

EL CALIZ EN LA TRIBU *BRASSICEAE* (*CRUCIFERAE*)

por

MARGARITA CLEMENTE MUÑOZ &
ESTEBAN HERNÁNDEZ-BERMEJO*

Resumen

CLEMENTE MUÑOZ, M. & J. E. HERNÁNDEZ-BERMEJO (1980). El cáliz en la tribu *Brassicaceae* (*Cruciferae*). *Anales Jard. Bot. Madrid* 36: 77-96.

Se estudia el cáliz de ciento cincuenta y cinco táxones de la tribu *Brassicaceae* (*Cruciferae*) pertenecientes a cuarenta y un géneros.

Los caracteres de sépalos que se analizaron fueron: morfometría, color, cuculiformidad, pilosidad y posición con respecto al eje floral y concrecencia de las piezas. A partir de los datos obtenidos modelos de expresión de cada carácter. En la morfometría de sépalos se obtuvieron las tres primeras componentes principales de seis coeficientes, consiguiéndose después a partir de éstas una clasificación jerárquica que permitió establecer una partición del conjunto de especies estudiadas.

Todo ello contribuye a esclarecer la posición sistemática de ciertos táxones dudosos o controvertidos tales como *Euzomodendron*, *Calepina*, *Reboudia*, *Rhynchosinapis*, *Hutera* etc. La posición de los sépalos con respecto al eje floral junto con su mayor o menor concrecencia tiene una importancia relativamente grande a la hora de diferenciar géneros, mientras que la observación del tipo de pilosidad existente puede servir para la separación de subespecies.

Abstract

CLEMENTE MUÑOZ, M. & J. E. HERNÁNDEZ-BERMEJO (1980). *Anales Jard. Bot. Madrid* 36: 77-96 (In Spanish).

One hundred and fifty five taxa, belonging to forty one genera of the Cruciferous tribe *Brassicaceae* have been studied.

The following characters of sepals were considered: shape, color, position with respect to the floral axis and concrecence, apical hooding and hairiness.

The taxa were grouped according to the different models of expression of each character. After the morphometric data of sepals, the three principal components were obtained with six coefficients. Henceforth, a hierarchical classification was derived which, in turn, led to the establishment of a partition of the general group of taxa under study.

It contributes to clarify the taxonomic status of certain controversial or insufficiently known taxa, for instance *Euzomodendron*, *Calepina*, *Reboudia*, *Rhynchosin-*

(*) Cátedra de Botánica Agrícola. Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos de Córdoba. Universidad de Córdoba.

pis, *Hutera*, etc. The position of sepals with respect to the floral axis and their relative concretion is important for genera differentiation, while the hairiness is useful for the separation of subspecies.

INTRODUCCIÓN

El cáliz de las Crucíferas presenta varias características morfológicas dignas de ser detenidamente estudiadas por su utilización en la sistemática y taxonomía de la familia. Entre los caracteres más significativos se encuentran la pilosidad, la cuculiformidad en el extremo superior del sépalo, la sacciformidad en la base, y la mayor o menor concrecencia entre las piezas (HEGDE, 1976). En el presente trabajo abordamos el estudio de un conjunto de caracteres calicinos en ciento cincuenta y cinco especies de la tribu *Brassiceae*, intentando poner de manifiesto la no por escondida menos valiosa información que poseen las piezas del cáliz.

Antes de iniciar un estudio morfológico conviene examinar la naturaleza ontogenética de las piezas consideradas. Sobre este tema, el cáliz de las crucíferas ha sido estudiado por muchos autores relacionándolo incluso con el de otras familias filogenéticamente próximas. En términos generales, los sépalos son siempre las piezas florales que mejor se corresponden con las hojas y brácteas, por su forma, estructura y más especialmente por su relación vascular con el tallo (EAMES, 1961). En los cuatro sépalos que constituyen el cáliz de las crucíferas se distinguen dos medianos o anteroposteriores y dos transversales o laterales. Según EICHLER (1965) y ALEXANDER (1952) los dos primeros forman el verticilo externo y los dos restantes el interno. Otros autores (KLEIN -1894-, ARBER -1931-, EGGERS -1935- y GAZET DU CHATELIER -1946-) son de la opinión contraria en virtud de estudios histológicos y anatómicos que consideran especialmente el sistema de vascularización de las inserciones. Más recientemente MERXMULLER & LEINS (1967) han comprobado que en *Sisymbrium* aparece primero el sépalo superior mediano y a continuación el inferior y los dos transversales, concluyendo acerca de la derivación del cáliz a partir de uno quincuncial por desaparición de un elemento y resultando los cuatro restantes constituyentes de un único verticilo tetrámero.

Cualquiera que sea su significado ontogenético, los caracteres morfológicos del cáliz (incluyendo el color y algunos aspectos anatómicos) son analizados en el presente trabajo como aportación al conocimiento de la sistemática y taxonomía de las especies de la tribu estudiada.

MATERIAL Y MÉTODOS

El material procede de la Colección de Germoplasma de Crucíferas (GÓMEZ-CAMPO, 1978) del Departamento de Biología y Fisiología Vege-

tal de la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos de Madrid (tabla I).

A partir de material fijado con Formaldehido: Etanol 70 por 100: Ac. acético (5:90:5) durante 24 horas y conservado en alcohol (70 por 100), se tomaron sépalos de flores bien formadas, pertenecientes a diferentes racimos y pies. Con pinzas y bajo lupa binocular se fue separando sucesivamente un sépalo mediano (o anteroposterior) y otro transversal (o lateral) de cada una de las flores (seis repeticiones). Estos sépalos se dispusieron perfectamente extendidos sobre portas con alcohol, bajo cubres sujetos a los portas mediante cinta adhesiva transparente.

Con micrómetro adaptado a la lupa binocular se obtuvieron los siguientes parámetros en cada uno de los dos tipos de sépalos: longitud total (L y l), anchura máxima (A y a), anchura de la base de la inserción (B y b) y sacciformidad (d) (Fig. 1).

Una vez obtenidas las medias y desviaciones típicas de los citados parámetros, se calcularon una serie de coeficientes que ayudaran, con valores relativos, a definir matemáticamente la morfología del sépalo. Estos fueron:

- 1.— $\frac{\text{longitud del sépalo transversal}}{\text{anchura del sépalo transversal}} = \frac{L}{A}$
- 2.— $\frac{\text{base del sépalo transversal}}{\text{anchura del sépalo transversal}} = \frac{B}{A}$
- 3.— $\frac{\text{longitud del sépalo transversal}}{\text{longitud del sépalo mediano}} = \frac{L}{l}$
- 4.— $\frac{\text{anchura del sépalo transversal}}{\text{anchura del sépalo mediano}} = \frac{A}{a}$
- 5.— $\frac{\text{longitud del sépalo mediano}}{\text{anchura del sépalo mediano}} = \frac{l}{a}$
- 6.— $\frac{\text{base del sépalo mediano}}{\text{anchura del sépalo mediano}} = \frac{b}{a}$
- 7.— $\frac{\text{sacciformidad}}{\text{longitud del sépalo transversal}} = \frac{d}{L}$

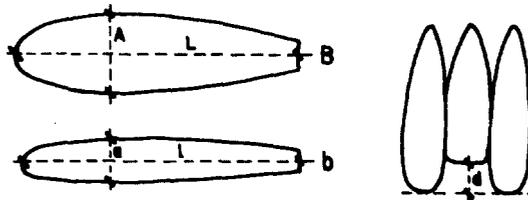


Fig. 1.—Parámetros considerados en el cáliz.

A partir de este momento se utilizaron los mismos criterios y procedimientos que en el estudio morfométrico del pétalo (CLEMENTE & HERNÁNDEZ-BERMEJO, 1980) es decir: a) elección de aquellos coeficientes que conseguían mayor variabilidad intergenérica dentro de una mínima variación intragenérica y que resultaron ser:

$\frac{A}{a}$, $\frac{l}{a}$ y $\frac{d}{L}$ representándolos a continuación en coordenadas axonométricas para todo el conjunto de *Brassicaceae* estudiadas, b) análisis de componentes principales por medios automáticos (*) aplicado a los siete coeficientes anteriormente citados y representación de las tres primeras componentes en proyección axonométrica para todas las especies analizadas, c) aplicación de varias técnicas de clasificación jerárquica a la matriz formada por las tres primeras componentes principales y elección del método de agrupamiento por medias aritméticas no ponderadas para obtener conjuntos de especies.

La determinación del color de los sépalos se realizó en invernadero sobre planta viva utilizando el Code Universel des Couleurs de SEGUY (1936). Así mismo sobre planta viva y con ayuda de lupa binocular fueron observados los siguientes caracteres: cuculiformidad, posición con respecto al eje floral y concrecencia y pilosidad de las piezas calicinas.

Las preparaciones histológicas de botones florales se realizaron siguiendo la técnica de inclusiones en parafina (CLEMENTE & HERNÁNDEZ-BERMEJO, 1980) corte con microtomo a $10\ \mu\text{m}$ y tinción con hematoxilina Delafield.

Los criterios taxonómicos tenidos en cuenta lo mismo que en el estudio de la corola (CLEMENTE & HERNÁNDEZ-BERMEJO, 1980) proceden principalmente de *Flora Europaea* (TUTIN & al., 1964) y de los trabajos sobre *Brassicaceae* de SCHULZ (1936) y MAIRE (1965).

RESULTADOS

En la tabla I se recogen los resultados obtenidos, figurando en primer lugar los valores medios de los parámetros objeto de medida (d, L, A, B, l, a, b) acompañados del intervalo de confianza para un coeficiente de seguridad del 95 por 100. A continuación se recogen las tres primeras componentes (I, II, III) obtenidas tras el análisis de componentes principales para el caso general que incluye todos los táxones de *Brassicaceae* estudiados (porcentaje acumulativo de autovalores entre I y II = 0,59). Las cinco columnas siguientes corresponden a los grupos a que pertenecen las especies según los caracteres morfometría (Mor.), color (Col.), cuculiformidad (Cu.), posición con respecto al eje floral y concrecencia (Pos.) y pilosidad (Pil.).

(*) Efectuado con el ordenador IBM S/360 M/50 del Ministerio de Agricultura.

La obtención de grupos se realizó de la siguiente forma:

a) *Morfometría del sépalo*: A partir de las tres primeras componentes procedentes del análisis de componentes principales por aplicación del método de clasificación jerárquica de medias aritméticas no ponderadas. El número de grupos resultante fue de diecisiete conseguidos al cortar el dendrograma al nivel de distancias de 2,456, punto de corte que nos pareció más lógico, en función de la secuencia de incrementos sobre las distancias observadas en las sucesivas fusiones, y de la coherencia que, a nuestro juicio, iban teniendo las mismas. El resto del dendrograma, trazado a partir de ese momento, se recoge en la figura n.º 2. El grupo a que pertenece cada especie estudiada se recoge en la Tabla I.

b) *Color del sépalo*: Los cálices quedaron clasificados en principio en 32 tonalidades del Code Universel des Couleurs de SEGUY (1936) que fueron reducidas posteriormente a siete grandes grupos utilizando un criterio más sintético. Estos fueron:

Grupo 1 - amarillo (tono 242).

Grupo 2 - verde-amarillento (tonos 280, 295, 322, 323, 324, 325 y 334).

Grupo 3 - verde-claro (tonos 269, 283, 300 y 329).

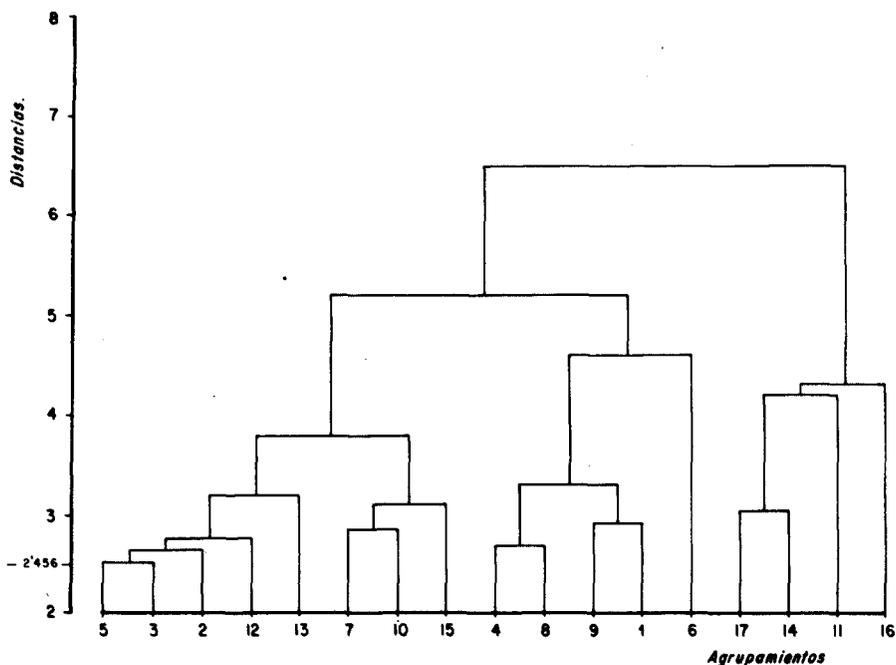


Fig. 2.—Dendrograma obtenido por el método de medias aritméticas no ponderadas a partir de la matriz formada por las tres primeras componentes principales de la morfometría de sépalos. Representación por encima del nivel de distancias de 2,456.

Grupo 4 - verde (tonos 266, 267, 268, 291, 292, 293, 294, 326, 349 y 353).

Grupo 5 - verde-oscuro (tonos 327, 328 y 358).

Grupo 6 - verde-violeta o verde-púrpura (tonos 276, 277, 296 y 298).

Grupo 7 - violeta o púrpura (tonos 646, 655 y 661).

Los dos grupos con mayor número de especies son los correspondientes al verde y verde-amarillento. El resto de los grupos aparecen formados por pocas especies aunque muy características. Así dentro del grupo con sépalos color violeta o púrpura sólo aparecen aquellas del género *Moricandia*, con excepción de *M. spinosa* (verde-oscuro) y *M. foetida* (verde-amarillento).

c) *Sépalos cuculados*: Las piezas calicinas de muchas de las especies de *Brassicaceae* presentan en el ápice cierta inclinación hacia la parte interna de la flor en forma de capuceta. El posible valor taxonómico de esta característica ha sido señalado recientemente por HEDGE (1976). De acuerdo con ella, hemos agrupado las especies estudiadas en los seis casos siguientes:

Grupo 1.—Con sépalos medianos y transversales no cuculados. Este es el caso de los géneros *Crambe*, *Didesmus*, *Euzomodendron* y *Guiraoa*.

Grupo 2.—Con sépalos medianos y transversales ligeramente cuculados. Observable por ejemplo en *Erucaria*.

Grupo 3.—Con sépalos medianos y transversales francamente cuculados, como es el caso de *Cakile edentula harperi*.

Grupo 4.—Con sépalos medianos muy cuculados pero los transversales sólo ligeramente. Así se presentan en *Brassica oleracea*.

Grupo 5.—Únicamente los sépalos medianos son ligeramente cuculados. Aparecen de esta forma en *Foleyola billotii*, *Oudneya zygarrhena*, etc.

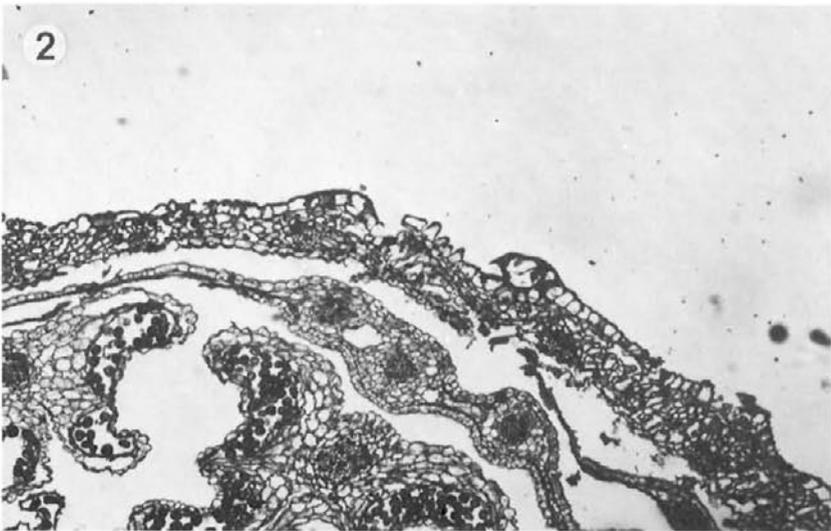
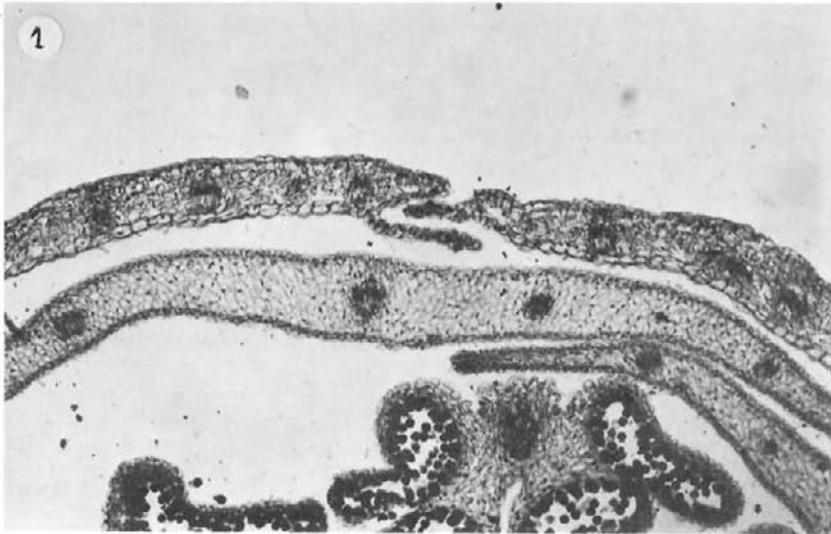
Grupo 6.—Únicamente los sépalos medianos están francamente cuculados. Esta es la situación de los géneros *Boleum*, *Carrichtera*, *Ceratocnemum*, *Cordylocarpus*, *Otocarpus* y *Kremeriella* entre otros.

Algunas especies manifiestan también en sus sépalos apicalmente una prominencia redondeada o más o menos corniforme. Esto ocurre por ejemplo en las especies de *Moricandia* (con excepción de *M. nitens* y *M. spinosa*). *Sinapidendron rupestre* desde este punto de vista es sumamente característico con sus cuatro prominencias, una en cada sépalo a media altura del mismo. No obstante, este carácter no ha sido tomado en cuenta en el estudio numérico por presentarse en forma gradual entre unas especies y otras y estar bastante relacionado con el mayor o menor grado de cuculiformidad del sépalo. En la tabla I, no obstante, se han señalado con un asterisco (*) las especies que de una forma más marcada presentan esta característica.

d) *Posición con respecto al eje floral y concrecencia de las piezas del cáliz*: El cáliz de las *Brassicaceae* presenta, en algunos géneros y especies, delicadas concrecencias en algún punto intermedio de su longitud o a todo lo largo del sépalo. Pensamos que ello es debido a los «enganches» (pro-

longaciones complementarias de piezas adjuntas) que aparecen en los sépalos y los cuales son fácilmente observables en preparación histológica (fotos 1-4).

Atendiendo a todo ello las especies han sido distribuidas en los siguientes modelos:



Fotos 1 - 4.—*Detalles de las estructuras tisulares que aparecen en los bordes de los sépalos en las especies: Moricandia moricandioides, Vella pseudocytisus, Foleyola billotii y Rytidocarpus moricandioides.*



Grupo 1.—Sépalos erectos y totalmente libres entre sí. A este tipo pertenecen varias especies de *Brassica*, *Euzomodendron*, *Fezia*, etc.

Grupo 2.—Sépalos erectos, concrescentes en algún punto intermedio o a todo lo largo, tal y como sucede en el género *Moricandia*.

Grupo 3.—Sépalos erectos, concrescentes en algún punto de la flor joven (con anterioridad a la antesis) y libres en la flor madura (después

de la antesis); esto puede observarse en *Raphanus sativus* y *Pseuderucaria teretifolia*.

Grupo 4.—Sépalos erecto-patentes, formando un ángulo con el eje floral algo mayor o igual a 45° sin aproximarse nunca a los 90°. Gran parte de las especies del género *Brassica* se encuentran en este grupo así como los géneros *Diplotaxis* y *Crambe*.

Grupo 5.—Sépalos patentes, formando un ángulo de 90° con el eje floral. El género *Sinapis* se diferencia precisamente por esta característica del resto de los géneros de *Brassicaceae*.

e) *Pilosidad de los sépalos*: Se han distinguido cinco tipos considerando conjuntamente la densidad y forma de distribución de los pelos (Fig. 3) y son los siguientes:

Grupo 1.—Gran densidad y distribución uniforme, como sucede por ejemplo en *Boleum asperum*, *Enarthrocarpus lyratus* y *Sinapis pubescens*.

Grupo 2.—Densidad media y distribución uniforme, como por ejemplo sucede en los géneros *Cordylocarpus*, *Carrichtera* y *Didesmus*.

Grupo 3.—Densidad media, pero la presencia de tricomas limitada a la mitad superior del sépalo, por ejemplo *Trachystoma*.

Grupo 4.—Número limitado de pelos (1 a 7) situados cacuminalmente. Esto sucede en las subespecies estudiadas de *Brassica repanda* y en *Sinapidendron glaucum*, *S. rupestre*, *Muricaria postrata*, *Euzomodendron bourgaeum*, etc.

Grupo 5.—Glabros o lampiños. Incluye íntegramente géneros como *Conringia*, *Moricandia*, *Pseuderucaria*, *Zilla*, *Rytidocarpus*, *Kremeriella*, *Hemicrambe* y *Foleyola*.

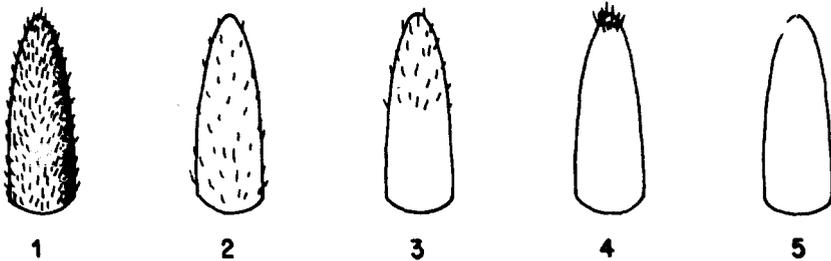


Fig. 3.—Tipos de pilosidad de los sépalos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Examinando primeramente la distribución de la nube de especies con arreglo a las coordenadas A/a, l/a y d/L se observa que:

El género *Crambe* aparece bien separado del resto de las *Raphaninae* y entre las especies de este género queda incluida *Calepina irregularis*. Sin embargo *Muricaria*, *Kremeriella* y *Crambella*, pese a tener cotiledo-

nes parecidos a los de *Crambe* (GÓMEZ-CAMPO & TORTOSA, 1974), quedan bastante separados de este género. *Rapistrum* se muestra bastante variable para tratarse en realidad de tres subespecies de *R. rugosum*.

Sinapidendron se presenta relativamente conexo, incluido dentro de la nube densa y heterogénea que forman las especies de *Brassica*, *Diplotaxis* y *Erucastrum*. Hay afinidad entre *Sinapis alba*, *S. flexuosa* y *S. turgida*, mientras que *S. pubescens*, *S. arvensis* y *S. aucheri* se alejan un poco de las anteriores. El género *Trachystoma* se muestra extremadamente variable, lo cual se corrobora con los datos procedentes de otros caracteres florales, e incluso con respecto a las hojas de la planta (GÓMEZ-CAMPO, com. pers.). *Rhynchosinapis* y *Hutera* forman una nube bastante conexas, de la que curiosamente se escapa *H. rupestris*.

El género *Moricandia* parece bien definido por su cáliz. Junto a las especies de este género se encuentran *Foleyola* y *Reboudia*. *Oudneya* y *Zilla* tienden a situarse próximas al conjunto *Moricandia-Foleyola* mientras que *Pseuderucaria* parece alejarse tanto de *Moricandia* como de *Erucaria*. Este último género se distribuye con bastante dispersión. Entre las especies de *Cakile* estudiadas, *Cakile maritima aegyptiaca* se aparta notablemente de las demás. Las dos especies de *Conringia* aparecen muy separadas entre sí.

Finalmente, los géneros *Vella*, *Boleum* y *Euzomodendron* se sitúan muy próximos, lo cual resulta de indudable interés para la superación del criterio clásico de considerar *Euzomodendron* como *Savignyinae*.

La distribución de las especies estudiadas atendiendo a las tres primeras componentes principales obtenidas nos posibilita una interpretación más completa de la posición relativa de cada especie utilizando mejor la información aportada por la morfometría de sépalos. Existen algunas diferencias con respecto al criterio parcial anterior, tales como la mayor conexión interna del género *Conringia* o la situación más próxima de *Pseuderucaria* al conjunto *Moricandia-Foleyola-Reboudia*, repitiendo este último género su interesante alejamiento de las *Brassicinae*.

Ocupando polos opuestos de la nube aparecen *Moricandia* y *Crambe* y entre ellos el resto de las especies de la tribu. *Zilla*, *Oudneya* y *Rytidocarpus* tienden claramente hacia la zona ocupada por *Moricandia*. Entre éste y *Cakile* aparecen las especies de *Erucaria*, ahora muy conexas. En *Cakile* destacamos de nuevo la particular separación de *Cakile maritima aegyptiaca*.

Euzomodendron se reitera en su proximidad a *Vella* y *Boleum*. De gran interés resulta la separación de *Crambe* en dos grupos. Uno formado por especies de distribución geográfica oriental, mientras que en el otro aparecen especies macaronésicas y africanas. Esta curiosa y notable disyunción se repite en otros caracteres florales (CLEMENTE & HERNÁNDEZ-BERMEJO, 1980). *Calepina*, una *Brassicaceae* muy cuestionada desde el punto de vista sistemático, queda incluida en la nube de *Crambe* y también se manifiestan cercanas *Didesmus*, *Kremeriella*, *Hemicrambe* y *Muricaria*. *Crambella*, por el contrario, se aleja bastante.

Raphanus y *Rapistrum* siguen presentándose bastante dispersos. *Cor-*

dylocarpus se aproxima a *Guiraoa* y *Fezia* se sitúa en la nube de *Otocarpus*, *Rapistrum*, *Ceratocnemum* y *Enarthrocarpus*, estando este último próximo a *Trachystoma*.

Eruca aparece separada de *Psychine*, cuestionando así el posible parentesco que se ha señalado en algunas aportaciones anteriores a la sistemática de *Brassicaceae*. El fruto de *Psychine* es semejante —aunque con alas— al de *Eruca*, y los cotiledones de ambos son parecidos (GÓMEZ-CAMPO & TORTOSA, 1974).

Rhynchosinapis y *Hutera* resultan bastante conexos, con excepción de *R. leptocarpa* y *R. cheiranthos*. Muy próximos aparecen también *Sinapis pubescens* y *S. turgida*, escapándose *S. flexuosa* y de nuevo *S. aucheri* y *S. arvensis*.

Aunque *Brassica*, *Diplotaxis* y *Erucastrum* se presentan muy mezclados, puede observarse una cierta concentración diferencial de *Brassica* y *Diplotaxis* ocupando *Erucastrum* posiciones más o menos intermedias. Situaciones similares han sido señaladas por GÓMEZ-CAMPO & TORTOSA (1974) y BENGOCHEA & GÓMEZ-CAMPO (1976) en cotiledones y semilla respectivamente. Todas las especies cultivadas de *Brassica* aparecen por debajo del eje I. *Brassica barrelieri*, *B. barrelieri oxyrrhina* y *B. barrelieri sabularia* quedan demasiado separadas entre sí, en discordancia con el hecho de haber recibido un tratamiento intraespecífico en *Flora Europaea* (TUTIN & al., 1964). Ya HARBERD (1972) coloca a *Brassica barrelieri* y *B. barrelieri oxyrrhina* en citodemos distintos. *Sinapidendron* aparece en un lugar central de la nube cercano a otros táxones considerados primitivos por otros caracteres tales como *Brassica repanda* y *B. gravinae*.

Con respecto al color de los sépalos se deduce la existencia de un color básico verde a partir del cual se manifiestan dos tendencias: una hacia el oscurecimiento con pigmentos violáceos (antocianinas) y otra hacia la pérdida de clorofilas, que deja una pigmentación residual amarilla debida a carotenoides.

De los agrupamientos obtenidos con este caracter no parecen desprenderse consecuencias filogenéticas claras. Es probable que la diferente pigmentación de los sépalos sea muchas veces una respuesta ecológica consistente en presentar cálices contrastados con la corola o bien reforzar el color de ésta con tonalidades parecidas. Este es el caso de *Moricandia*, donde tanto las flores como los cálices son morados en casi todas las especies.

La posición de los sépalos con respecto al eje floral, junto con la mayor o menor concrecencia de las piezas calicinas, tiene una importancia relativamente grande para la diferenciación de géneros. Así, *Sinapis* se distingue por sus sépalos patentes; *Diplotaxis*, *Erucastrum* y *Crambe* por sus sépalos erecto-patentes; *Rhynchosinapis* por tenerlos erectos; *Boleum*, *Conringia*, *Crambella*, *Foleyola*, *Moricandia*, *Reboudia*, *Rytidocarpus*, *Vella*, *Zilla* y *Oudneya* presentan concrecencias entre las piezas calicinas. Como puede observarse *Reboudia* de nuevo se encuentra formando grupo con los géneros de *Brassicaceae* xerófilos o incluso desérticos.

Cabe de nuevo especular en torno al posible valor ecológico del carácter estudiado. En los casos de sépalos patentes y erecto-patentes puede presuponerse una mayor facilidad de los insectos para alcanzar las glándulas nectarígenas, así como mejores posibilidades para la polinización cruzada. A este respecto resulta curiosa la ausencia de nectarios medianos en todas las especies de cálices erectos y concrecentes —hecha excepción de *Crambella* y *Foleyola*— sobre todo si tenemos en cuenta que el cierre de los cálices dificulta el paso a muchas especies de insectos. En consecuencia, la formación de estos tubos calicinos podría indicar una cierta tendencia hacia la autogamia total o, más admisiblemente, parcial.

La existencia de sépalos más o menos cuculados es difícil justificarla atendiendo a razones filogenéticas o ecológicas. Señalaremos que, con respecto a este carácter, *Crambe*, *Didesmus*, *Muricaria* y *Calepina* siguen coincidiendo en un mismo grupo. Por su parte *Boleum* y *Vella* aparecen juntos pero no con *Euzomodendron*. Todos los *Rhynchosinapis*, salvo *R. hispida* presentan un mismo modelo de sépalos cuculados. *Hutera* lo tiene diferente.

Las prominencias corniformes resultan una característica constante en el género *Moricandia*. También *Fezia* y *Zilla* la presentan. El caso de *Sinapidendron rupestre* es especialmente curioso con sus prominencias a media altura en cada uno de sus sépalos: bastaría este carácter para diferenciar esta especie del resto de las *Brassicaceae* estudiadas. Las tres subespecies de *Brassica barrelieri* coinciden esta vez en el mismo grupo.

La observación del tipo de pilosidad existente en los sépalos puede servir en muchos casos para la separación entre subespecies. Esto sucede entre *Cakile maritima* y *Cakile maritima aegyptiaca*, *Hirschfeldia incana* e *Hirschfeldia incana consobrina* y también dentro de *Erucastrum laevigatum*, *Rapistrum rugosum* o *Raphanus raphanistrum*.

Muy probablemente el papel de la pilosidad en los sépalos está relacionado con la defensa frente a los áfidos. En las plantas desertícolas se aprecia una clara tendencia a los sépalos lampiños. La pubescencia de los sépalos, en especial cuando es de distribución densa y uniforme, presenta una curiosa correlación con la pilosidad exhibida por los cotiledones (GÓMEZ-CAMPO & TORTOSA, 1974).

Los caracteres del cáliz unidos a los procedentes del estudio de la corola (CLEMENTE & HERNÁNDEZ-BERMEJO, 1980) y de los derivados del estudio morfológico de nectarios (CLEMENTE & HERNÁNDEZ-BERMEJO, 1980) serán conjuntamente objeto de un análisis global dentro de un proceso de datos posterior que establecerá el valor taxonómico y filogenético de las piezas estériles de la flor de la tribu *Brassicaceae*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores del presente trabajo desean agradecer a María Albacete, Miguel Fernández-Tavera y Luis Torres su participación en los trabajos de fotografía,

dibujo y proceso automático de datos respectivamente, y de manera muy especial al profesor Gómez-Campo su valioso asesoramiento en el desarrollo del mismo. La parte experimental de este trabajo fue realizada en el Departamento de Biología y Fisiología de la E.T. Sup. de Ingenieros Agrónomos de Madrid.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, I. (1952). Entwicklungsstudien an Blüten von Cruciferen und Papaveraceen. *Planta* 40: 125-144.
- ARBER, A. (1931). Studies in floral morphology I: On some structural features of Cruciferous Flowers. *New Phytol.* 30: 11-46.
- BENGOECHEA, G. & C. GÓMEZ-CAMPO (1975). Algunos caracteres de la semilla en la tribu Brassiceae. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 32: 793-841.
- CLEMENTE, M. & J. E. HERNÁNDEZ-BERMEJO (1980). El aparato nectarígeno en la tribu Brassiceae (Cruciferae). *Anal. Inst. Bot. Cavanilles* 35: 279-296.
- CLEMENTE, M. & J. E. HERNÁNDEZ-BERMEJO (1980). La corola en la tribu Brassiceae (Cruciferae). *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 35: 297-334.
- EAMES, A. J. (1961). *Morphology of the angiosperms*. McGraw-Hill Book Company, INC New York.
- EGGERS, O. (1935). Über die morphologische Bedeutung des Leibündelverlaufes in den Blüten der Rhocadalen und über das Diagramm der Cruciferen und Capparidaceen. *Planta* 24: 14-57.
- EICHLER, A. W. (1965). Ueber den Blütenbau der Fumariaceen, Cruciferen und einiger Capparideen. *Flora* 48: 433-444, 449-460, 497-511, 513-521, 545-559.
- GAZET DU CHATELIER, G. (1946). Le diagramme de la fleur des Crucifères. *Rec. Trav. Inst. Bot. Montpellier* 2: 5-9.
- GÓMEZ-CAMPO, C. (1978). *A germ plasm collection of Crucifers*. Inst. Nac. Invest. Agrarias (Ministerio de Agricultura). Madrid. 4
- 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.
- HEDGE, I. C. (1976). A systematic and geographical survey of the old world Cruciferae. In: J. G. Vaughan, A. L. McLeod & B. M. G. Jones (Eds.), *The Biology and Chemistry of the Crucifers*. Academic Press, London, New York.
- KLEIN, J. (1894). Der Bau der Cruciferen blüte auf anatomischer Grundlage. *Ber. Deutsch. Bot. Deutsch. Bot. Ges.* 12: 18-24.
- MAIRE, R. (1965). *Flore de l'Afrique du Nord*. Vol. 12. P. Lechevalier, Paris.
- MERXMULLER, H. & P. LEINS (1967). Die Verwandtschaftsbeziehungen der Kreuzblüther und Mohngewächse. *Bot. Jahrb.* 86: 113-129.
- SCHULZ, O. E. (1936). Cruciferae. In: A. Engler & K. Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Ed. 2. Vol. 17b: 227-658. W. Engelmann, Leipzig.
- SEGUY, E. (1936). *Code Universel des Couleurs*. Edition 1976. P. Lechevalier, Paris.
- TUTIN, T. G. & al. (1964). *Flora Europaea* 1. Cambridge.

Accepted for publication: 12-IX-79

SIMBOLOS UTILIZADOS PARA CADA GENERO DE LA TRIBU
BRASSICEAE (Figura 4)

BOLEUM		HEMICRAMBE	
BRASSICA		HIRSCHFELDIA	
CAKILE		HUTERA	
CALEPINA		KREMERIELLA	
CARRICHTERA		MORICANDIA	
CERATOCNEMUN		MURICARIA	
CONRINGIA		OUDNEYA	
CORDYLOCARPUS		OTOCARPUS	
CRAMBE		PSEUDERUCARIA	
CRAMBELLA		PSYCHINE	
DIDESMUS		RAPISTRUM	
DIPLOTAXIS		RAPHANUS	
ENARTHROCARPUS		REBOUDIA	
ERUCA		RHYNCHOSINAPIS	
ERUCARIA		RYTIDOCARPUS	
ERUCASTRUM		SINAPIS	
EUZOMODENDRON		SINAPIDENDRON	
FEZIA		SUCCOWIA	
FOLEYOLA		TRACHYSTOMA	
GUIRAOA		VELLA	
		ZILLA	

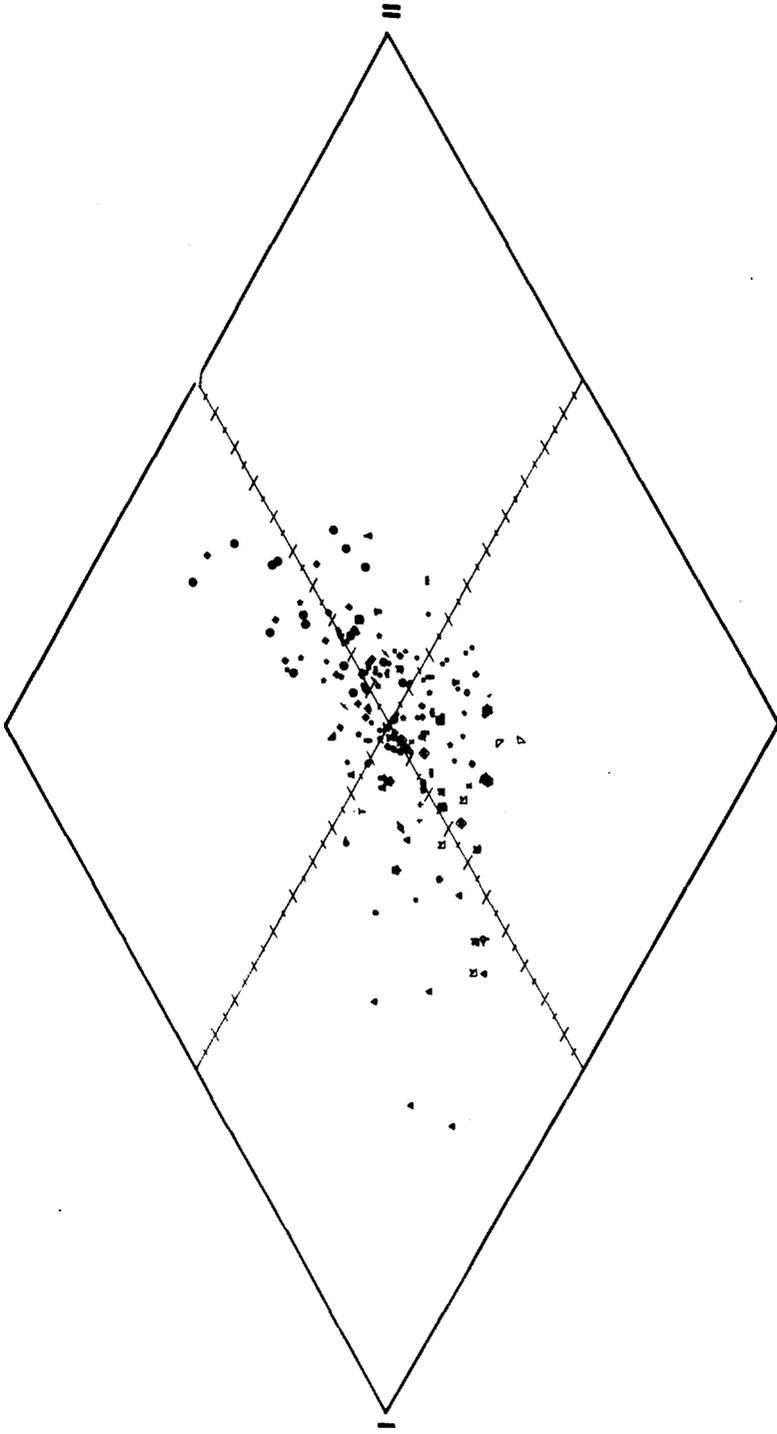


Fig. 4.—Representación de las componentes principales I y II de la morfometría de sépalos para todos los táxones estudiados.

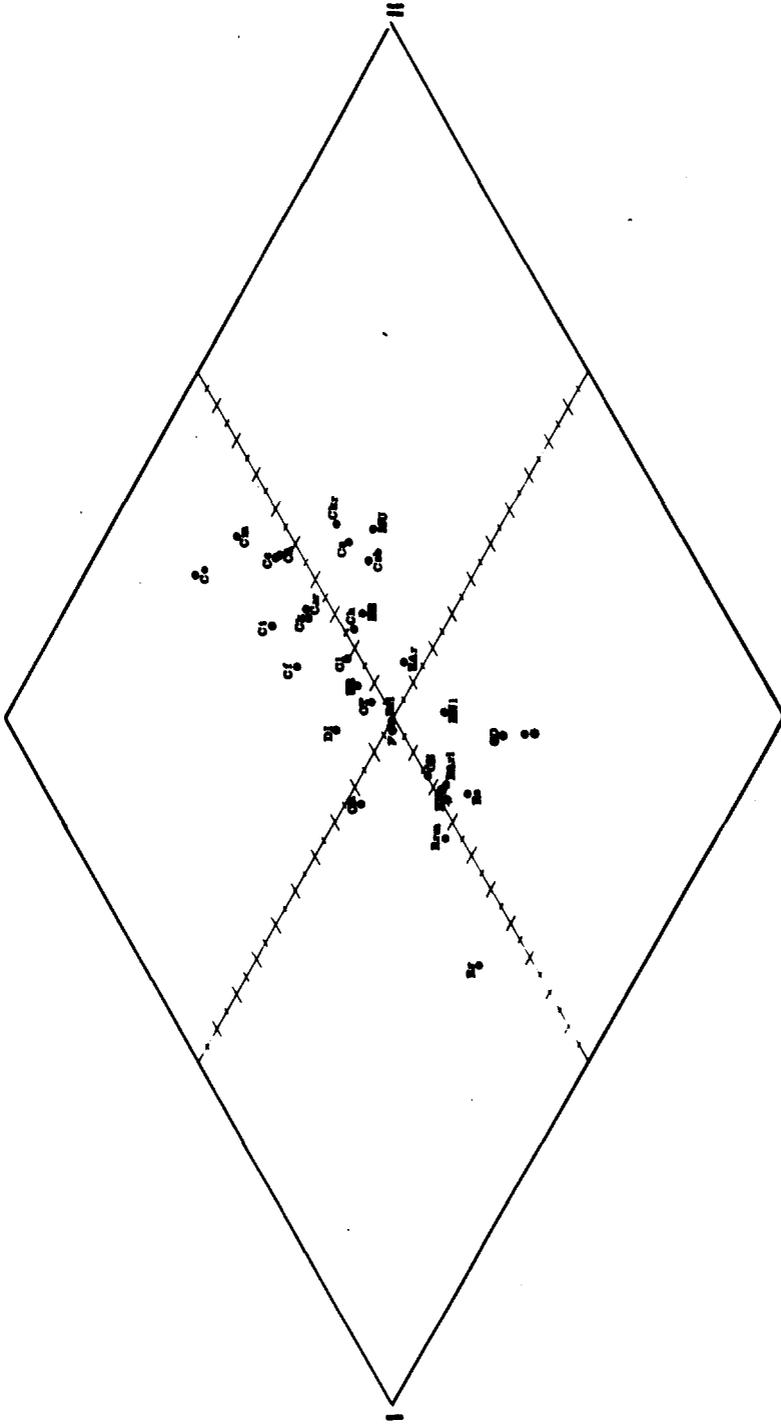


Fig. 6.—Representación de las componentes principales I y II incluyendo sólo las especies de la subtribu Raphaninae.

D.e.	<i>Diplazis erucoides</i> (L.) DC.	0.5	0.0	6.1	0.2	2.2	0.2	1.7	0.5	6.3	0.2	1.4	0.2	0.7	0.0	2.608	1.478	1.048	10	4	6	4	1
D.h.	<i>Diplazis lara</i> (Forst.) Boiss.	0.3	0.0	4.4	0.3	1.2	0.1	1.1	0.1	4.6	0.3	1.2	0.1	0.8	0.1	1.420	2.863	0.202	12	5	4	1	1
D.h.c.	<i>Diplazis lara</i> (Forst.) Boiss. subsp. <i>crassifolia</i> (Raf.) Maire	0.2	0.0	5.6	0.4	2.0	0.1	1.2	0.1	5.8	0.5	1.6	0.1	0.8	0.1	-0.799	1.168	-0.671	12	5	4	1	1
D.h.l.	<i>Diplazis lara</i> (Forst.) Boiss. subsp. <i>agraciosa</i> (Raf.) Maire	0.3	0.0	4.9	0.2	1.7	0.1	1.0	0.1	5.0	0.2	1.5	0.1	0.7	0.0	-0.438	1.083	-0.679	12	5	4	1	1
D.i.	<i>Diplazis lara</i> (L.) DC.	0.5	0.0	4.9	0.2	1.7	0.1	1.0	0.1	5.0	0.2	1.5	0.1	0.7	0.0	-0.438	1.083	-0.679	12	5	4	1	1
D.p.	<i>Diplazis maritima</i> Maire	0.5	0.0	5.1	0.2	2.1	0.5	1.0	0.5	5.4	0.2	1.8	0.1	0.8	0.1	-2.351	0.382	1.089	9	2	5	4	1
D.s.	<i>Diplazis sartiana</i> Maire	0.3	0.0	4.6	0.2	1.6	0.2	0.8	0.1	4.7	0.5	1.6	0.2	0.7	0.1	-3.207	0.014	-0.829	5	2	5	4	1
D.s.a.	<i>Diplazis sifolia</i> C. Kunze	0.2	0.0	4.8	0.5	1.8	0.1	1.1	0.1	4.6	0.5	1.6	0.2	0.6	0.1	-1.491	-0.432	-0.046	5	4	5	4	1
D.m.	<i>Diplazis sifolia</i> C. Kunze subsp. <i>microcaena</i> Pau	0.5	0.0	5.0	0.7	2.0	0.7	0.0	0.7	5.7	0.1	1.6	0.1	0.7	0.1	-1.852	-1.425	-1.121	3	2	5	4	1
D.h.f.	<i>Diplazis tenuifolia</i> (L.) DC.	0.1	0.0	3.9	0.3	2.7	0.2	0.1	0.1	3.8	0.4	3.7	0.1	0.7	0.1	-2.252	-2.590	-1.437	6	2	6	4	1
D.h.g.	<i>Diplazis tenuifolia</i> (L.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.4	0.0	4.0	0.3	1.4	0.1	0.1	0.1	3.8	0.4	3.7	0.1	0.7	0.1	-2.252	-2.590	-1.437	6	2	6	4	1
D.h.t.	<i>Diplazis tenuifolia</i> (L.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.4	0.0	4.5	0.4	1.4	0.1	0.9	0.1	4.2	0.3	1.2	0.0	0.6	0.0	-0.951	-0.278	-0.806	2	6	4	1	1
D.v.m.	<i>Diplazis verna</i> (L.) DC.	0.0	0.0	2.7	0.1	1.1	0.1	0.5	0.1	2.7	0.1	0.9	0.0	0.4	0.1	-2.757	0.625	-1.275	5	4	1	1	1
D.v.c.	<i>Diplazis verna</i> (Cav.) DC.	0.2	0.0	4.1	0.5	1.5	0.0	0.0	4.2	0.5	1.6	0.1	0.5	0.0	0.0	-4.491	-1.355	-1.519	4	2	1	1	1
D.v.p.	<i>Diplazis verna</i> (Cav.) DC. subsp. <i>oxoniensis</i> (Reuter) Maire & Weiler	0.1	0.0	2.7	0.1	1.5	0.1	0.9	0.0	2.7	0.2	1.4	0.0	0.6	0.2	0.283	-0.415	-1.026	12	4	6	4	1
D.v.p.	<i>Diplazis verna</i> (Cav.) DC. var. <i>Almyrica</i> Willk.	0.1	0.0	2.7	0.1	1.5	0.1	0.7	0.0	2.7	0.2	1.2	0.1	0.5	0.0	-2.293	-0.289	0.174	8	4	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1	1.3	0.1	5.1	0.1	1.2	0.1	0.7	0.1	1.155	1.359	1.469	7	1	1	1	1
E.N.I.	<i>Erucicarpus frutescens</i> (Forst.) DC. var. <i>longicaulis</i> DC.	0.3	0.0	5.5	0.1	1.7	0.1																

