

EL APARATO NECTARIGENO EN LA TRIBU BRASSICEAE (CRUCIFERAE)

por

M. CLEMENTE MUÑOZ y J. E. HERNANDEZ BERMEJO

Abstract. The morphology of median and lateral nectaries is studied for 155 taxa of the tribe *Brassicaceae* (*Cruciferae*). Median nectaries are grouped into eight categories which become nine when their complete absence is also taken into account. Groupings are used to discuss the systematic position of several taxa and their possible phylogenetic relations. The geographical disjunction of *Crambe* is corroborated by the median nectaries study: macaronesian and oriental species are morphologically neighbouring and different to those ones with intermediate geographical distribution (north-african species).

With lateral nectaries it is more difficult to establish defined groups, since their variation throughout the tribe is almost continuous within narrow morphological limits. However some cases as *Calepina irregularis*, *Sinapis pubescens*, *Sinapidendron rupestre*, *Crambe maritima* and *Coulingia orientalis* may be of some significance and help from the taxonomic point of view.

Resumen. Se estudia la morfología de los nectarios laterales y medianos de 155 táxones de la tribu *Brassicaceae* (*Cruciferae*). Los nectarios medianos son clasificados en ocho modelos que, junto con el caso de ausencia de aquellos, forman nueve posibilidades con valor taxonómico. La morfología de los nectarios medianos se utiliza para discutir la posición sistemática de diferentes táxones y para interpretar la posible filogenia de estas piezas florales en la tribu *Brassicaceae*. La disyunción geográfica del género *Crambe* es corroborada por el estudio de sus nectarios medianos: las especies macaronésicas y orientales son morfológicamente próximas y diferentes a las de posición geográfica intermedia, esto es, a las norteafricanas.

Los nectarios laterales presentan también, en algunos géneros y especies, estructuras especialmente características que posibilitan su mejor diferenciación (*Calepina irregularis*, *Sinapis pubescens*, *Sinapidendron rupestre*, *Crambe maritima*, *Coulingia orientalis*, etc.).

No obstante, es difícil establecer con ellos grupos definidos, a causa de la variación continua que morfológicamente manifiestan.

INTRODUCCIÓN

Los nectarios de las Crucíferas han sido considerados por algunos autores como estambres abortados (BERNHARDI, 1838; BRONW, 1846),

pero el hecho de que los haces vasculares de los nectarios puedan derivar de los sépalos laterales o de aquellos que alimentan a pétalos o estambres, induce más bien a considerarlos como excrecencias receptaculares (ARBER, 1931) tal y como fueron interpretados en su día por EICHLER (1875, 1878).

En las flores de la familia *Cruciferae* existen, generalmente, cuatro nectarios, dos medianos al pie de los estambres largos, externos a ellos, y otros dos laterales, situados junto a los estambres cortos. A veces aparecen ciertas excepciones, como en *Cardaria draba* (L.) Desv., que presenta seis nectarios, o en los géneros *Moricandia*, *Rytidocarpus* y *Oudneya*, que tienen tan sólo los dos laterales (SCHULZ, 1936; MAIRE, 1965). Según SCHULZ (1936), los nectarios debieran ser teóricamente catorce, uno por cada sépalo, pétalo o estambre. De éstos, algunos habrían adquirido mayor tamaño y otros estarían unidos en bandas o macizos de formas variadas. Las Arabideas son consideradas, según este punto de vista, como una de las tribus más primitivas; su sistema nectarígeno da la impresión de haber sufrido menos reducciones con respecto al modelo teórico primitivo (NOAILLES, 1969).

Los nectarios están formados por tejido parenquimático, con una epidermis apenas diferenciada del tejido subyacente, aunque en *Iberis amara* L. y *Hexaptera pinnatifida* Gill et Hook. es de tipo columnar (ARBER, 1931). Las ramificaciones vasculares que llegan hasta los nectarios son extremadamente delicadas, constituidas por elementos de protofloema, con ausencia de xilema. MOTTE (1946) señala, a partir de observaciones realizadas en flores teratológicas de la tribu *Herperideae*, que los nectarios son brotes modificados, y propone un nuevo diagrama floral para las Crucíferas, interpretando su flor como una inflorescencia contraída. El interés de este modelo ha sido reconocido por NOZERAN (1955), CHADEFAUD (1956) y EMBERGER (1951). No obstante, FREY-WYSSLING (1955), estudiando la procedencia y grado de desarrollo de los haces vasculares cuestiona seriamente la interpretación de MOTTE.

Los nectarios han sido utilizados en Sistemática por diversos autores, aunque generalmente sólo como un carácter secundario. SCHULZ (1936) reconoce su importancia y los utiliza como criterio inicial para la diferenciación de las subtribus pertenecientes a la tribu *Brassicaceae*. SCHULZ (1936) y MAIRE (1965) han descrito gran parte de los nectarios de toda la familia, pero sus criterios resultan bastante ambiguos y faltos de una precisa tipificación.

En el presente trabajo se aborda el estudio del aparato nectarígeno de un gran número de especies de la tribu *Brassiceae*, con un enfoque a la vez sistemático y filogenético. El conocimiento detallado de caracteres poco estudiados o faltos de sistematización puede aportar nuevos criterios que ayuden a clarificar las relaciones entre los táxones de esta tribu.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se ha estudiado la morfología de los nectarios de 155 especies de la tribu *Brassiceae* mediante observación macroscópica (binocular) y en algunos casos también microscópica. El tamaño de los nectarios es generalmente función de las dimensiones de la flor, por lo que hemos prescindido de su consideración.

El material procede de la Colección de Germoplasma de Crucíferas (GÓMEZ-CAMPO, 1976/1977) del Departamento de Biología y Fisiología Vegetal de la Escuela T. S. de Ingenieros Agrónomos de Madrid. Las flores se recolectaron a partir de ejemplares de invernadero, y fueron fijadas con F. A. A. (alcohol etílico al 70 por 100, ácido acético glacial y formol, en proporción 90-5-5) para después ser conservadas en alcohol al 70 por 100. La relación completa de táxones utilizados se recoge en la tabla I.

Las preparaciones histológicas se realizaron a partir de flores y botones florales, mediante la técnica de inclusión en parafina (MARTÍNEZ, AYERBE & FERNÁNDEZ, 1970). Los cortes se efectuaron a un grosor de 10 μm en un microtomo Minot. Para la tinción se utilizó hematoxilina Delafield, y en el montaje, bálsamo del Canadá.

RESULTADOS

En la figura 1 se recogen las formas de los nectarios laterales de cada una de las especies consideradas. Como en ella se observa, son en su mayoría prismáticos, semilunares, escumiformes o bilobulados. La gradual variación entre los tipos citados es manifiesta, lo que hace imposible su agrupamiento en un número limitado de casos. En algunas especies, no obstante, se presentan con estructuras muy particulares, como ocurre en *Calepina irregularis* (Asso) Thell., *Crambe maritima* L., *Conringia orientalis* (L.) Dumort, *Sinapis pubescens* L. y *Sinapidendron rupestre* Lowe. Merece la pena destacar la posibilidad

TABLA 1

	Núm. leyenda nectarios laterales (Fig. 1) ¶	Tipo de nectarios medianos (Fig. 2)
<i>Boleum asperum</i> (Pers.) Desv.	1	9
<i>Brassica amplexicaulis</i> (Desf.) Pomel	2	8
<i>Brassica balearica</i> Pers.	3	9
<i>Brassica barrelieri</i> (L.) Janka	4	6
<i>Brassica barrelieri</i> (L.) Janka subsp. <i>oxyrrhina</i> (Cosson) P. W. Ball & Heywood	5	6
<i>Brassica barrelieri</i> (L.) Janka subsp. <i>sabularia</i> (Brot.) c. n.	6	3
<i>Brassica carinata</i> A. Braun	7	3
<i>Brassica chinensis</i> L.	8	5
<i>Brassica cretica</i> Lam. subsp. <i>atlantica</i> (Cosson) Onno. <i>Brassica deflexa</i> (Boiss.) subsp. <i>leptocarpa</i> (Boiss.) Hedge.	9 10	6 1
<i>Brassica desnottesii</i> Emb. & Maire	11	1
<i>Brassica dimorpha</i> Coss. et Dur.	12	1
<i>Brassica elongata</i> Ehrh.	13	5
<i>Brassica fruticulosa</i> Cyr. subsp. <i>cossoniana</i> (Boiss. et Reut.) Maire	14	6
<i>Brassica fruticulosa</i> Cyr. subsp. <i>glaberrima</i> (Pomel) Batt	15	6
<i>Brassica fruticulosa</i> Cyr. subsp. <i>mauritanica</i> (Cosson) Maire	16	6
<i>Brassica fruticulosa</i> Cyr. subsp. <i>radicata</i> (Desf.) Batt.	17	6
<i>Brassica gravinae</i> Ten.	18	1
<i>Brassica juncea</i> (L.) Czern.	19	5
<i>Brassica maurorum</i> Durieu	20	3
<i>Brassica nigra</i> (L.) Koch	21	5
<i>Brassica nipposinica</i> Bayley	22	5
<i>Brassica oleracea</i> L.	23	5
<i>Brassica oleracea</i> L. subsp. <i>robertiana</i> (Gay) Rouy & Fouc.	24	5
<i>Brassica pekinensis</i> Lour.	25	5
<i>Brassica rapa</i> L.	26	5
<i>Brassica rapa</i> L. subsp. <i>sylvestris</i> (L.) Janchen... ..	27	5
<i>Brassica repanda</i> (Willd.) DC.	28	1
<i>Brassica repanda</i> (Willd.) DC. subsp. <i>confusa</i> (Emb. & Maire) Heywood	29	1
<i>Brassica repanda</i> (Willd.) DC. subsp. <i>maritima</i> (Rouy) Heywood	30	1

	Núm. leyenda nectarios laterales (Fig. 1)	Tipo de nectarios medianos- (Fig. 2)
<i>Brassica repanda</i> (Willd.) DC. subsp. <i>nudicaulis</i> (Lag.)		
Heywood	31	1
<i>Brassica spinescens</i> Pomel	32	5
<i>Brassica tournefortii</i> Gouan	33	3
<i>Cakile edentula</i> (Bigel.) Hook. subsp. <i>harperi</i> (Small)		
Rodman	34	5
<i>Cakile maritima</i> Scop.	35	5
<i>Cakile maritima</i> Scop. subsp. <i>aegyptiaca</i> (Willd.)		
Nyman	36	8
<i>Calepina irregularis</i> (Asso) Thell.	37	2
<i>Carrichtera annua</i> (L.) DC.	38	9
<i>Ceratocnemum rapistroides</i> Cosson & Ball	39	7
<i>Conringia orientalis</i> (L.) Dumort	40	9
<i>Conringia perfoliata</i> (C. A. Mey) Bush	41	9
<i>Cordylocarpus muricatus</i> Desf.	42	7
<i>Crambe abyssinica</i> Hochst.	43	5
<i>Crambe arborea</i> Webb	44	2
<i>Crambe cordifolia</i> Steven	45	2
<i>Crambe filiformis</i> Jacq.	46	5
<i>Crambe hispanica</i> L.	47	5
<i>Crambe koktebelica</i> (Junge) N. Busch.	48	2
<i>Crambe kralikii</i> Cosson	49	5
<i>Crambe laevigata</i> DC.	50	2
<i>Crambe maritima</i> L.	51	2
<i>Crambe orientalis</i> L.	52	2
<i>Crambe scaberrima</i> Webb	53	2
<i>Crambe tataria</i> Sebeök	54	2
<i>Crambella teretifolia</i> (Batt) Maire	55	5
<i>Didesmus bipinnatus</i> (Desf.) DC.	56	5
<i>Diplotaxis assurgens</i> (Del.) Gren.	57	5
<i>Diplotaxis berthautii</i> Br.-Bl & Maire	58	5
<i>Diplotaxis catholica</i> (L.) DC.	59	5
<i>Diplotaxis cretacea</i> Kotov	60	4
<i>Diplotaxis erucoides</i> (L.) DC.	61	3
<i>Diplotaxis harra</i> (Forsk.) Boiss.	62	4
<i>Diplotaxis harra</i> (Forsk.) Boiss. subsp. <i>crassifolia</i>		
(Raf.) Maire	63	4
<i>Diplotaxis harra</i> (Forsk.) Boiss. subsp. <i>lagascana</i>		
(DC.) O. E. Schulz	64	4
<i>Diplotaxis muralis</i> (L.) DC.	65	3
<i>Diplotaxis pitardiana</i> Maire	66	1
<i>Diplotaxis siettiana</i> Maire	67	1

	Núm. leyenda nectarios laterales (Fig. 1)	Tipo de nectarios medianos (Fig. 2)
<i>Diploaxis siifolia</i> G. Kunze	68	5
<i>Diploaxis siifolia</i> G. Kunze subsp. <i>maroccana</i> Pau.	69	5
<i>Diploaxis tenuifolia</i> (L.) DC.	70	1
<i>Diploaxis tenuisiliqua</i> Del	71	5
<i>Diploaxis viminea</i> (L.) DC.	72	3
<i>Diploaxis virgata</i> (Cav.) DC.	73	5
<i>Diploaxis virgata</i> (Cav.) DC. subsp. <i>cossoniana</i> (Reuter) Maire & Weiller	74	5
<i>Diploaxis virgata</i> (Cav.) DC. var. <i>platystylos</i> Willk.	75	5
<i>Enarthrocarpus lyratus</i> (Forsk.) DC.	76	7
<i>Enarthrocarpus pterocarpus</i> (Pers.) DC.	77	7
<i>Eruca pinnatifida</i> (Desf.) Pomel	78	5
<i>Eruca setulosa</i> Boiss. & Reuter	79	9
<i>Eruca stenocarpa</i> Boiss. & Reuter	80	5
<i>Eruca vesicaria</i> (L.) Cav.	81	5
<i>Erucaria aegyeras</i> J. Gay	82	8
<i>Erucaria cakiloidea</i> (DC.) O. E. Schulz	83	8
<i>Erucaria hispanica</i> (L.) Druce	84	8
<i>Erucaria ollivieri</i> Maire	85	8
<i>Erucastrum abyssinicum</i> (Rich.) O. E. Schulz	86	5
<i>Erucastrum arabicum</i> Fich & Mey	87	5
<i>Erucastrum cardaminoides</i> (Weed) O. E. Schulz	88	5
<i>Erucastrum gallicum</i> (Willd.) O. E. Schulz	89	5
<i>Erucastrum laevigatum</i> (L.) O. E. Schulz	90	5
<i>Erucastrum laevigatum</i> (L.) O. E. Schulz subsp. <i>elatum</i> (Ball.) Maire & Weiller	91	5
<i>Erucastrum laevigatum</i> (L.) O. E. Schulz subsp. <i>g'la-</i> <i>brum</i> Maire	92	1
<i>Erucastrum laevigatum</i> (L.) O. E. Schulz subsp. <i>littoreum</i> (Pau et Font Quer) Maire	93	5
<i>Erucastrum leucanthum</i> Cosson & Durieu	94	5
<i>Erucastrum nasturtiifolium</i> (Poir.) O. E. Schulz	95	7
<i>Erucastrum varium</i> Durieu	96	6
<i>Erucastrum varium</i> Durieu subsp. <i>brevirostre</i> Maire.	97	7
<i>Erucastrum varium</i> Durieu subsp. <i>subsiifolium</i> Maire.	98	6
<i>Erucastrum virgatum</i> Presl	99	5
<i>Euzomodendron bourgaeum</i> Cosson	100	9
<i>Fezia pterocarpa</i> Pitard	101	3
<i>Foleyola billoii</i> Maire	102	3
<i>Guiraoa arvensis</i> Cosson	103	2
<i>Hemicrambe fruticulosa</i> Webb	104	5
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagrèze-Fossat	105	5

	Núm. leyenda nectarios laterales (Fig. 1)	Tipo de nectarios medianos (Fig. 2)
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagrèze-Fossat subsp. <i>consobrina</i> (Pomel) Maire	106	5
<i>Hirschfeldia incana</i> (L.) Lagrèze-Fossat subsp. <i>geniculata</i> (Desf.) Maire	107	3
<i>Hutera leptocarpa</i> González-Albo	108	9
<i>Hutera rupestris</i> Porta	109	9
<i>Kremeriella cordylocarpus</i> (Coss. & Dur.) Maire ...	110	7
<i>Moricandia arvensis</i> (L.) DC.	111	9
<i>Moricandia foetida</i> Bourgeau	112	9
<i>Moricandia moricandioides</i> (Boiss.) Heywood	113	9
<i>Moricandia moricandioides</i> (Boiss.) Heywood var. <i>microsperma</i> (Willd.) Heywood	114	9
<i>Moricandia nitens</i> (Viv.) Durand & Barrate	115	9
<i>Moricandia spinosa</i> Pomel	116	9
<i>Moricandia suffruticosa</i> (Desf.) Coss. & Dur. f. <i>patula</i> (Pomel) Maire & Weiller	117	9
<i>Muricaria postrata</i> (Desf.) Desv.	118	6
<i>Otocarpus virgatus</i> Durieu	119	7
<i>Oudneya zygarrhena</i> Maire	120	9
<i>Pseuderucaria teretifolia</i> (Desf.) O. E. Schulz	121	9
<i>Psychine stylosa</i> Desf.	122	7
<i>Psychine stylosa</i> Desf. subsp. <i>maroccana</i> Murbeck ...	123	3
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	124	3
<i>Raphanus raphanistrum</i> L. subsp. <i>landra</i> (Moretti) Bonnier & Layens	125	3
<i>Raphanus raphanistrum</i> L. subsp. <i>maritimus</i> (Sm.) Thell	126	3
<i>Raphanus sativus</i> L.	127	7
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All.	128	8
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All. subsp. <i>linneanum</i> (L.) Rouy & Fouc.	129	8
<i>Reboudia erucarioides</i> Cosson & Durieu	130	9
<i>Rhynchosinapis cheiranthos</i> (Vill.) Dandy (= <i>Hutera cheiranthos</i> (Vill.) Gómez-Campo)	131	7
<i>Rhynchosinapis cheiranthos</i> (Vill.) Dandy subsp. <i>nevadensis</i> (Willk.) Heywood (= <i>Hutera cheiranthos</i> (Vill.) Gómez-Campo subsp. <i>nevadensis</i> (Willk.) Gómez-Campo)	132	7
<i>Rhynchosinapis granatensis</i> (O. E. Schulz) Heywood (= <i>Hutera hispida</i> (Cav.) Gómez-Campo var. <i>granatensis</i> (O. E. Schulz) Gómez-Campo)	133	9

	Núm. leyenda nectarios laterales (Fig. 1)	Tipo de nectarios medianos (Fig. 2)
Rhynchosinapis hispida (Cav.) Heywood (= <i>Hutera hispida</i> (Cav.) Gómez-Campo)	134	9
Rhynchosinapis leptocarpa (Maire) Gómez-Campo & Tortosa	135	7
Rhynchosinapis longirostra (Boiss.) Heywood (= <i>Hutera longirostra</i> (Boiss.) Gómez-Campo) ...	136	9
Rhynchosinapis pseuderucastrum (Brot.) Franco subsp. cintrana (Coutinho) Franco & Pinto da Silva (= <i>Hutera pseuderucastrum</i> (Brot.) Gómez-Campo subsp. cintrana (Coutinho) Gómez-Campo).	137	9
Rytidocarpus moricandioides Cosson	138	9
Sinapidendron angustifolium (DC.) Lowe	139	5
Sinapidendron g'aucum Schmidt	140	4
Sinapidendron rupestre Lowe	141	8
Sinapis alba L.	142	5
Sinapis arvensis L.	143	5
Sinapis aucheri (Boiss.) O. E. Schulz	144	1
Sinapis flexuosa Poirlet	145	5
Sinapis pubescens L.	146	1
Sinapis turgida (Pers.) Dedile	147	5
Succowia balearica (L.) Medikus	148	3
Trachystoma aphanoneurum Maire et Weiller	149	3
Trachystoma ballii O. E. Schulz	150	4
Trachystoma labasii Maire	151	9
Vella pseudocytisus L.	152	9
Vella spinosa Boiss.	153	9
Zilla macroptera Cosson	154	5
Zilla spinosa (L.) Prantl.	155	7

de diferenciar *Cakile maritima* Scop. y *Cakile maritima* Scop. subsp. *aegyptiaca* (Willd.) Nyman en base a sus nectarios laterales. Otro tanto ocurre con *Conringia orientalis* (L.) Dumort y *Conringia perfoliata* (C. A. Mey) Bush.

Por lo que se refiere a los nectarios medianos, el resultado de las observaciones permite agruparlos en ocho tipos: bi o trilobulados, hemisféricos, filiformes, subclaviformes, ovoides, oblongos, cilíndricos o subcilíndricos, y cónicos o subcónicos (Fig. 1) que, junto con la situación derivada de su ausencia total, constituyen nueve casos, en base a

NECTARIOS LATERALES

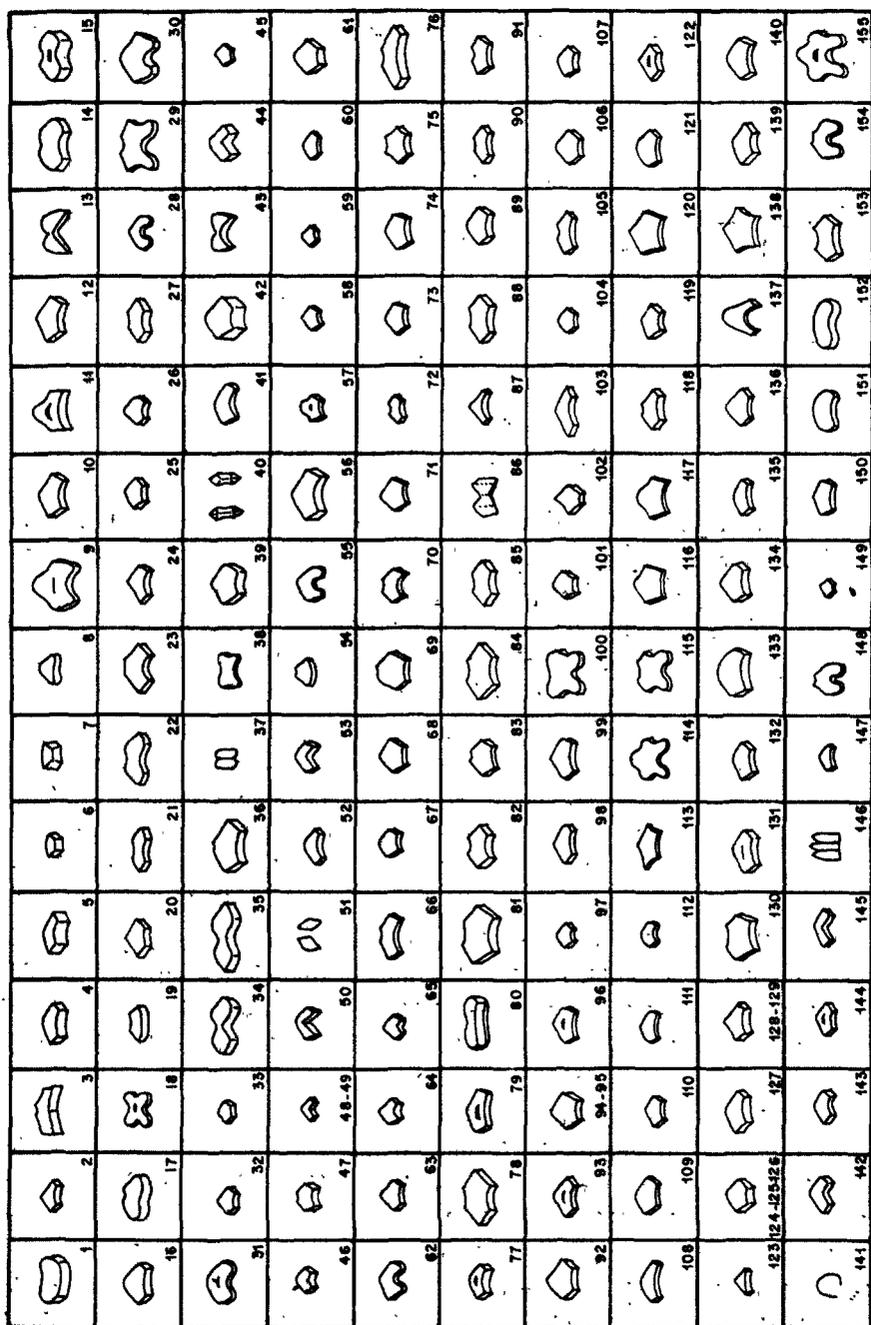


Fig. 1.—Morfología de los nectarios laterales de 155 especies de Brassicaceae (Cruciferae)

los cuales hemos podido agrupar las especies estudiadas de Brassiceas. Los agrupamientos, según este criterio, figuran en la tabla 1.

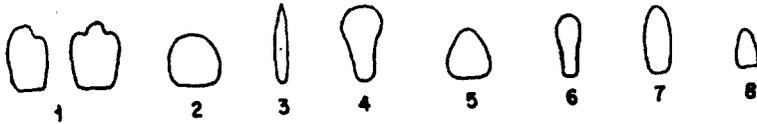


Fig. 2.—Formas de los nectarios medianos (1. bi o trilobu'ados; 2. hemisféricos; 3. filiformes; 4. subclaviformes; 5. ovoides; 6. oblongos; 7. cilíndricos; 8. cónicos).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las descripciones realizadas por SCHULZ (1936) son, en nuestra opinión, imprecisas y adolecen de falta de sistematización. MAIRE (1965) es quizás un poco más explícito, pero igualmente impreciso.

Hay géneros como *Boleum*, *Carrichtera*, *Hutera*, *Reboudia*, *Vella* y *Trachystoma* (en *T. labasi*), en los que no hemos encontrado nectarios medianos en contra de la información suministrada por SCHULZ (1936), por lo que opinamos que la subdivisión primera, utilizada por este autor en la definición de las subtribus, basada en la presencia o ausencia de nectarios medianos resulta parcialmente arbitrario. También hemos detectado que *Flora Europaea* (TUTIN & al., 1964) da como carácter genérico de *Erucastrum* la ausencia de nectarios medianos, lo cual no concuerda en absoluto con nuestros resultados (Figs. 3, 4).

Las discrepancias encontradas entre aquellos autores y nuestros datos pueden ser debidas a las diferentes condiciones en que ha sido estudiado el material, o a la imprecisión de sus descripciones por considerar los nectarios como un carácter de poca importancia. En algún caso aislado, podría también deberse a la existencia de diferencias genéticas o fenotípicas entre poblaciones diferentes.

Si tenemos en cuenta la forma aplanada general de los nectarios laterales, puede suponerse que no existen diferencias apreciables entre ellos en su funcionalidad (obstáculo o ventaja mecánica para la visita de insectos). Por lo tanto, opinamos que los nectarios laterales no tienen demasiado valor taxonómico, aunque, de forma particular, podemos significar que *Calepina irregularis*, *Crambe maritima*, *Conringia orientalis*, *Sinapis pubescens* y *Sinapidendron rupestre* presentan estruc-

turas muy peculiares que pueden ayudar a distinguir estas especies (Fig. 1). También existe la posibilidad de separar *Conringia orientalis* y *C. perfoliata* en base a los nectarios laterales.

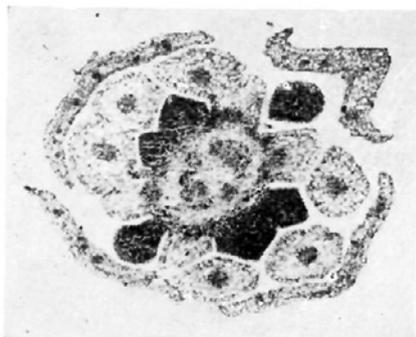


Fig. 3.—*Erucastrum abyssinicum* (Rich.) O. E. Schulz: corte transversal de flor. Se observa la existencia de cuatro nectarios.

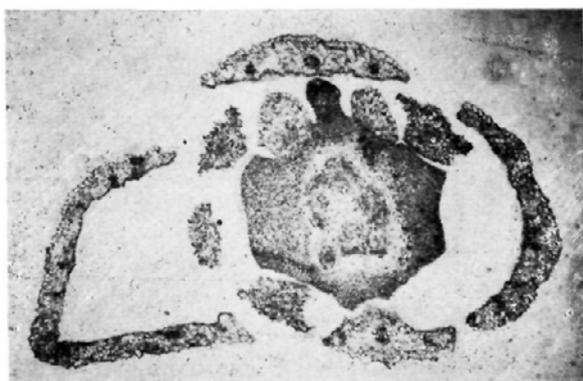


Fig. 4.—*Erucastrum laevigatum* (L.) O. E. Schulz: corte transversal de flor. Se observa la existencia de cuatro nectarios.

En la figura 5 se refleja el esquema de la hipotética transición de unas formas a otras de nectarios laterales, simplemente por redondeamiento de lados y bordes en búsqueda de un mejor ajuste al «espacio real» que en cada caso ofrece la flor. Estas piezas se ven, a veces, en

la necesidad de abrazar a estambres y gineceo, llegando incluso al extremo de estrangularse ofreciendo un aspecto escumiforme o almohadillado.

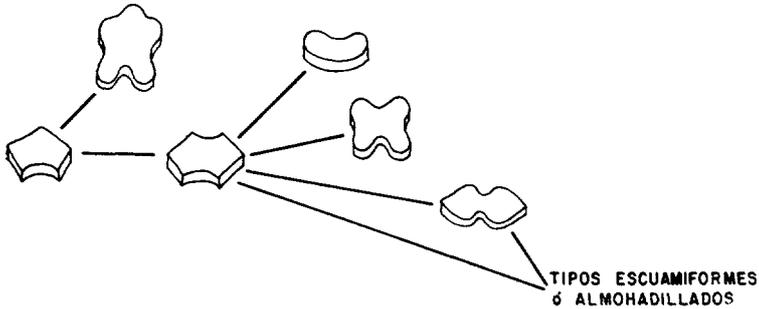


Fig. 5.—Esquema de la posible transición entre las diferentes formas de nectarios laterales.

Las formas de los nectarios medianos pueden estar relacionadas con el mayor o menor grado de evolución del taxon que los posee. Si recordamos el número teórico de 14 propuesto por SCHULZ (1936), las formas bi o trilobuladas existentes en táxones primitivos como *Brassica repanda* o *B. gravinae* pudieran ser un reflejo del primitivismo del aparato nectarígeno y serían el resultado de la fusión de dos o tres piezas elementales; los tipos hemisférico y subclaviforme han perdido ya los vestigios de dicha unión, y en el extremo del proceso de modificación se encontrarían los nectarios filiformes que, junto con la posibilidad de su desaparición total, constituirían presumiblemente los tipos más evolucionados.

La presencia de unas cuantas especies de hábitat desértico, entre las que carecen de nectarios medianos (*Reboudia*, *Oudneya*, *Pseudorucaria*), podría llevarnos a especular en torno a la pérdida de estos nectarios, ante el menor valor de su función, en zonas donde la visita de insectos es un fenómeno menos probable. FREY-WISSLING (1955) ya advierte la poca eficacia de los nectarios medianos como órganos de secreción a consecuencia de un deficiente suministro floemático. Los haces vasculares sólo alcanzan a los nectarios laterales, consiguiendo en ellos una abundante secreción de néctar. Curiosamente, casi todas las especies desprovistas de nectarios medianos, coinciden en poseer pétalos muy llamativos con tonalidades violáceas, amarillas

con venación violácea o crema con manchas rojas. También es posible que las diferentes formas y tamaños de los nectarios estén directamente relacionadas con el tipo de insectos polinizadores.

Merece la pena señalar el hecho de que *Brassica balearica*, pese a tenerse como taxon primitivo por muchas de sus características, lo mismo que *B. repanda*, *B. gravinae* y *B. desnottesii*, no posee nectarios medianos como ellas (Fig. 6). *B. barrelieri* y *B. barrelieri sabularia* tienen nectarios de distinto tipo. Precisamente es éste uno de los caracteres que sirven para diferenciarlas (MAIRE, 1965). *B. cretica atlantica*, pese a estar claramente relacionada con la grex *B. oleracea*, tiene nectarios distintos. Todas las subespecies de *B. fruticulosa* quedan incluidas en el mismo grupo.

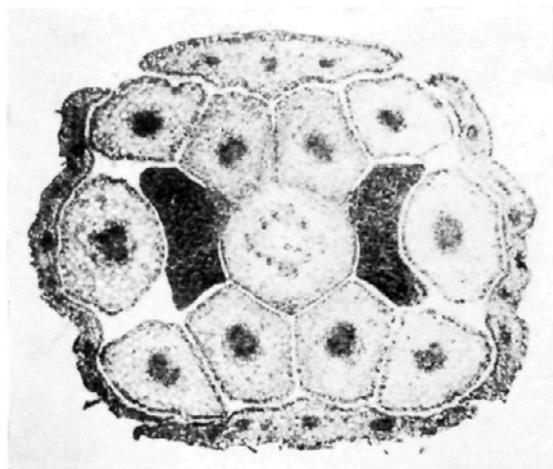


Fig. 6.—*Brassica balearica* Pers.: corte transversal de botón floral
Se aprecia la ausencia de nectarios medianos.

Las subespecies de *Erucastrum laevigatum* son agrupadas por el tipo ovoide de sus nectarios medianos con excepción de *E. laevigatum glabrum* que los tiene trilobulados, característica que puede utilizarse para su diferenciación.

En el grupo de especies con nectarios de tipo subclaviforme aparecen juntos *Diplotaxis harra*, *D. cretacea* y *Sinapidendron glaucum*.

La subespecie *geniculata*, de *Hirschfeldia incana*, se diferencia muy

bien del *typus* de la especie y de la subespecie *consobrina*, por sus nectarios medianos filiformes.

Hutera forma un grupo bastante homogéneo, incluyendo las especies del antiguo género *Rhynchosinapis*, con excepción de *Hutera cheiranthos* (Vill.) Gómez-Campo (syn. *Rhynchosinapis cheiranthos* (Vill.) Dandy) y *R. leptocarpa* (Maire) Gómez-Campo & Tortosa. Esta semejanza en el aparato nectarígeno puede servir como un apoyo más a la



Fig. 7.—*Crambe scaberrima* Webb: corte transversal de flor. Obsérvese la forma de los nectarios laterales y medianos.

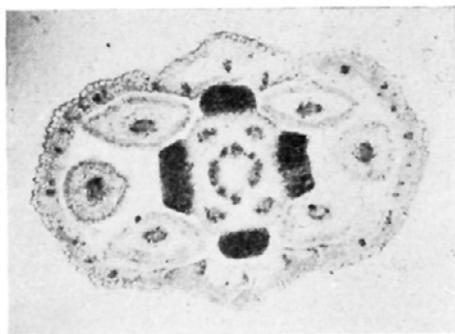


Fig. 8.—*Didesmus bipinnatus* (Desf.) DC.: corte transversal de botón floral. Obsérvese la forma de los nectarios laterales y medianos.

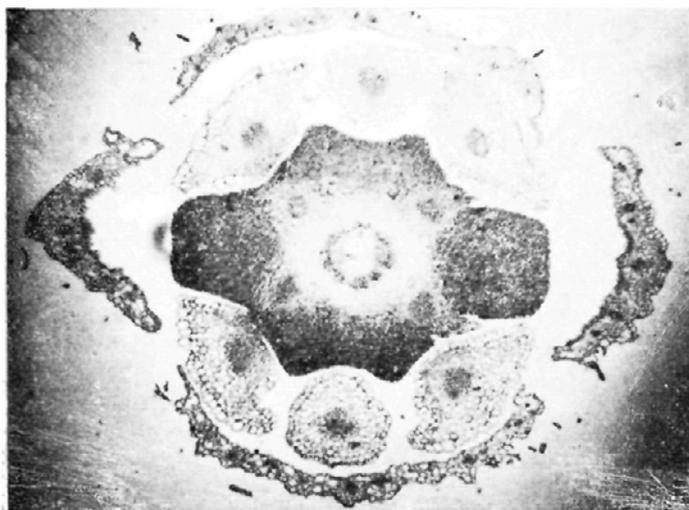


Fig. 9.—*Diplotaxis harra* (Forsk.) Boiss.: corte transversal de flor. Obsérvese la forma de los nectarios laterales y medianos.

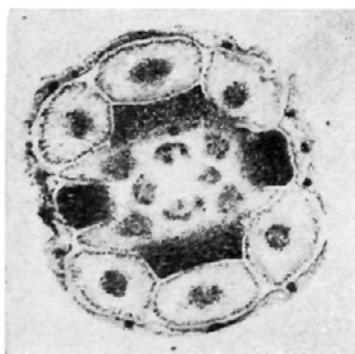


Fig. 10.—*Hirschfeldia incana* (L.) Lagréze-Fossat: corte transversal de botón floral. Obsérvese la forma de nectarios laterales y medianos.

consideración de que ambos sean englobados en un género único (GÓMEZ-CAMPO, 1977).

Euzomodendron aparece junto a *Vella* y *Boleum*, con los que puede estar relacionado, según indican otros caracteres (GÓMEZ-CAMPO &

TORTOSA, 1974; CLEMENTE, 1977). Todas las *Vellinae* estudiadas están desprovistas de nectarios medianos, con excepción de *Succowia* y *Psychine*.

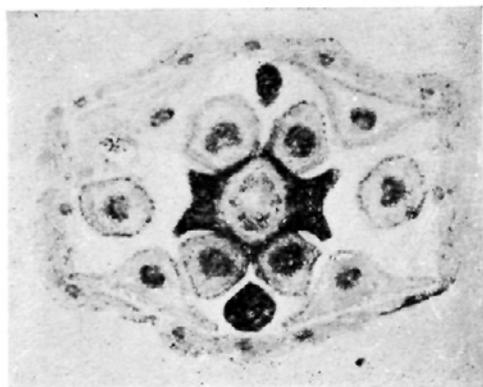


Fig. 11.—*Rhynchosinapis leptocarpa* (Maire) Gómez-Campo & Tortosa corte transversal de botón floral. Se aprecia la existencia de nectarios medianos, en contraste con las especies del género *Hutera*.

La interesante disyunción geográfica que presentan las secciones del género *Crambe* se manifiesta al observar sus nectarios medianos, lo mismo que ocurría al estudiar sus cotiledones (GÓMEZ-CAMPO & TORTOSA, 1974) o sus pétalos y sépalos (CLEMENTE, 1977). Las especies macaronésicas y orientales manifiestan sus ancestrales afinidades agrupándose juntas en la categoría de nectarios hemisféricos, mientras que las mediterráneas los presentan ovoides. Se puede explicar con cierta lógica la semejanza de las especies orientales (Asia Menor, Cáucaso, Crimea...) con las macaronésicas (Islas Canarias, Madeira...), y su común distanciamiento de las norteafricanas, pensando en la mayor continuidad de las tierras mediterráneas al comienzo del Plioceno cuando, tras la orogenia alpina, la elevación de los Cárpatos y el aislamiento del lago Mer con el Mediterráneo, se produjo la desecación casi total de este último. Después, la apertura del estrecho de Gibraltar consiguió llenar la cuenca desecada, y el oriente y occidente mediterráneos quedaron mucho más alejados, desde el punto de vista biogeográfico. La progresiva mediterraneización del clima acentuó aún más el aislamiento geográfico. Las especies orientales y macaroné-

sicas quedaron, pues, separadas, y en el centro de sus áreas, las norteafricanas, pudieron experimentar una evolución diferente y más intensa que ellas.

Por su nectarios medianos y laterales distintos, pueden diferenciarse *Cakile maritima aegyptiaca* (de las costas mediterráneas) de *Cakile maritima maritima* (oeste europeo) apoyando así la distinción de estos dos táxones hecha por BALL (1964, in Flora Europaea), a través de caracteres del fruto, que no fueron considerados válidos por RODMAN (1974), y que le llevaron a no admitir la citada subespecie *aegyptiaca*.

Agradecimientos

Los autores expresan su agradecimiento a D. José Luis Ceresuela y a D.^a María Albacete por su colaboración, y de forma muy especial a D. César Gómez Campo, por su asesoramiento y revisión del trabajo manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Arber, A. — 1931 — Studies in floral morphology I: On some structural features of Cruciferous flowers — *New Phytol.*, 30: 11-46.
- Bernhardi, J. J. — 1833 — Ueber den Blüten-und Fruchtbau der Cruciferen-Flora, 21: 128-138.
- Bronw, R. — 1846 — Miscellaneous botanical works — Ray Society, 1.
- Clemente, M. — 1977 — Las piezas estériles de la flor en la tribu *Brassicaceae* (*Cruciferae*): su valor taxonómico — Tesis doctoral, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos de Madrid.
- Chadefaud, M. — 1956 — La fleur et les pièces florales de Crucifères d'après quelques structures tératologiques — *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 103: 454-460.
- Eichler, A. W. — 1875-1878 — Blütendiagramme — Leipzig.
- Emberger, L. — 1951 — L'origine de la fleur — *Experientia*, 7: 161-168.
- Frey-Wyssling, A. — 1955 — The phloem supply to the nectaries — *Acta Bot. Neerl.*, 4: 358-369.
- Gómez-Campo, C. — 1976/1977 — A germ plasm collection of Crucifers — *Inst. Nac. Invest. Agrarias* (Ministerio de Agricultura), Madrid.
- Gómez-Campo, C. — 1977 — Studies on *Cruciferae*: II new names for *Rhynchosinapis* species under *Hutera* — *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 34: 147-149.
- Gómez-Campo, C. & Tortosa, M. E. — 1974 — The taxonomic and evolutionary significance of some juvenile characters in the *Brassicaceae* — *Bot. J. Linn. Soc.*, 69: 105-124.
- Maire, R. — 1935 — Flore de l'Afrique du Nord — Paris. *Brassicaceae*, 12: 152-403.

- Martínez, M., Ayerbe, L. & Fernández, J. — 1970 — Técnicas de Histología Vegetal — Monografías de la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos de Madrid, 4: 1-67.
- Motte, J. — 1946 — Une nouvelle interpretation du diagramme des Crucifères — Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier, 2:10-14.
- Noaillets, M. C. — 1969 — La evolución botánica — Barcelona.
- Nozeran, R. — 1955 — Contribution à l'étude de quelques structures florales — Am. Sc. Nat. Bot., 11 serie, 16.
- Rodman, J. E. — 1974 — Systematics and evolution of the genus *Cakile* (Cruciferae) — The Gray Herbarium of Harvard University, 205: 1-146.
- Schulz, O. E. — 1936 — «Cruciferae» — In «Die natürlichen Pflanzenfamilien». En Gler, Prantl & Harms, 2nd ed. Leipzig, 17b: 227-658.
- Tutin & al. — 1964 — Flora Europaea — Cambridge, vol. 1.

Escuela T. S. de Ingenieros Agrónomos
Universidad Politécnica
Madrid 3