

EL OSMÓFORO DE *CYPHOMANDRA* (SOLANACEAE): ESTUDIO CON MICROSCOPIO ELECTRÓNICO DE BARRIDO

ANDREA A. COCUCCI

Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal. Casilla de Correo 495, (5000) Córdoba, Argentina.

ABSTRACT: Cocucci, A. A. 1996. The osmophore of *Cyphomandra* (Solanaceae): a scanning electron microscope study. *Darwiniana* 34(1-4): 145-150.

The anther osmophores of *Cyphomandra diploconos* Sendtner and *C. hatwegii* (Miers) Dunal revealed anatomical features related to the mode of secretion when studied with SEM and thin sections for OM. In both species a blister-like subcuticular space is formed on the cell summit. Volatiles are apparently released by spontaneous (and active?) rupture of the cuticle. An account on the osmophore features of *Cyphomandra* is presented.

INTRODUCCIÓN

Cyphomandra es un género neotropical de unas 32 especies y se lo considera próximo a *Solanum* o como parte de él, entre otros criterios, por que ambos carecen de disco nectarífero, de un tubo corolino prolongado y poseen anteras voluminosas de dehiscencia poricida (Bohs, 1994). *Cyphomandra* se diferencia principalmente por presentar engrosamientos conectivales, la naturaleza y la función de los cuales fue desconocida por mucho tiempo. En un estudio reciente (Sazima et al., 1993) hemos demostrado que dicha estructura es un osmóforo cuya secreción volátil sirve de recompensa a machos de abejas silvestres (tribu *Euglossini*: *Eulaema* spp.; *Eufriesia* spp. y *Euglossa* spp.) que de acuerdo a varios autores (Dressler, 1979; Soares et al., 1989; Sazima et al., 1993; Gracie, 1993) están involucrados en la polinización.

Ya que los machos de las abejas no están dotados de la habilidad de hacer vibrar las flores, el polen debe ser expulsado a través de los poros apicales cuando dichas abejas, al recolectar fragancias, tocan inadvertidamente las anteras al pasar sus patas sobre el osmóforo. Según un principio neumático, similar al de un fuelle, el polen es expulsado en "soplidos" sobre el cuerpo de la abeja (Sazima et al., 1993).

En cuanto a las características anatómicas del

osmóforo, en el citado trabajo (Sazima et al., 1993) se demuestra la naturaleza glandular del conectivo en base a cortes de material embebido en parafina y microscopía óptica. En la presente contribución complemento aquellos datos con los resultados de un estudio con microscopio electrónico de barrido (MEB), que no pudo ser incorporado oportunamente. Agregó también observaciones de la estructura interna en base a cortes ultradelgados observados con microscopio óptico (MO).

MATERIAL Y MÉTODO

El material de *Cyphomandra diploconos* Sendtner y *C. hartwegii* (Miers) Dunal, cultivado en el Jardín Botánico de Maguncia (Alemania), proviene de Brasil (Est. São Paulo: Ubatuba) y de Costa Rica (Prov. de Alajuela: Colonia Palmareña) respectivamente. Los ejemplares herborizados correspondientes están depositados en JGM y EUC.

Las observaciones con MEB se realizaron con un instrumento Cambridge Stereoscan Mark II A sobre material fijado en FAA y secado con el método del punto crítico. La deshidratación previa al secado se realizó con dimetoximetano según Gerstberger & Leins (1978). Las muestras se montaron en tacos de aluminio y se cubrieron con oro.

Los cortes microtómicos de 3-5 µm de espesor se realizaron en base al mismo material fijado y usando resinas sintéticas (Technovit 7100, Kulzer)

como medio de inclusión. La tinción se efectuó con safranina, azul astral y auramina según Maáczy y Vágás (1961).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Cyphomandra diploconos

El osmóforo tiene forma de una almohadilla glandular en el dorso de la antera y se extiende desde la región de los poros apicales hasta unos 0,5 mm por debajo de las tecas, donde se resalta cubriendo parcialmente al filamento (fig. 1 A). En su trayecto sinusoide mide 7,7 mm de long. En la región de las tecas, mide $0,7 \pm 0,1$ mm ($n=10$) de ancho y comprende 15 ± 4 ($n=10$) células en línea transversal (fig. 1 B-C). Sobre el filamento la glándula mide alrededor de 1,6 mm de ancho y comprende unas 31 células.

La epidermis de la glándula está formada por una cubierta de papilas cuyas células son pilares altos vinculados lateralmente entre sí sólo cerca de la base (fig. 1 C, 2 A-C). El resto de las paredes son libres. La cúspide de cada célula es plana y tiene un margen circular bien definido, de forma semejante a un tambor (fig. 1 C). En esta superficie, la pared forma una depresión a la vez que la fina y lisa cutícula se desprende para formar una cámara subcuticular. El lumen de cada célula epidérmica contiene abundante estroma citoplásmico (fig. 1 D, 2 B, C).

Los transcortes ultradelgados ponen de manifiesto una estructura similar a la descrita para *C. sciadostylis* Sendtner (Sazima et al., 1993). Como en esta especie, las células epidérmicas presentan comúnmente la arriba mencionada depresión en la cúspide, que antes (Sazima et al., 1993) habíamos tomado como un artefacto de la técnica histológica. Hasta ahora no había sido advertido el mayor espesor de todas las paredes de las células epidérmicas (ca. 1 μ m) respecto a las células más internas (menores a 0,3 μ m). La cutícula, que mide aprox. 0,6 μ m de espesor, rodea a toda la papila y se desprende exactamente en el borde de la depresión apical (fig. 2 B). El núcleo de la célula epidérmica (alrededor de 11,3 μ m de diám.) es, como también registramos antes, levemente mayor que en las capas inferiores. El parénquima subyacente está igualmente irrigado por un solo haz no dividido, sus células se ven progresivamente vacuolizadas

hacia el interior de la glándula y consta de un espacioso sistema intercelular no conectado con el exterior.

La secreción se acumula en el espacio subcuticular formando una ampolla que debe romperse para que sea liberada. La ruptura ocurriría espontáneamente o por acción mecánica de las abejas al cosechar las sustancias volátiles.

Cyphomandra hartwegii

El osmóforo, consta de dos glándulas, una sobre el dorso de la antera y que se extiende desde los poros apicales hasta unos 0,7 mm por debajo de la base de las tecas. Es recta, atenuada hacia el ápice y mide 8,4 mm de long. y 1,7 mm de lat. en su parte basal más ancha. La glándula más pequeña, sobre la parte ventral, mide 2,7 mm de long. y 1 mm de ancho (fig. 3 A). En el dorso de la antera, las papilas son de altura y diámetro muy variables y sus cúspides pueden ser convexas o planas (fig. 3 B). Por desprendimiento de la cutícula se forma, también en esta especie, una cámara de acumulación de las sustancias volátiles. El contorno del área de desprendimiento es perfectamente circular (fig. 3 B). En la parte ventral las papilas son menos densas y predominantemente convexas (fig. 3 A). Los caracteres anatómicos internos del conectivo en esta especie fueron ya descritos (Sazima et al., 1993) y son esencialmente similares a los indicados en la precedente especie.

Sumario de caracteres de los osmóforos de *Cyphomandra*

Ya era conocido (Sazima et al., 1993) que, en su aspecto morfológico, las glándulas conectivales de las 2 especies aquí estudiadas corresponden a los osmóforos descritos por Vogel (1962). Se trata, en efecto, de epitelios bien delimitados y expuestos cuyas células poseen abundante citoplasma y grandes núcleos. Su parénquima subyacente es además muy rico en lagunas intercelulares. Sin embargo, resulta excepcional para este tipo de glándula, la ausencia de reservas amiláceas notables, la escasa irrigación y la falta de estomas que conecten el sistema intercelular aerífero con el exterior. Caracteres anatómicos similares a los dichos son evidentes asimismo en *C. sciadostylis* y, según caracteres externos, los osmóforos conectivales se encontrarían también en *C. corymbiflora* Sendtner, *C. diversifolia* (Dunal) Bitter, *C. oblicua* (Ruiz & Pa-

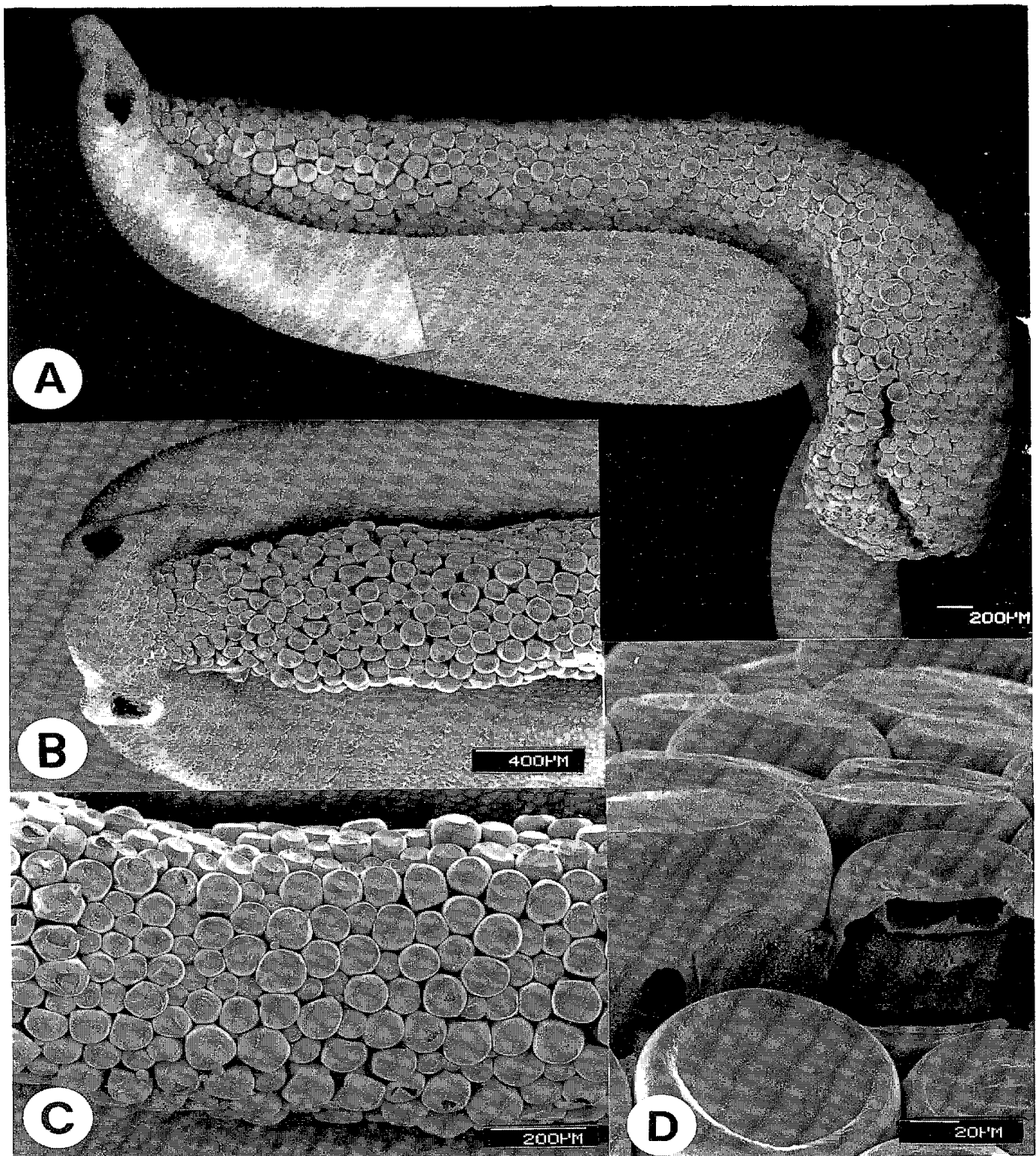


Fig. 1.- Antera de *Cyphomandra diploconos*. A: Vista lateral, nótese la extensa y prominente glándula dorsal y una teca en forma de ampolla; B, C: vista dorsal; B: región apical; C: detalle del osmóforo; D: detalle de la epidermis, nótese las cúspides planas de sus células, y en una de ellas, caracteres internos expuestos por rotura.

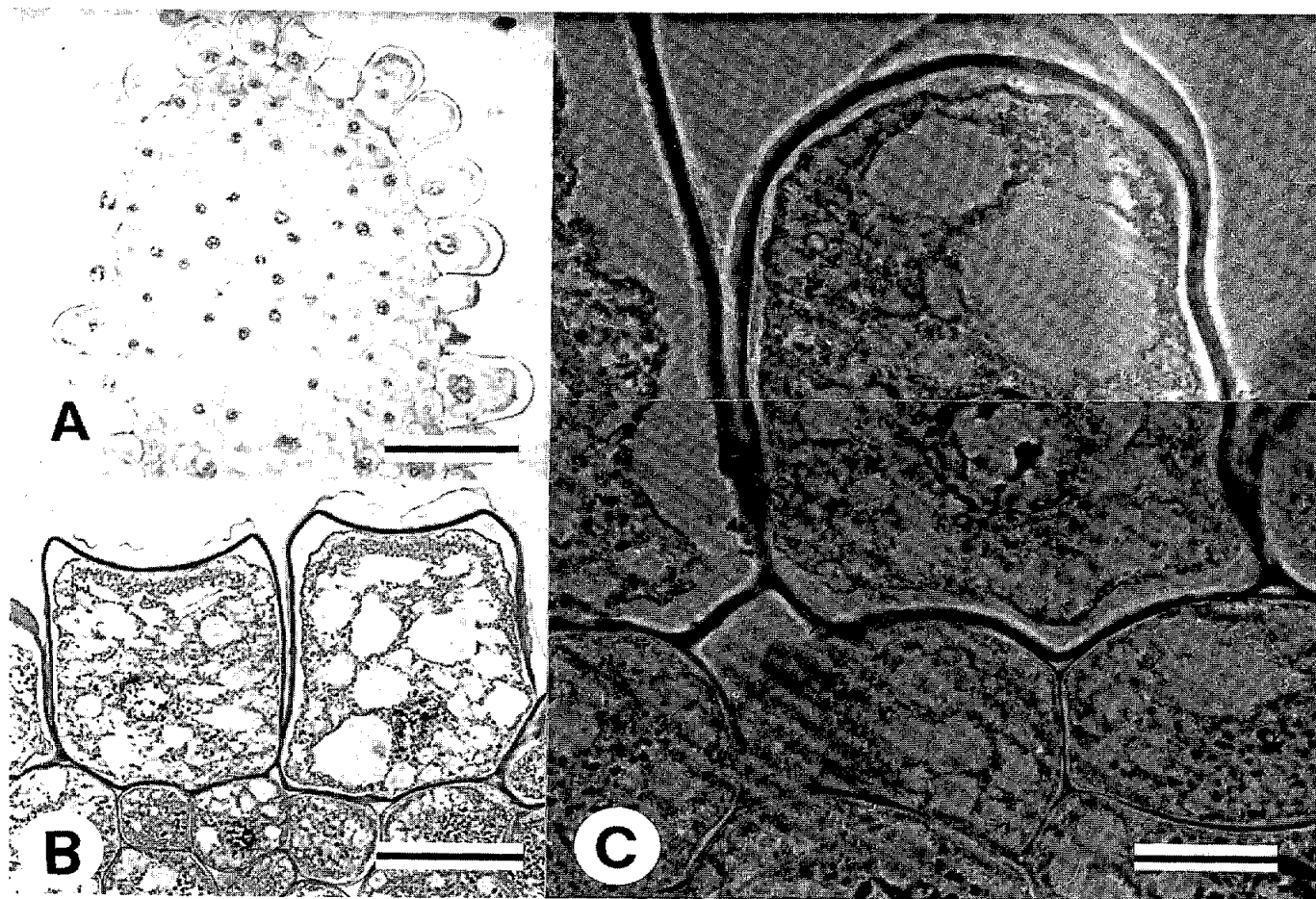


Fig. 2.- Cortes transversales por el osmóforo anterior de *Cyphomandra diploconos*. A: Vista parcial del dorso glandular. B-C: Detalle de células epidérmicas. B: Nótese las breves paredes anticlinales y, en la cúspide, la convexidad de la pared y el desprendimiento de la cutícula. C: Nótese el núcleo de gran tamaño, el mayor espesor de las paredes de la célula epidérmica, y los espacios intercelulares. Escalas: A=200 μ m; B=50 μ m; C=20 μ m.

vón) Sendtner, *C. tegore* (Aublet) Walpers y *C. uniloba* Rusby (Sazima et al., 1993). En *C. calycina* Sendtner y *C. endopogon* Bitter, el engrosamiento conectival funcionaría igualmente como osmóforo (Soares et al., 1989; Gracie, 1993).

Las dos especies del presente estudio representan a dos tipos principales de anteras en *Cyphomandra*. El de *C. diploconos* se reconoce por la geniculación en el punto donde el filamento se inserta a la antera y por los poros dirigidos hacia el dorso. Además el conectivo es de coloración violeta. Este tipo de antera se asocia casi siempre a corolas urceoladas o campanuladas y a estigmas anchos provistos de 2 mamelones centrales. Unas 12 especies se pueden agrupar aquí que, en la

subdivisión provisoria del género propuesta por Bohs (1995), comprenderían a la totalidad del grupo *calycina* (4 especies, incluidas *C. diploconos* y *C. sciadostylis* ya mencionadas), a 3 especies del grupo *pendula* (incluyendo entre otras a *C. diversifolia*), al menos una especie del grupo *hartwegii* (*C. dolichocarpa* Bitter) y a 3 especies de afinidad incierta dentro del género (*C. divaricata* (Martius) Sendtner, *C. ovum-fringillae* Dunal y *C. pilosa* Bohs).

En las anteras como las de *C. hartwegii*, que se caracterizan por inserción recta del filamento, poros dirigidos hacia el ápice y el osmóforo muy notablemente desarrollado en la base, el conectivo puede ser de coloración violeta, parda o grisácea.

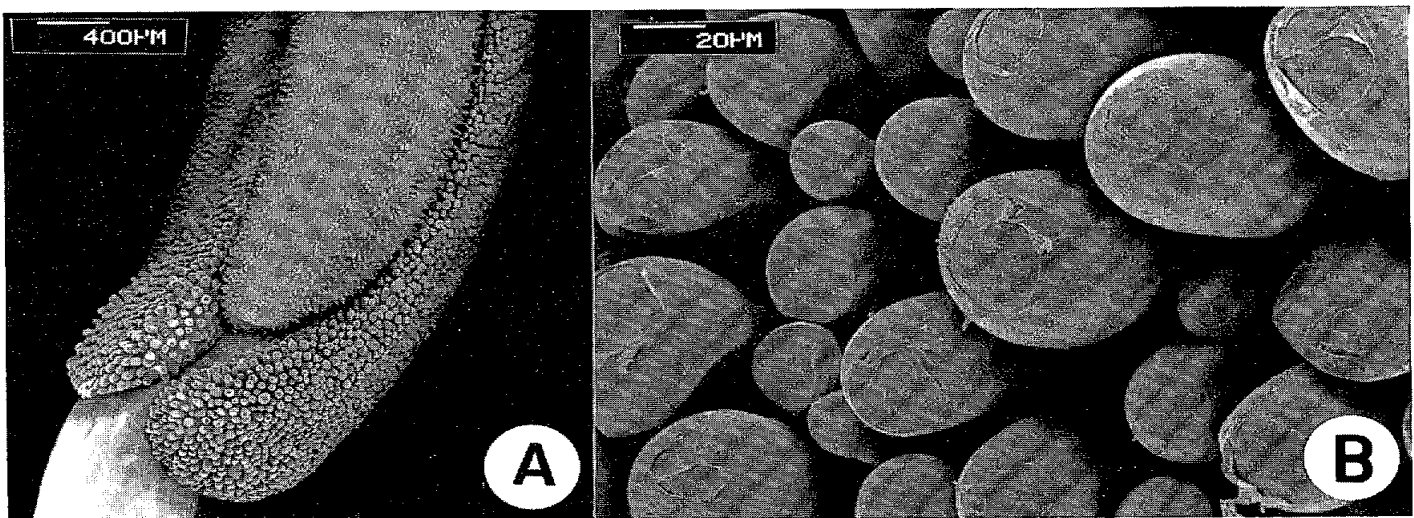


Fig. 3.- Antera de *Cyphomandra hartwegii*. A: Vista lateral de la porción inferior mostrando una glándula dorsal y otra pequeña ventral; B: detalle de la epidermis del osmóforo dorsal.

El tipo se asocia a corolas estrelladas y estigmas punctiformes, sin mamelones notables. Este tipo es exclusivo de unas 9 especies del grupo *hartwegii*.

En unas 6 especies, que comprenden parte del grupo *obliqua*, y a las 3 especies del grupo *corymbiflora*, las anteras son rectas pero el conectivo es ancho en toda su extensión y de coloración amarilla. Estas especies muestran, en este aspecto, similitud con *Solanum* Sect. *Cyphomandropsis*. En estas especies, el conectivo, aunque no es acentuadamente protuberante, puede estar engrosado y presentar caracteres glandulares (p. ej. *S. adelphum* Morton y *S. stuckertii* Bitter) pero las células epidérmicas no son papilosas y carecen de las cúspides cóncavas de contorno circular antes mencionadas. Estos conectivos muy probablemente emitan también sustancias volátiles, pero sólo involucradas en la atracción secundaria. Al menos este es el caso de *C. pinetorum* Smith & Downs (Sazima et al., 1993) y de *Solanum stuckertii* Bitter (observaciones propias), especies que ofrecen polen como recompensa y que son polinizadas por hembras de abejas silvestres.

En las dos especies estudiadas en la presente contribución, se revelaron ciertos caracteres de las células epidérmicas del osmóforo, que antes no habían sido advertidas: dichas células pueden poseer todas sus paredes más gruesas que las parenquimáticas subyacentes; además en sus cúspides se desarrolla con regularidad una cámara subcuticular, donde la secreción se acumularía

temporariamente y desde la cual se liberaría por ruptura espontánea de la cutícula. En los osmóforos en general, la última condición habría sido registrada sólo en especies de orquídeas del género *Stanhopea* (Vogel, 1962).

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. T. Emil Di Fulvio y al Dr. Raul Pozner la lectura crítica del manuscrito y a las siguientes organizaciones: al CONICET, a cuya Carrera del Investigador el autor pertenece, y CONICOR por prestar apoyo económico; por su parte la Fundación Alexander von Humboldt hizo posible una estadía en el Institut für Spezielle Botanik de la Universidad de Maguncia, y al Palmengarten (Frankfurt a. M.) que facilitó instrumental para la preparación de las muestras.

BIBLIOGRAFÍA

- Bohs, L. 1994. *Cyphomandra* (Solanaceae). *Flora Neotropica* 63: 176 pgs.
- Dressler, R. 1979. *Eulaema bombiformis*, *E. meriana*, and müllerian mimicry in related species (*Hym.: Apidae*). *Biotropica* 11: 144-151.
- Gerstberger, P. & Leins P. 1978. Rasterelektronen-mikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 91: 381-387.
- Gracie, C. 1993. Pollination of *Cyphomandra endopogon* var. *endopogon* (Solanaceae) in French Guiana. *Brittonia* 45(1): 39-46.

- Maácz, C. J. & Vágás E. 1961. A new method for staining of cellulose and lignified cell-walls. *Mikroskopie* 16: 40-43.
- Sazima, M., Vogel, S., Cocucci A. & Hausner G. 1993. The perfume flowers of *Cyphomandra*: Pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. *Pl. Syst. Evol.* 187: 51-88.
- Soares, A. A., de O. Campos, L. A., Viera, M. F. & de Melo G. A. R. 1989. Relações entre *Euglossa* (*Euglossella*) *mandibularis* Friese 1989 (Hym. Apidae, Euglossini) e *Cyphomandra calycina* (Solanaceae). *Cien. Cult.* 41: 903-905.
- Vogel, S. 1962. Duftdrüsen im Dienste der Bestäubung. *Abh. Akad. Wiss. Lit. Mat. Naturwiss. Kl. 10*: 601-763.
- Original recibido el 22 de noviembre de 1995; aceptado el 7 de agosto de 1996.