHARY (1948), de mayor importancia que las dimensiones relativas, son las características de homo- o heterocarpia de los frutos y sus estrategias para la dehiscencia o para la dispersión de las semillas en los casos de indehiscencia.

En el género *Trachystoma*, existen entonces dos tipos de frutos:

a) El denominado lomentoide, un heteromericarpo en el que la parte valvar es muy reducida (asperma o con pocas semillas) e indehisciente, mientras que el rostro está bien desarrollado y lleva muchas semillas, separadas entre sí por constricciones constituidas por parénquima. Éste es el caso de *Trachystoma labasii* (que posee una parte valvar inconspicua, siempre asperma, con un rostro muy largo, pluriseminado con 8 ó 12 semillas) y el de

T. ballii (que tiene un segmento valvar aspermo ó 1-3 seminado y un rostro muy largo, con 10-15 semillas). Algunas poblaciones de la tercera especie, *T. aphanoneurum*, pueden comportarse como lomentoides, pero sus valvas, cuando indehiscentes, poseen siempre más de 3 semillas.

b) El llamado valvo-lomentoide, propio de la mayoría de las poblaciones de *T. aphanoneurum*, es un heteromericarpo con el segmento valvar bien desarrollado y dehiscente en la madurez, mientras que el rostro se comporta como un lomento pauciseminado.

En cuanto al *Ceratocnemum rapistroides*, tiene frutos nucamentoides (indehiscentes), con segmento valvar uniseminado persistente sobre el pedicelo, y rostro uniseminado, caedizo.

La especie *Erucastrum littoreum* representa un tipo de fruto más primitivo, el denominado valvo-nucamentoide (heteromericarpo donde el artículo valvar, pluriseminado, siempre es dehiscente en la madurez, mientras que el rostro es indehiscente, más o menos persistente, y con pocas semillas, 1-2).

Tanto en las especies de *Trachystoma* como en *Erucastrum littoreum*, las semillas están siempre dispuestas en una sola hilera por lóculo.

Antomía del fruto

Tapizando las paredes del lóculo, todas las especies consideradas poseen un endotelio, generalmente compuesto por una sola capa de células. Este tejido suele continuarse en las paredes del disepimento. Las paredes periclinales de las células del endotelio aparecen generalmente más gruesas que las anticlinales.

Inmediatamente por fuera del endotelio existe una vaina de fibras alargadas en el sentido del eje mayor del fruto. Este tejido se identifica con el endocarpo (EIGNER, 1973) y consta normalmente de una sola capa de células (o raramente hasta 4). En la mayoría de las especies, el endocarpo puede distinguirse bien de los tejidos situados inmediatamente por fuera de él (o sea de las capas más internas del mesocarpo), porque cuando el mesocarpo presenta células esclerificadas en sus capas más internas, aquéllas no están dispuestas longitudinalmente como las fibras del endocarpo (ejemplo: *T. ballii*).

El tejido fundamental del mesocarpo es el parénquima que se sitúa hacia el interior de la estela (ya definido como «parénquima interno»), el cual es más o menos abundante según la especie considerada y la proximidad a la zona seminal del lóculo. También puede haber esclerénquima. Los tejidos más internos del mesocarpo limitan por fuera con los haces vasculares y con un parénquima interfascicular (este último a menudo escaso, por ejemplo en el segmento valvar de *Trachystoma aphanoneurum*). Los haces vasculares suelen ser entidades más o menos aisladas entre sí, que poseen también frecuentemente un refuerzo fibroso, ya sea mezclado con los vasos del xilema o como una masa íntegramente constituida por fibras que rodea interiormente al haz. El número y posición de los haces vasculares varía con la especie y la altura de la sección del fruto. Los haces ventrales de los carpelos fértiles están siempre invertidos en *Trachystoma* y *Erucastrum littoreum*, tal como describieran EAMES & WILSON (1928) para otros táxones de crucíferas.

Por fuera de la estela, el mesocarpo se continúa con un tejido parenquimático con distinto desarrollo según los casos. Inmediatamente hacia el exterior existen varias capas de células clorénquimáticas con paredes frecuentemente engrosadas. El clorénquima es continuo en la mayoría de los casos (excepto en zonas del artejo valvar de *Erucastrum littoreum*) y constituye el límite externo de lo que EIGNER (1973) denomina mesocarpo.

En todos los casos estudiados, el exocarpo está formado por una sola capa de células epidérmicas, frecuentemente de dimensiones considerables. En algunos casos existen también pelos simples.

Según algunos autores (EAMES & WILSON, 1928, 1930; SAUNDERS, 1925, 1929), quizás la estructura más característica del fruto de las crucíferas sean los 2 carpelos fértiles y obliterados que forman parte del replo. Como en la mayoría de las crucíferas, las especies aquí estudiadas muestran el replo formado por: 1) un falso disepimiento o septo, tabique sin vascularización longitudinal como la de las valvas, que en sección transversal suele presentar tan sólo dos capas de células, y 2) por la estructura formada por los nervios placentarios (los haces vasculares y sus refuerzos esclerenquimáticos), que enmarcan el falso tabique.

En las especies más primitivas del grupo considerado (*Erucastrum littoreum*, *Trachystoma aphanoneurum*), el replo es más conspicuo y está separado de las valvas por un tejido de abscisión. En dichos táxones, el artejo valvar del fruto es dehiscente, y según se ve en las secciones transversales del fruto, el disepimiento ocupa aproximadamente una posición media dentro del lóculo. En los frutos de las demás especies y en el artejo rostral indehiscente de las dos mencionadas, el replo es menos notable, el tejido de abscisión que lo rodea está ausente, y el septo aparece reducido y a menudo aplastado por la semilla contra las paredes del lóculo.

Morfología de la semilla

La semilla no ha sido nuestro objeto de estudio, pero hemos podido constatar que, como en la inmensa mayoría de las *Brassicaceae* (cf. GÓMEZ CAMPO, 1980), las especies consideradas tienen un embrión ortoplóceo. La estructura de los tegumentos seminales y su indudable interés sistemático ha recibido la atención de diversos autores. BENGOCHEA & GÓMEZ CAMPO (1975) describen las características de los tegumentos para muchas especies de esta tribu, incluyendo algunas de las aquí tratadas.

DESCRIPCIÓN MORFOLÓGICA Y ANATÓMICA DEL FRUTO ADULTO EN LAS ESPECIES CONSIDERADAS

Trachystoma aphanoneurum Maire & Weiller

Exomorfología

Fruto del tipo denominado lomento silicuíforme (FONT QUER, 1963), con artejo valvar estrechamente cilíndrico, de 1,0-3,0 cm de longitud y 1,5-2,0 mm de diámetro, con 7-9 semillas péndulas, tardíamente dehiscente (en

cuyo caso se considera valvolomenteoide) o a veces indehiscente, articulado con un rostro algo comprimido, que en su base es más grueso que el extremo superior del segmento valvar, de 1,5-3,0 cm de longitud, 1-3 seminado, indehiscente y gradualmente atenuado hasta un estilo que termina en un estigma capitado, subbilobado. El porcentaje de heterocarpia oscila entre un 10,0 y 30,0%, en tanto que S% varía entre 46,04 y 54,84%. Semillas todas péndulas, con excepción de la termial (apical del rostro). Ambas partes del fruto pueden ser glabras o poseer un grado variable de pubescencia retrorsa, que los cubre hasta casi el extremo del rostro.

Anatomía

Artejo valvar: La base del artículo valvar del fruto se distingue del receptáculo mismo por poseer exteriormente, en lugar de un felema periférico, una epidermis uniestratificada y también por presentar la estela mucho más dividida que en el receptáculo, pues hay generalmente 14-16 haces vasculares como resultado de la división de los 6 cordones pistilares presentes en el receptáculo. De todos estos haces se destacan especialmente los 4 más internos, que son los que originarán los 2 haces ventrales de los carpelos fértiles (v_f en la fig. 2 B). Las secciones transversales del fruto obtenidas un poco más arriba ya muestran formada la cavidad locular (l) y la vaina fibrosa que la recubre, así como la aproximación de las parejas de haces internos que formarán los haces ventrales de los carpelos fértiles (v_f en fig. 2 C). Más arriba (fig. 2 D), la sección transversal de la parte valvar ya muestra claramente la fusión de estas parejas de haces internos (v_f) y el comienzo de la diferenciación de un tejido de abscisión (a) que separará el reple de las valvas, así como la esclerificación de los tejidos (e) que rodean la vaina fibrosa o endocarpo. Nótese también el progresivo adelgazamiento del septo (s).

La figura 2 E muestra el aspecto de la sección transversal del artejo valvar a la altura de dos semillas (se) que se superponen parcialmente. Aquí la estructura del reple se ha robustecido con el esclerénquima que une los haces vasculares dorsal (d) y ventral (v) de los carpelos fértiles. El dispimiento es central y de una estructura adelgazada. El tejido de abscisión (a) está totalmente desarrollado, uniendo débilmente el reple con las valvas.

En las valvas se destacan el esclerénquima (e) de la capa más interna del mesocarpo y los haces vasculares, que poseen relativamente pocos elementos esclerenquimáticos. Se supone que esta estructura de las valvas facilita su desprendimiento del reple por deshidratación y contracción del exocarpo y de las capas más externas del mesocarpo; en tanto que las capas internas del mesocarpo y el endocarpo, rígidas, no se contraen.

Artejo rostral: Las diferencias entre el comportamiento del rostro, siempre indehiscente, y el segmento valvar, pueden entenderse mejor estudiando la estructura interna del primero (fig. 2 F). En ella se ve que el reple ha perdido el carácter de estructura separada de las valvas, pues falta aquí el tejido de abscisión. También se ha debilitado su rigidez mecánica, por faltar el «puente» de esclerénquima que en el artejo valvar une los haces dorsal (d) y ventral (v) de los carpelos fértiles. El septo también es menos conspicuo y en

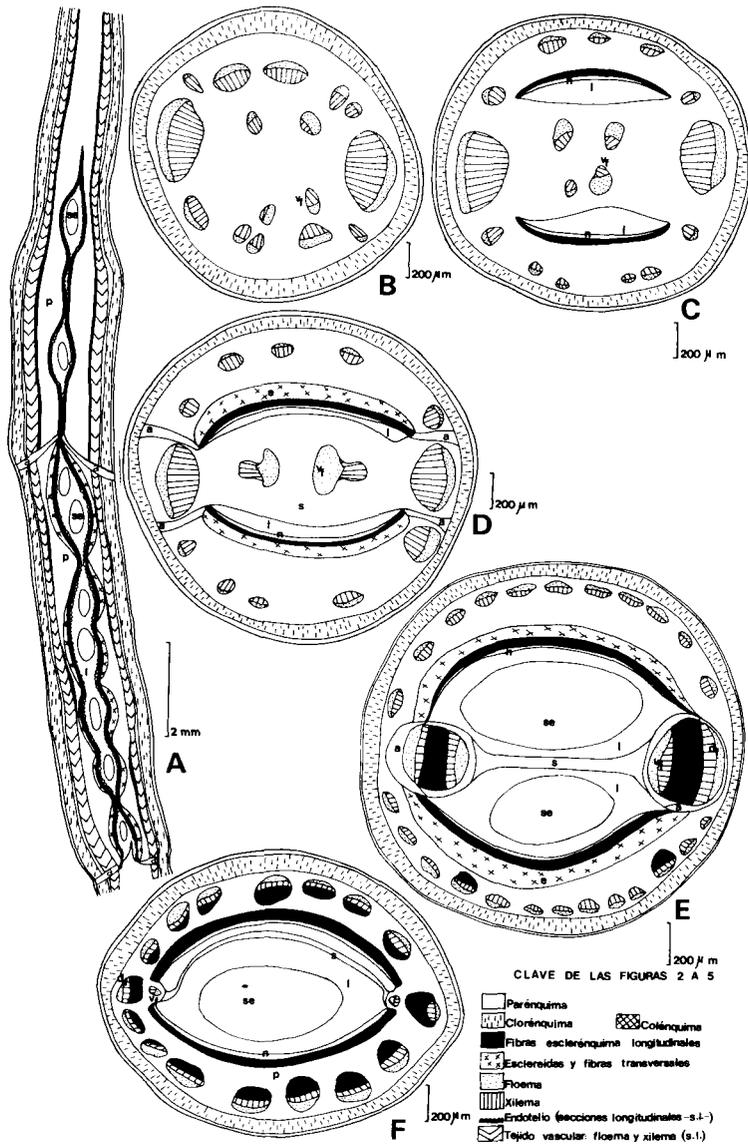


Fig. 2.—A - F, *Trachystoma aphanoneurum*; A, sección longitudinal de la parte no estilar del fruto; B, secciones transversales de la base del artejo valvar; C, sección transversal del artejo valvar; D, sección transversal del artejo rostral.

lugar de ocupar el plano medio del lóculo, queda aprisionado por la semilla contra una de las paredes valvares. El esclerénquima del mesocarpo ha disminuido hasta desaparecer y está reemplazado por un parénquima (p). Paralelamente, los haces vasculares de las valvas han adquirido vainas fibrosas que los recubren por el lado interno.

La figura 2 A muestra el esquema de una sección longitudinal del fruto (excluida la zona estilar apical). En ella pueden verse los tejidos de abscisión (a) entre rostro y valvas, y entre la zona valvar y el receptáculo. Nótese también el predominio de parénquima entre las celdas seminales del rostro, tejido débil que explicaría el comportamiento «lomentoide» de esta parte del fruto.

Trachystoma labasii Maire

Exomorfoloía

Fruto del tipo lomento silicuiforme, más o menos arqueado, de artículo valvar siempre aspermo y muy reducido (menor que 1 mm de longitud), generalmente persistente sobre el pedicelo. Artículo estilar muy desarrollado (hasta 14 cm de longitud), indehisciente, caedizo, algo comprimido entre las 7-12 celdas seminíferas, en las que se divide el fruto en la madurez. Esta especie tiene 100% de heterocarpia y un S% que oscila entre 46,04 y 54,84%. Semillas todas péndulas, con excepción de la terminal (apical del rostro), que es erecta. Frutos cubiertos por pelos antrorsos.

Anatomía

Artejo valvar: La base del artículo valvar se distingue del receptáculo porque exteriormente está recubierta por una epidermis en lugar de por felema. La estela presenta todavía los haces pistilares del receptáculo fusionados (fig. 3 B). Secciones transversales tomadas a una mayor distancia del receptáculo muestran ya la estela compuesta por un número mayor de haces en un ciclo externo, y hacia el centro, la aparición de 4 cordones vasculares que formarán más arriba los haces ventrales de los carpelos fértiles (v_p) (fig. 3 C). A diferencia de lo que ocurre en *T. aphanoneurum*, los haces ventrales se integran antes de aparecer la cavidad locular (fig. 3 D, v_p). Una vez que se forma la cavidad locular, puede vérsela provista de un endotelio en sus caras externas (n), mientras que el lóculo (l) proyecta hacia la periferia del fruto 4 zonas que constituyen el tejido de abscisión (a) entre el fruto y el receptáculo (fig. 3 E).

Hacia arriba, el lóculo se agranda, aunque siempre permanece aspermo y relativamente pequeño en comparación con el de *T. aphanoneurum*. El septo (s) se va adelgazando progresivamente (fig. 3 F).

Artejo rostral: Las partes del rostro situadas entre las celdas seminíferas del lóculo son de sección comprimida. Predomina en ellos el parénquima interno del mesocarpo (p) sobre los demás tejidos. Los haces vasculares poseen internamente una vaina fibrosa reducida que está bien separada del endocarpo (aquí constituido generalmente por una sola capa de fibras). El replo

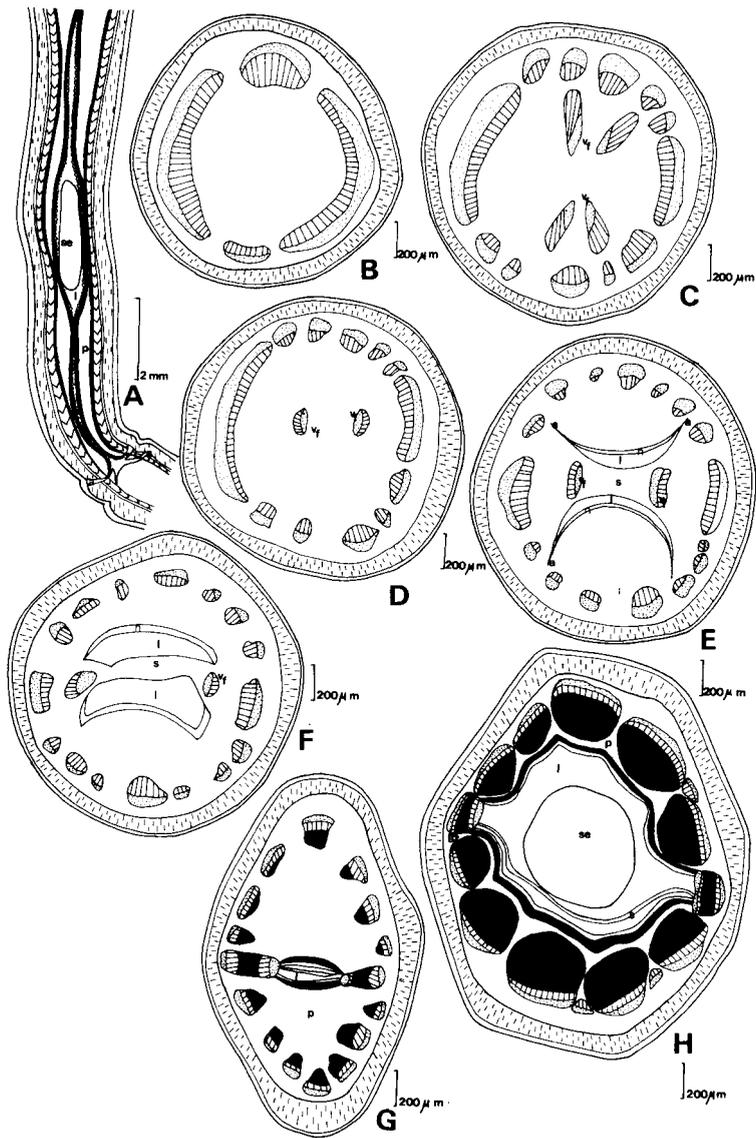


Fig. 3.—A - H, *Trachystoma labasii*; A, sección longitudinal de la base del fruto; B - F, secciones transversales del artejo valvar; G - H, secciones transversales del artejo rostral.

recuerda al de *T. aphanoneurum*, en cuanto los haces vascular y dorsal de los carpelos fértiles están unidos por esclerenquima, pero a diferencia de lo que ocurre en esa especie, en ningún caso está separado de las valvas por un tejido de abscisión. Además, el septo es inconspicuo y ocupa una posición lateral en el lóculo (fig. 3 G).

La sección transversal del rostro a la altura de una celda seminífera posee un contorno menos comprimido. Las vainas fibrosas de los haces vasculares han crecido generalmente mucho y llegan a ocupar casi todo el mesocarpo, reemplazando al parénquima interno como tejido predominante. El endocarpo está separado de la estela por unas pocas capas de parénquima interno (p). La cavidad locular, mucho mayor, muestra una semilla grande que oprime al septo (s) contra la pared valvar (fig. 3 H).

En la figura 3 A se esquematiza una sección longitudinal de la base del fruto. Adviértase el carácter muy reducido y aspermo del artículo valvar y las zonas de abscisión (a). Asimismo, se notará el endocarpo, más delgado que en otras especies, y el predominio absoluto del parénquima interno del mesocarpo sobre otros tejidos en los espacios interseminíferos, lo cual también explica el comportamiento «lomentoide» para el fruto.

Trachystoma ballii O. E. Schulz

Exomorfología

Fruto del tipo lomento silicuiforme, de sección casi esférica, con artículo valvar aspermo a 3-seminado, indehiscente, de 2,0-10,0 mm de longitud. Artejo rostral 10-15-seminado, poco comprimido en los espacios entre las celdas seminíferas, de 3,5-11,0 cm de longitud. El porcentaje de heterocarpia varía entre 76,9 y 100,0; en tanto que S% oscila entre 37,23 y 50,0%. Superficie externa glabra a densamente pubescente con pelos retrorsos. Semillas péndulas, aunque a veces existen algunas erectas en la base del segmento valvar.

Anatomía

Artejo valvar: Las secciones transversales a la altura de una celda seminífera del lóculo muestran en esta especie bastantes diferencias con las estructuras que presenta *T. aphanoneurum*, la otra especie del género con semillas en el segmento valvar. En *T. ballii* no existe el tejido de abscisión que separa el replo de las valvas; el septo (s) es poco conspicuo y está oprimido por las semillas (se) contra las paredes valvares. La gran esclerificación (e) que se observa en el mesocarpo, llega incluso a continuarse con los cordones fibrosos longitudinales que refuerzan los haces vasculares de la estela, y constituye otra característica de la especie. Esta masa central de esclerenquima limita por dentro con el endocarpo (vaina fibrosa de 1 a 3 capas de células de espesor) y con los haces placentarios ventrales (v), mientras que por fuera, las vainas fibrosas de la estela y el parénquima interfascicular son su otro límite (fig. 4 B). Dicha masa esclerenquimática tan característica se va adelgazando hacia los extremos de cada celda seminífera y llega a desaparecer entre estas celdas. Las secciones transversales del fruto son allí algo más comprimidas y

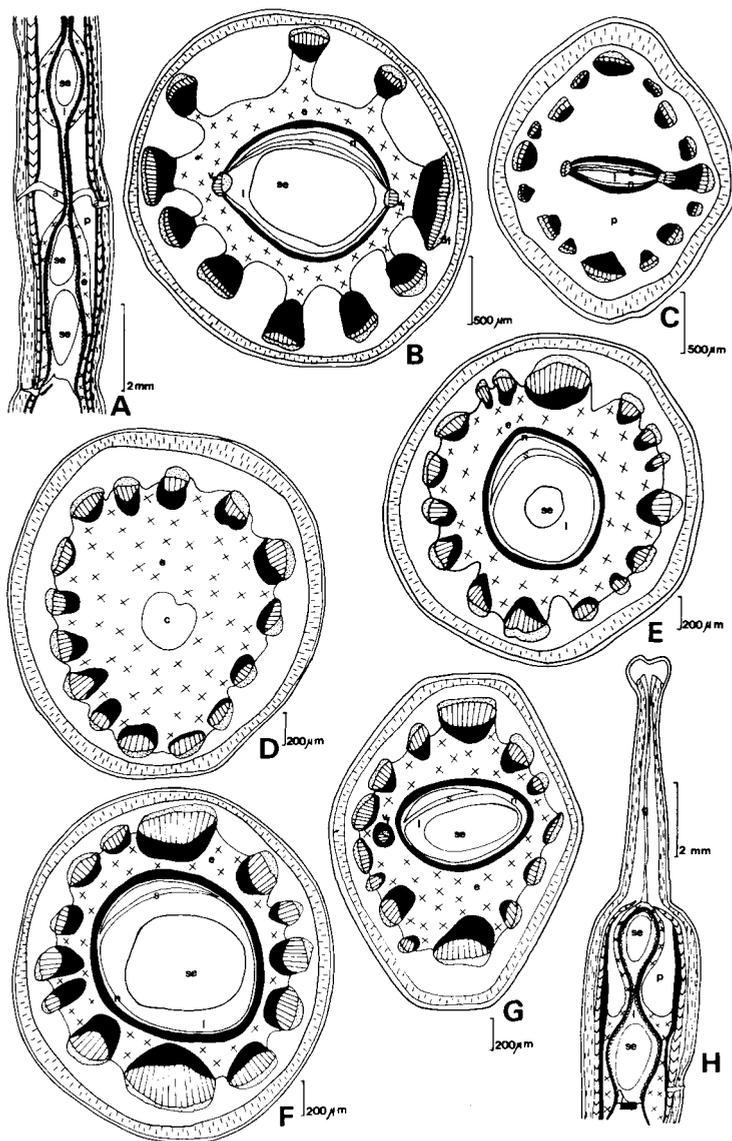


Fig. 4. —A - C, *Trachystoma ballii*: A, sección longitudinal de la base del fruto; B - C, secciones transversales del artejo valvar. D - H, *Ceratocnemum rapistroides*: D - E, secciones transversales de la base del artejo valvar; F - G, secciones transversales del artejo valvar; H, sección longitudinal del fruto.

no quedan más elementos esclerificados que los del endocarpo y las fibras de los haces de la estela. Predomina netamente el parénquima interno del mesocarpo (p), lo que sin duda facilita la diseminación en este fruto lomentoide (fig. 4 C).

Artejo rostral: Repite las mismas características descritas para la parte valvar. Las secciones son de contorno casi circular a la altura de las celdas seminíferas, con el mesocarpo casi totalmente esclerificado y secciones apenas más comprimidas, con predominio de parénquima, entre las celdas seminíferas.

La figura 4 A representa la sección longitudinal de la base de un fruto con un artejo valvar 2-seminado. Nótese la presencia de tejidos de abscisión (a) entre el receptáculo y el segmento valvar; y entre este último y el rostral. En frutos con valvas aspermas o con más semillas, la estructura de la parte valvar está algo modificada, pero en todo caso no difiere mucho histológicamente de la descrita.

Ceratocnemum rapistroides Cosson & Balansa

Exomorfología

Fruto nucamentoide, indehiscente, glabro o pubescente, de 8,0-10,0 mm de longitud y 2,0-2,5 mm de diámetro. Artejo valvar persistente sobre el pedicelo, con 1 semilla péndula, cilíndrico en su mitad inferior y de sección algo comprimida por arriba, donde se suelda con el artejo rostral a favor de dos prolongaciones laterales que llegan casi hasta el punto de nacimiento del estilo. Una vez caído el artejo superior estas prolongaciones se destacan en el ápice de la parte valvar. Artículo rostral obtrapezoidal, provisto de una semilla erecta y súbitamente terminado en un estilo tetragono, con estigma capitado, bilobado. El porcentaje de heterocarpia es 50,0%; S% = 84,9.

Anatomía

Artejo valvar: Del receptáculo parten alrededor de 16 haces vasculares pistilares, los cuales poseen muchas fibras longitudinales entremezcladas con el xilema. En el receptáculo, todos los tejidos situados hacia el interior de la estela son parenquimáticos. En la base del artejo valvar del fruto, el mesocarpo (e) se esclerifica casi totalmente, dejando hacia el interior una reducida área central parenquimática (c), y rodeando el xilema de los haces vasculares (fig. 4 D). Una sección transversal más alta ya muestra formado el lóbulo (l), que aparece tapizado exteriormente por el endotelio (n). Inmediatamente por fuera de este tejido se ve la capa fibrosa del endocarpo. El septo (s) ya posee una posición lateral en el lóculo (fig. 4 E).

Hacia el ápice, el diámetro del fruto y del lóculo aumentan (fig. 4 F). Algo más arriba, la sección del fruto comienza a comprimirse, al mismo tiempo que el lóculo se reduce, diferenciándose entonces el haz ventral del carpelo fértil (v_1), que aparece rodeado por esclereidas de paredes bien gruesas (fig. 4 G). Cuando ya no queda en el lóculo sino el funículo (u) de la semilla valvar, el esclerénquima del mesocarpo se separa de los haces vasculares de

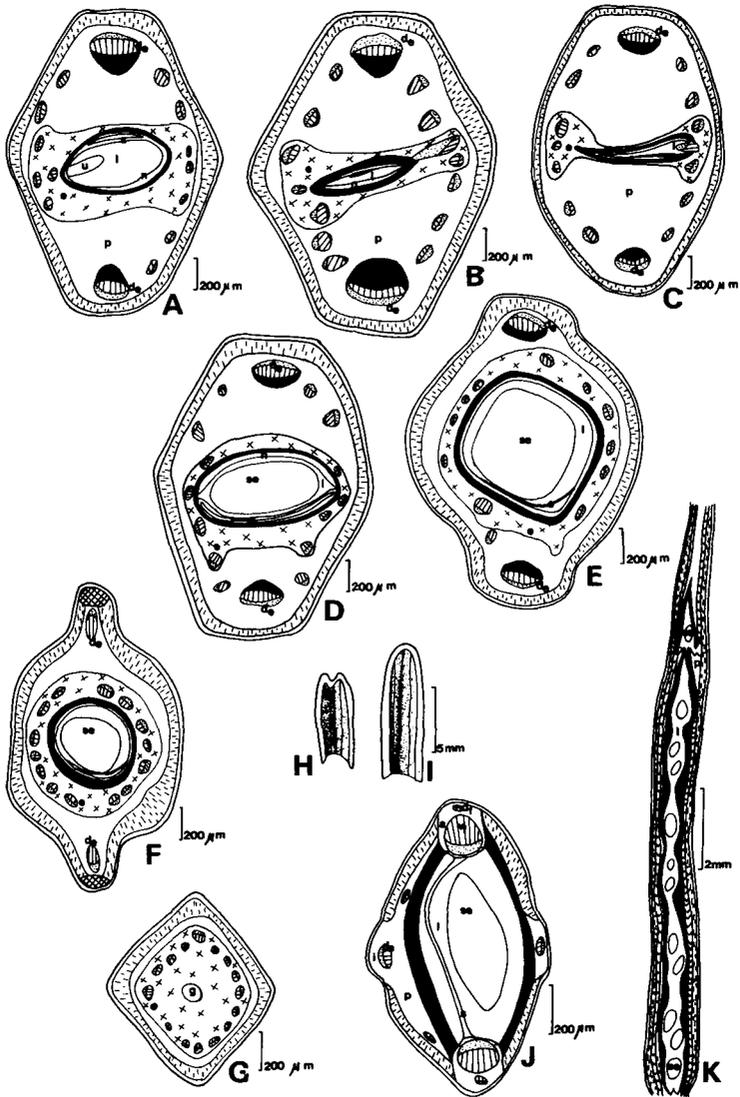


Fig. 5.—A - G, *Ceratocnemum rapistroides*; A, sección transversal de la parte superior del artejo valvar; B - G, secciones transversales del artejo rostral. H - K, *Erucastrum littoreum*; H, extremo superior de la valva; I, extremo inferior de la valva; J, sección transversal del artejo valvar; K, sección longitudinal de la parte no estilar del fruto.

ambos carpelos estériles, y el espacio pasa entonces a ser ocupado por un parénquima interno (p). Los haces dorsales de los carpelos estériles se destacan por la vaina fibrosa que poseen, de forma tal, que contribuyen a dar rigidez a las prolongaciones superiores del artejo valvar una vez que se desprende el segmento rostral (d_c) en fig. 5 A.

Artejo rostral: Junto a los haces placentarios, en el extremo opuesto al haz ventral del carpelo fértil que inervó el funículo en el segmento valvar, aparece el rastro del funículo correspondiente a la semilla rostral (fig. 5 B). El esclerénquima del mesocarpo que rodea el centro del fruto es reemplazado por parénquima interno (p), según se muestra en la figura 5 C. A medida que el lóculo va nuevamente agrandándose, vuelve a esclerificarse la zona central del mesocarpo. A la altura del corte en que comienza a verse la semilla (se), el esclerénquima del mesocarpo engloba a todos los haces vasculares, con excepción de los de los carpelos estériles (fig. 5 D). Finalmente, el fruto adopta una sección circular con dos apéndices laterales, inervados solamente por los haces vasculares dorsales (d_c) de los carpelos estériles. El resto de la estela está rodeada por el esclerénquima del mesocarpo (fig. 5 E).

Cerca de la base del estilo, los haces dorsales de los carpelos estériles (d_c) pierden su refuerzo fibroso, se reducen y se van acercando al resto de la estela. Paralelamente, los apéndices que formaban los carpelos estériles se reducen, lo mismo que el diámetro del lóculo (fig. 5 F). En la zona inferior del estilo, el fruto adopta una sección rómbica y ya toda la estela está incluida en el mesocarpo esclerificado. En el centro del fruto se ve ya el tejido estigmatoide (g), según se representa en la figura 5 G.

La figura 4 H es el esquema de la sección longitudinal de un fruto. Nótese que el tejido de abscisión en la base de las valvas está incompleto: sólo se observa una depresión en la epidermis y en el clorénquima, pero no hay ruptura en la continuidad longitudinal del tejido fibroso. La zona de abscisión valvo-rostral está poco marcada, pero el paso abrupto entre los elementos rígidos del artejo valvar a los mucho más débiles tejidos parenquimáticos del mesocarpo rostral, permiten aproximar los lugares de ruptura. Es por ello que la zona de influencia de los haces dorsales de los carpelos estériles pertenece realmente al segmento valvar del fruto, a pesar de aparecer en los planos de corte que muestran la estructura del rostro.

***Erucastrum littoreum* (Pau & Font Quer) Maire**

Exomorfología

Fruto en silicua o más exactamente valvo-nucamentoide, glabro, comprimido, de aproximadamente 3,0-3,5 cm de longitud y 2,0-3,0 mm de diámetro, con artejo valvar dehiscente, provisto de 10-20 semillas péndulas; artejo rostral indehiscente, generalmente atenuado en un estilo que termina en un estigma capitado, bilobado, provisto de una sola semilla erecta. El porcentaje de heterocarpia oscila entre 9,09 y 4,76; en tanto que el porcentaje de reducción del fruto varía entre 47,93 y 33,88.

Anatomía

Artejo valvar: Las secciones transversales efectuadas a la altura de una celda seminífera tienen un contorno rómbico. Se destacan en ellas los dos haces ventrales de los carpelos fértiles (v_f), que son los de mayor diámetro y que juntamente con los dos haces dorsales de dichos carpelos (d_f) y el septo (s) integran un repleo conspicuo, separado de las valvas por un tejido de abscisión (a). Se ven pocos haces vasculares (en total 8). El endotelio está formado por una capa de células tan delicadas que normalmente está ya destruida en el fruto maduro. El endocarpo fibroso generalmente limita con los haces vasculares de las valvas y con el clorénquima, ya que generalmente no hay en el mesocarpo parénquima interno sino en la zona de los dos haces dorsales de los carpelos estériles (d_e). Rodeando exteriormente a estos últimos, sólo existe un parénquima (i), que se continúa con la epidermis uniestratificada que recubre todo el fruto (fig. 5 J).

Artejo rostral: La estructura es semejante a la descrita para el segmento valvar, si bien la estructura del repleo es menos conspicua y no existe el tejido de abscisión que en el segmento inferior lo separaba de las valvas. Además, los haces ventrales de los carpelos fértiles son más reducidos. Por regla, existe más parénquima que en el artejo valvar.

El esquema de la sección longitudinal del fruto (fig. 5 K) muestra la zona de abscisión valvo-rostral. Nótese la relativa pobreza en parénquima del segmento valvar. Las figuras 5 I y 5 H muestran respectivamente la forma de los extremos inferior y superior de las valvas.

MODALIDAD DE CRECIMIENTO DEL FRUTO EN LAS ESPECIES TRATADAS

Como es sabido, el crecimiento (si por crecimiento se entiende el aumento en volumen de órganos enteros o de sus partes) está determinado por dos procesos: mitosis y aumento del tamaño celular. Según la metodología descrita en «material y métodos», con sus limitaciones intrínsecas y con las que supone el manejo de un número limitado de secciones microscópicas de ovarios y frutos, en relación con una posible evaluación estadística de los resultados, se han obtenido los datos numéricos de las tablas 1 a 5, que seguidamente se examinarán.

Al margen de estos datos, se observó que no existen diferencias muy grandes de tamaño entre las células correspondientes a los mismos tejidos en cada uno de los estadios considerados (ovario en anthesis y fruto adulto) para todas las especies estudiadas. Tampoco se observó un incremento muy grande del tamaño celular entre el comienzo de la diferenciación del gineceo en el botón floral y la anthesis (apertura floral), aunque sí se advierte un aumento considerable entre este último estadio ontogénico y el estadio de fruto adulto.

Considerando conjuntamente las tablas 1 y 3, surge como conclusión inmediata que las divisiones mitóticas persisten después de la anthesis.

Estudiando exclusivamente la tabla 1, se infiere que la mayor parte de los ciclos mitóticos tienen lugar entre el comienzo de la diferenciación del gineceo

en el botón floral y la antesis. Esto es regla general para todas las especies estudiadas. Además, la actividad mitótica en dicha etapa ontogénica (o sea entre los estadios ontogénicos «comienzo de la diferenciación del gineceo en el botón floral» y «antesis») parece ser sensiblemente similar en todas las especies estudiadas. Por otro lado, se aprecia que con la excepción del *Erucastrum littoreum*, a frutos más largos parece corresponder un mayor número de ciclos mitóticos. A su vez, en *E. littoreum*, el aumento del tamaño celular en la etapa ontogénica «antesis - fruto adulto» es mayor que en las demás especies. Véase también a ese respecto la tabla 5.

Analizando ahora con más detalle el número estimado de ciclos mitóticos en la etapa ontogénica «comienzo de la diferenciación del gineceo - antesis» (tabla 2), puede verse que en *E. littoreum*, a diferencia de lo que ocurre con las otras especies estudiadas, el número de ciclos es mayor en el artejo valvar del fruto que en el rostral. Además, en *Trachystoma* spp. y en *Ceratocnemum rapistroides* (con excepción de *T. labasii*, la especie con segmento valvar atrofiado), el número estimado de ciclos mitóticos no es muy diferente para ambos segmentos del fruto. Es también notable que en *T. labasii* el endotelio se empieza a diferenciar algo más tarde que los otros tejidos.

Si consideramos ahora el número estimado de ciclos mitóticos en la etapa ontogénica antesis - fruto adulto (entre los estadios «antesis» y «fruto adulto», o sea durante la transformación del ovario en fruto), expuestos en la tabla 3, se puede ver que:

a) En el género *Trachystoma*, especialmente en las especies *T. ballii* y *T. labasii*, que más han evolucionado hacia la reducción del artículo valvar, esto parece haberse conseguido mediante una mayor actividad mitótica en el segmento rostral que en el valvar.

b) En *Erucastrum littoreum*, el proceso de alargamiento del segmento valvar es mucho más acentuado que en el rostral y se sigue realizando como

TABLA 1

NÚMERO ESTIMADO DE CICLOS MITÓTICOS DURANTE TODA LA ONTOGENIA DEL FRUTO Y AUMENTO DEL TAMAÑO CELULAR EN LA ETAPA ONTOGÉNICA «ANTESIS-FRUTO ADULTO»

Especie	Número de ciclos mitóticos			Aum. tamaño cel. antesis fruto adulto
	Comienzo diferenciación-antesis	Antesis-fruto adulto	Total	
<i>Erucastrum littoreum</i>	13.20	2.02	15.22	3.76 ×
<i>Ceratocnemum rapistroides</i>	14.74	1.06	15.80	2.13 ×
<i>Trachystoma aphanoneurum</i>	15.06	1.35	16.30	2.35 ×
<i>Trachystoma ballii</i>	14.67	3.19	17.86	2.83 ×
<i>Trachystoma labasii</i>	13.99	4.21	18.20	2.28 ×

TABLA 2
NÚMERO ESTIMADO DE CICLOS MITÓTICOS EN LA ETAPA ONTOGÉNICA
«COMIENZO DIFERENCIACIÓN GINECEO-FRUTO ADULTO»

Tejido	Parén- quima interno meso- carpo valvar		Endote- lio valvar	Parén- quima interno meso- carpo rostral		Epider- mis rostral	Endo- telio rostral	Clorén- quima rostral	Prome- dio valvar	Prome- dio rostral	Prome- dio total fruto
	Epider- mis valvar	Clorén- quima valvar		Epider- mis rostral	Endo- telio rostral						
Especie											
<i>Erucastrum littoreum</i> .	14.62	15.48	13.46	11.69	12.23	12.84	11.46	13.83	13.81	12.59	13.20
<i>Ceratocnemum rapis- troides</i>	13.90	15.51	14.16	14.96	15.98	13.90	13.33	16.21	14.63	14.85	14.74
<i>Trachystoma aphano- neurum</i>	14.29	15.20	14.71	15.29	16.51	14.68	13.79	16.07	14.87	15.26	15.06
<i>Trachystoma ballii</i> . .	13.39	14.97	13.63	14.78	16.03	15.04	12.98	16.58	14.19	15.15	14.67
<i>Trachystoma labasii</i> .	11.73	13.05	0	12.34	16.45	15.62	13.97	16.45	12.37	15.62	13.99

TABLA 3
NÚMERO ESTIMADO DE CICLOS MITÓTICOS EN LA ETAPA ONTOGÉNICA «ANTES-FRUTO ADULTO»

Tejido	Parén- quima interno meso- carpo valvar		Endote- lio valvar	Parén- quima interno meso- carpo rostral		Epider- mis rostral	Endo- telio rostral	Clorén- quima rostral	Prome- dio valvar	Prome- dio rostral	Prome- dio total fruto
	Epider- mis valvar	Clorén- quima valvar		Epider- mis rostral	Endo- telio rostral						
Especie											
<i>Erucastrum littoreum</i> .	1.35	2.54	4.14	3.58	0.99	0.39	1.30	1.92	2.90	1.15	2.02
<i>Ceratocnemum rapis- troides</i>	1.13	1.10	1.77	D	D	0.94	0.47	1.01	1.33	0.80	1.06
<i>Trachystoma aphano- neurum</i>	0.66	1.38	2.17	0.31	1.76	0.64	1.90	1.99	1.13	1.57	1.35
<i>Trachystoma ballii</i> .	1.12	2.33	1.50	1.73	5.32	3.19	6.99	3.41	1.67	4.72	3.19
<i>Trachystoma labasii</i> .	0.70	0.67	12.17	1.30	6.19	2.80	6.00	3.85	3.71	4.71	4.21

TABLA 4

NÚMERO ESTIMADO DE CICLOS MITÓTICOS EN EPIDERMIS
DURANTE TODO EL DESARROLLO DEL FRUTO

Especie	Segmento valvar			Segmento rostral		
	Comienzo diferen- ciación- antesis	Antesis- fructi- ficación	Total	Comienzo diferen- ciación- antesis	Antesis- fructi- ficación	Total
<i>Erucastrum littoreum</i>	14.62	1.35	15.97	12.84	0.39	13.23
<i>Ceratocnemum rapistroides</i>	13.90	1.13	15.03	13.90	0.94	14.84
<i>Trachystoma aphanoneurum</i>	14.29	0.66	14.95	14.68	0.64	15.32
<i>Trachystoma ballii</i>	13.39	1.12	14.51	15.04	3.19	18.23
<i>Trachystoma labasii</i>	11.73	0.70	12.43	15.62	2.80	18.42

en la etapa ontogénica anterior, es decir que ocurren más ciclos mitóticos en el artículo valvar que en el rostral.

c) En el caso del *Ceratocnemum*, debe destacarse que gran parte de los tejidos del mesocarpo han sufrido en esta etapa ontogénica un proceso de diferenciación, y en el segmento valvar especialmente, la esclerificación de los tejidos es notable. Quizás sea por este motivo que la actividad mitótica en esta etapa resulte ser menor en el artejo valvar que en el rostral.

Puede extrañar al observador que en la misma tabla, la actividad mitótica estimada para el segmento valvar de *Trachystoma labasii* sea mayor que en los artejos homólogos de las otras dos especies del mismo género, cuyos segmentos valvares son mucho más desarrollados. Pero quizás ello se deba a que es precisamente en esta etapa ontogénica cuando el endotelio se diferencia y alcanza su desarrollo total en este artejo, pues se recordará que en *T. labasii* este tejido no se encuentra aún diferenciado en la antesis.

El análisis de la tabla 4 permite comparar los datos obtenidos exclusivamente en la epidermis, que consta de una sola capa de células y donde las divisiones celulares tienen únicamente lugar en sentido anticlinal; con las conclusiones obtenidas analizando una muestra más representativa del conjunto de los tejidos de ovario y fruto. Se puede advertir que la mayoría de las generalizaciones ya expresadas se mantienen: a) mayor actividad mitótica en la primera etapa ontogénica, b) mayor actividad mitótica en el segmento rostral de *T. ballii* y *T. labasii* durante toda la ontogenia y c) mayor actividad mitótica en el segmento valvar de *Erucastrum*.

Otras conclusiones elaboradas con los datos de este único tejido difieren de las anteriores, pues por ejemplo, las divisiones celulares en la epidermis del segmento rostral en *T. aphanoneurum* parecen equivalentes a las observadas en el artejo valvar en la etapa ontogénica «antesis - fruto maduro». Además, no parece muy claro aquéllo de que «a frutos más largos, mayor actividad mitótica», sino que los datos sugieren más bien que «a segmento del fruto más largo, mayor actividad mitótica». Esto concuerda con los datos de la tabla 3.

TABLA 5
INCREMENTOS DE TAMAÑO CELULAR, ETAPA ONTOGÉNICA «ANTES-FRUTO ADULTO»

Tejido	Epidermis valvar		Endotelio valvar		Párenquima interno mesocarpo valvar		Clorénquima valvar		Epidermis rostral		Endotelio rostral		Párenquima interno mesocarpo rostral		Clorénquima rostral		Promedio valvar		Promedio rostral		Promedio total fruto		
	6	1.8x	2.9x	4.6x	1.7x	7.4x	2.5x	2.7x	2.3x	3.8x	3.72x	3.76x											
Especie																							
<i>Erucastrum littoreum</i> .	6	1.8x	2.9x	4.6x	1.7x	7.4x	2.5x	2.7x	2.3x	3.8x	3.72x	3.76x											
<i>Ceratoenemum rapistroides</i>	1.8x	1.7x	2.1x	2.1x	1.4x	2.9x	2.1x	3.4x	1.6x	1.75x	2.50x	2.12x											
<i>Trachystoma aphanoneurum</i>	1.6x	2.6x	3.0x	3.0x	1.6x	2.0x	2.0x	4.2x	1.8x	2.2x	2.5x	2.35x											
<i>Trachystoma ballii</i>	2.0x	1.6x	4.0x	4.0x	2.0x	4.0x	2.5x	4.6x	2.0x	2.4x	3.27x	2.83x											
<i>Trachystoma labatii</i>	2.0x	1.8x	3.0x	3.0x	2.5x	2.0x	2.0x	3.0x	2.0x	2.32x	2.25x	2.28x											

Si tenemos por último en cuenta la aproximación efectuada a los incrementos del tamaño celular en la etapa ontogénica «antesís - fruto adulto» (tabla 5), se destacan la epidermis y el parénquima interno del mesocarpo como los tejidos donde las células crecen más, y resalta el alargamiento de las células epidérmicas en el sentido del eje mayor del fruto. No hay diferencias muy evidentes entre rostros y valvas en lo referente al modo como aumenta el tamaño celular.

Puede pues decirse que la evaluación del modo de crecimiento de estos frutos mejorará cuantos más tejidos sean los considerados simultáneamente.

CONCLUSIONES

La morfología interna de este grupo de especies guarda estrecha relación con otros caracteres exomorfológicos que permiten intuir a su vez la posición taxonómica y evolutiva de estos táxones dentro de la tribu *Brassicaceae*.

La especie *Erucastrum littoreum*, presenta un tipo de fruto menos evolucionado que en los otros dos géneros, y en concordancia con ello tiene un replo bien desarrollado con tejidos de abscisión entre el mismo y las valvas en el artejo inferior del fruto, que es dehiscente. Además, su rostro está poco desarrollado, como resultado de haber experimentado un menor número de ciclos mitóticos que la parte valvar. El diseño de vascularización del fruto es mucho más simple en *E. littoreum* que en las otras especies estudiadas.

Dentro del género *Trachystoma*, la especie *T. aphanoneurum* tiene con frecuencia su artejo valvar dehiscente, y es la única que presenta un replo de estructura semejante al de *E. littoreum*, es decir separado de las valvas por un tejido de abscisión. Además, no se ha operado aún el gran desarrollo de la parte rostral del fruto como en las otras dos especies; de modo que el número estimado de ciclos mitóticos que experimenta el segmento rostral suele ser menor que el de las regiones homólogas de las otras especies del género supuestamente más evolucionadas. Tampoco se da en *T. aphanoneurum* el fenómeno de reducción del artejo valvar que experimentan *T. ballii* en grado menor, y *T. labasii* como ejemplo extremo. En estas últimas especies, durante el desarrollo del artejo rostral, la actividad mitótica es considerablemente mayor que la calculada para el segmento valvar. El polimorfismo del segmento valvar en *T. ballii* es acentuado, mientras que en *T. labasii* la atrofia del artejo valvar está ya fijada y se manifiesta con un menor ritmo de actividad mitótica en la etapa ontogénica que va desde el comienzo de la diferenciación del gineceo hasta la antesís.

Por lo que se refiere al *Ceratocnemum rapistroides*, la morfología del fruto y la estrategia de diseminación parece ser distinta a la de *Trachystoma*. Su fruto, en lugar de haber evolucionado hacia el lomento, está provisto de artejos uniseminados indehiscentes. Esta especie parece también haberse apartado bastante de la estructura anatómica de frutos más primitivos, pues carece de zonas de abscisión entre el replo y las valvas. Pero a pesar de presentar una morfología diferente en la «lomentoide» de *Trachystoma*, la sección transversal del artejo valvar de *Ceratocnemum*, con su gran masa de esclerénquima en el mesocarpo, se asemeja bastante al segmento homólogo en *T. ballii*.

AGRADECIMIENTOS

Debo expresar mi gratitud al Dr. César Gómez Campo, quién me sugirió abordar esta temática, me proveyó del material del banco de germoplasma y de las facilidades materiales para mi trabajo, y ha colaborado intercambiando conmigo ideas durante todo el transcurso de este estudio. A la Dra. Margarita A. Clemente Muñoz le estoy muy reconocido por su generoso aporte de bibliografía relacionada con este tema. Este estudio se realizó durante el ejercicio de una beca externa del Consejo Nacional de Investigaciones de la República Argentina (CONICET), en el departamento de Organografía y Fisiología de la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad Politécnica de Madrid.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BENGOECHA, G. & C. GÓMEZ CAMPO (1975). Algunos caracteres de la semilla en la tribu Brassiceae. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 32(2):793-841.
- CLEMENTE, M. A. (1980). Caracteres morfotaxonomícos de la tribu Brassiceae. *Monogr. Esc. Técn. Sup. Ing. Agrón., Madrid* 70:1-70.
- EAMES, A. J. & C. L. WILSON (1928). Carpel morphology in the Cruciferae. *Amer. J. Bot.* 15:251-270.
- EAMES, A. J. & C. L. WILSON (1930). Crucifer carpels. *Amer. J. Bot.* 17:638-656.
- EIGNER, J. (1973). Zur Stempel - und Fruchtentwicklung ausgewählter Brassicaceae (=Cruciferae) unter neuen Gesichtspunkten der Blütenmorphologie und der Systematik. *Beitr. Biol. Pflanzen* 49:359-427.
- FONT QUER, P. (1963). *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, Barcelona.
- GÓMEZ CAMPO, C. (1980). Morphology and Morpho - Taxonomy of the Tribe Brassiceae. In: S. Tsunoda & al. (Eds.), *Brassica Crops and wild Allies*: 3-34. Japan Scientific Soc. Press, Tokyo.
- GÓMEZ CAMPO, C. & M. E. TORTOSA (1974). The taxonomic and evolutionary significance of some juvenile characters in the Brassiceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 69:105-124.
- HARBERD, D. J. (1972). A contribution to the cyto - taxonomy of Brassica (Cruciferae) and its allies. *Bot. J. Linn. Soc.* 65:1-23.
- HERNÁNDEZ BERMEJO, J. E. & M. A. CLEMENTE (1977). Significado ecológico de la heterocarpia en diez especies de la tribu Brassiceae. El caso de *Fezia pterocarpa* Pitard. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 34(1):279-302.
- JENSEN, W. A. (1965). *Botanical Histochemistry*. W. H. Freeman & Co., San Francisco and London.
- JOHANSEN, D. A. (1940). *Plant Microtechnique*. Mac Graw - Hill Book Co. Inc., New York and London.
- MAIRE, R. (1964). *Flore de l'Afrique du Nord* 12:152-403. P. Lechevalier, Paris.
- MAIRE, R. (1967). *Flore de l'Afrique du Nord* 13:5-57. P. Lechevalier, Paris.
- MAKSYMOWYCH, R. (1973). *Analysis of leaf Development*. Cambridge Univ. Press.
- RYTZ, W. (1936). Systematische, ökologische und geographische Probleme bei den Brassiceen. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 46:517-544.
- SAUNDERS, E. R. (1925). On carpel polymorphism. I. *Ann. Bot. (London)* 39:123-167.
- SAUNDERS, E. R. (1929). On a new view of the nature of the median carpels in the Cruciferae. *Amer. J. Bot.* 16:122-137.
- SCHULZ, O. E. (1936). Cruciferae. In: A. Engler & al. (Eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2 da. ed. 17 b: 227-658. Engelmann, Leipzig.
- VOJTENKO, V. F. (1968). Formi heterokarpíi v semejstve Brassicaceae Burn. iij evoliutsionnaia otsenka. *Bot. Žurn.* 53(10):1428-1440.
- ZOHARY, M. (1948). Carpological studies in the Cruciferae. *Palestine J. Bot., Jerusalem Ser.* 4:158-165.