

## CONSIDERACIONES ACERCA DE LA SISTEMÁTICA DE LA FAMILIA NOLANACEAE

POR

ALDO MESA MESA (\*)

### RESUMEN

Se analiza la posición sistemática de la familia *Nolanaceae*, justificando su relación con *Solanaceae*. Se proponen caracteres morfológicos útiles en la taxonomía del grupo. Se discuten problemas taxonómicos de 20 especies.

### ABSTRACT

The systematic position of the family *Nolanaceae* is analysed and its relationships with *Solanaceae* are justified. Morphological characters on the taxonomy of the group are proposed. Taxonomic problems of 20 species are discussed.

### INTRODUCCION

Las *Nolanáceas* constituyen un grupo natural de plantas dicotiledóneas, con 77 especies descritas, que habitan las zonas costeras de Chile y Perú. Una especie, *Nolana galapagensis* (Christoph.) Johnst., en las Islas Galápagos (Ecuador), extiende el límite septentrional de la familia; el límite austral se encuentra en la provincia de Chiloé, 42° Lat. S (Chile).

Este trabajo tiene por objeto proporcionar nuevos antecedentes a la Sistemática de *Nolanaceae*, necesarios para dilucidar algunos de los problemas taxonómicos existentes.

### MATERIALES Y METODOS

El material de estudio proviene de los siguientes herbarios: Gray Herbarium, Harvard University, Cambridge, U.S.A. (GH). Royal Botanic Gardens, Kew (K). University Herbarium Botany School, Cambridge, England (CGE). Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (P). Conservatoire et Jardin Botanique, Genève (G). Herbarium Universitatis Florentinae, Firenze (FI). Riksmuseum, Stockholm (S). Botanische Abteilung des K.K. naturhist. Hofmuseums, Wien (W). Institut für Allgemeine Botanik und Botanischer Garten, Hamburg (HBG).

(\*) Laboratorio de Botánica, Depto. de Biología, Universidad de Chile, Valparaíso. Casilla 130 V.

Botanical Museum, University of Oslo, Norway (O).  
Universidad de Chile, Valparaíso (UCHV).

Para el estudio morfológico de los órganos, bajo lupa estereoscópica, se sometió el material a ebullición, agregándose en algunas ocasiones una pequeña cantidad de detergente. Esta técnica facilita la manipulación de la planta desecada y su mejor observación.

Al herborizar se conservó una parte en formalina al 5% o solución FPA (Formol-Acido Propiónico).

En el análisis morfológico de las especies, se siguen los conceptos de la Escuela de Wilhelm Troll sobre Morfología Comparada, que tiene sus raíces en la concepción Goethiana de las angiospermas actuales (Arquetipo o Plan Estructural) y en los estudios del botánico alemán Karl von Goebel (1855-1932).

#### ANÁLISIS Y DISCUSIÓN

La mayoría de las especies de la familia *Nolanaceae* no están bien diferenciadas morfológicamente, presentando por consiguiente, problemas taxonómicos. Esto puede deberse a que su origen como grupo es relativamente nuevo, lo que implica que están en procesos de especiación y de adaptación a los diferentes habitats en que crecen.

La sistemática del grupo ha sido estudiada por varios autores, quienes han establecido afinidades con las familias *Convolvulaceae*, *Boraginaceae* y *Solanaceae*.

En 1829, Dumortier le asigna a las *Nolanaceae*, por primera vez, el rango de familia.

En base a la corola infundibuliforme presente en algunas especies, y al número de carpelos (cinco) Endlicher (1839), Brogniart (1843), Lemaire (1845), Bentham y Hooker (1873), Durand (1888) y Hutchinson (1959), la relacionan con las *Convolvulaceae*. Otros autores, entre ellos, Desfontaines (1815), Dumortier (1829), Martius (1835), Jussieu (1844) y Lindley (1853) le asignan afinidades con las *Boraginaceae*, fundamentando su posición en el fruto, que lo denomina esquizocarpio. Al hacer un análisis crítico de estas dos posiciones, se encuentra que además de la corola infundibuliforme, en otras especies del grupo se observa una corola hipocrateriforme. El fruto en las *Nolanaceae* es una *clusa* (= núcula) y su génesis se explicaría por la formación de *tabiques apicales* ("Apicalseptum"), lo que ha sido descrito por D. Hartl (1962) en las familias *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*, *Convolvulaceae*, *Verbenaceae*, *Lamiaceae*, *Boraginaceae*, *Ericaceae* y *Myrtaceae*. Es decir, de acuerdo a este autor, el tabique apical presente en plantas con estilo ginobásico y pistilos anacrotilo, no es un carácter peculiar de un determinado taxon, sino más bien un elemento estructural disperso. Por estas razones, pienso que la relación de las *Nolanaceae* con las *Convolvulaceae* y *Boraginaceae* no es aceptable.

La mayoría de los sistemáticos han relacionado esta familia con las *Solanaceae*, posición que estimo la más justificada, cuyos sostenedores son Don (1837), Miers (1845), Dunal (1852), Eichler (1875), Baillon (1888), von Schlepegrell (1892), Wettstein (1895), Hallier (1898), Solereder (1908), Mirande (1922) y Johnston (1936). La afinidad de las *Nolanaceae* con las *Solanaceae* se basa en la:

1. Embriología. He observado semillas con la testa foveolada, presentándose en algunas especies una excrescencia laminar a nivel del funículo, la cual puede homologarse al estrofiolo presente en las semillas de *Solanaceae*. También Rosén (1947) en base a la estructura del gametófito femenino y desarrollo del endosperma sostiene esta afinidad. Además, se ha observado un embrión encorvado, caracter presente también en *Solanaceae*, si bien no generalizado.
2. Anatomía. a) Sistema dérmico: presencia de pelos tectores uniseriados y glandulares con pie simple o compuesto y cabezuelas uni- o pluricelulares; b) Sistema fundamental: en el parenquima cortical y medular observamos células con cristales y arenillas cristalinas. El aparato secretor no está representado por lactíferos sino que por células parenquimatosas. Además, se distingue el periciclo con fibras esclerenquimáticas y células pétreas, y c) Sistema vascular: presencia de floema intraxilemático y fibras perimedulares.

Mirande (1922) afirma que el floema intraxilemático de las *Nolanaceae* se origina en el hipocotilo, lo cual también se produce en las *Solanaceae*, pero no en las *Convolvulaceae*, familia en que dicho tejido tiene un origen intracaulinar.

3. Prefloración. Se ha observado una prefloración plicativa en estado de botón.
4. Morfología floral. La forma de la corola en *Nolanaceae* y el hábito nos hace recordar, a primera vista, géneros de *Solanaceae* tales como *Physalis*, *Cacabus*, *Phrodus*, *Fabiana* o *Lycium*.

También se ha encontrado en la organización del ovario semejanzas con *Solanaceae*, que en *Nolanaceae* es pentalocular y en *Solanaceae* puede llegar a ser, en algunos casos, pentalocular, aunque posea dos carpelos, pues el número de lóculos se aumenta por las emergencias de la placenta o pseudotabiques. Estos pseudotabiques se consideran actualmente, muy relacionados con los "tabiques apicales" descritos por Hartl (1962).

5. Inflorescencia. Corresponde a un *antóclado* de ramificación basal con *recaulescencia*. Se entiende por *antóclado* un sistema de ramificación simpodial florífero, que se caracteriza por la estructura repetitiva de cada una de sus partes.

Según Troll (1964, 1968) el antóclado es una sinflorescencia monotélica, es decir, un sistema de florescencias o inflorescencias complejas, en que tanto el vástago florífero primario como los secundarios terminan en una flor.

La recaulescencia que se observa, justifica la disposición opuesta de las hojas (filomas vegetativos) y la posición extra-axilar de las flores en la sinflorescencia.

Troll (1968) ha descrito antóclados con recaulescencia en dos especies peruanas *Nolana humifusa* (Gouan) Johnst. y *Nolana adansonii* (R. et S.) Johnst., y los compara con los de *Petunia hybrida* (Solanaceae). También he observado este tipo de sinflorescencia en algunas especies chilenas del género *Nolana*, que comprende a pterófitos y geófitos, es decir, plantas herbáceas anuales y perennes que en su ontogenia presentan una sucesión periódica manifiesta de la fase vegetativa y reproductora.

El término antóclado fue creado por Goebel (1923) e incorporado posteriormente por la escuela morfológica de Troll. Sin embargo, el concepto ya se conocía, con otros términos, en el siglo XIX; Payer (1857) describe el fenómeno de recaulescencia y habla al referirse a la inflorescencia de *Nolana*, de un "tipo" de cima unípara escorpioide, y Baillon (1888) compara las inflorescencias de las *Nolana* con las de *Belladonna* (*Atropa*) denominándolas inflorescencias totales, escorpioidales. En el hecho, un antóclado está estructurado en base a un plan escorpioidal.

Siguiendo a Takhtajan (1959) la familia *Nolanaceae* se ubicaría al comienzo del orden *Scrophulariales* (= *Personatae*).

En base a las observaciones de Troll (1964, 1966) sobre la ontogenia e inflorescencia de dos especies peruanas, considero que también en las especies chilenas la organización morfológica vegetativa y reproductora es diferente en las formas sub-arbustivas y herbáceas. En las formas herbáceas (geófitos y terófitos) se tiene la presencia de una roseta de hojas basal, la cual continúa en un largo entrenudo, que en las formas sub-arbustivas (caméfitos) es muy reducido, lo cual se traduce en un follaje más abundante, caracterizado generalmente por la presencia de hojas ericoides. Estas son una consecuencia de la adaptación a los ambientes xéricos; se produce una reducción de la lámina foliar por un plegamiento de los bordes de la hoja. De lo dicho se deduce la importancia de la ontogenia en la sistemática de esta familia; no se pueden considerar los individuos sólo en su estado adulto, sino en todos sus estados de desarrollo, vegetativos y reproductores.

Las observaciones morfológicas y de terreno efectuadas hasta el momento en material chileno y peruano, como también los antecedentes bibliográficos, me han permitido seleccionar algunos caracteres taxonómicos útiles a nivel genérico y específico.

I. Caracteres taxonómicos a nivel de Género o Sección:

1. Excrecencia axial. Además del disco presente en todas las especies analizadas, he observado en *Alona filifolia* (H. et A.) Johnst., la primera especie descrita de este género (1841), este tipo de excrecencia glandular de origen talámico. Me parece que existe en esta especie una diferenciación funcional entre disco y nectario. Por ende, este caracter sería primitivo y constituiría un antecedente más para creer que el género *Alona*, sólo representado en Chile, sea más primitivo que *Nolana*. La polispermia típica en *Alona* es otro caracter que apoya esta opinión.
2. Pelos glandulares. Brandt (1938), describe para *Alona*, pelos glandulares sólo con cabezuelas unicelulares. En cambio, en el género *Dolia* (sensu Wettstein) se presentan pelos glandulares con cabezuelas uni- o frecuentemente pluricelulares.
3. Morfología y ontogenia del fruto. En *Alona* se tienen clusas polispermas (generalmente 4-6 semillas por lóculo) y en *Nolana* clusas poli- o frecuentemente oligospermas. Como ya se ha expresado, la génesis del fruto se explicaría por la existencia de "tabiques apicales". Las clusas en *Nolana* se disponen en series (generalmente dos), lo que ha hecho afirmar a Saunders (1936) y Rosén (1947) que en *Nolana humifusa* (Gouan) Johnst., *Nolana paradoxa* Lindl. y *Nolana acuminata* Miers, el gineceo está compuesto de dos verticilos de cinco carpelos cada uno.

¿Tnemos en *Nolana* un "dédoublement" de carpelos?, (Guèdes, comunicación personal).

II. Caracteres taxonómicos a nivel de especie.

Citaré sólo los más notables.

1. Caracteres organológicos de la hoja: forma, largo e inserción.
2. Indumento: pelos tectores.  
Los ejemplares chilenos observados me han permitido distinguir los siguientes tipos:
  - A. Pelos tectores simples
  - B. Pelos tectores ramificados
    1. Con ramificación regular
      - a. Ahorquillados. Típico en *N. crassulifolia* Poeppig
      - b. Radial distal
      - c. Radial proximal
    2. Con ramificación irregular. Por ejemplo: *N. salsoloides* (Lindl.) Johnst.  
constituyendo un ginoforo, como se verificó en *N. galapagensis* (Christoph.) Johnst.
3. Tálamo. En algunas especies se presenta muy manifiesto, dilatado,

4. Estivación del cáliz. En *N. leptophylla* (Miers) Johnst., he observado una estivación valvar-reduplicada.
5. Relación tamaño cáliz/corola. Es variable, de acuerdo a las especies.
6. Filamento estaminal: puede presentar la base dilatada o no, glabra o pubescente. Es así como, en *N. peruviana* (Gaud.) Johnst., se presentan estambres con la base de sus filamentos ensanchada y pubescente.
7. Disco. He podido distinguir que las formas más frecuentes son la urceolada y la anular. Según los bordes se pueden diferenciar los siguientes tipos: entero, crenado, sinuado, dentado y lobado.
8. Semilla.
  - a. Estructura de la testa: Se observa semillas con testa foveolada, presentando a veces un surco.
  - b. Estrofiolo: Excrecencia alar que corresponde a un engrosamiento basal de la epidermis del funículo. Se observan en *N. paradoxa* Lindl. y en *N. baccata* (Lindl.) Dunal. Según Teresa di Fulvio (1969), en *N. paradoxa*, "los óvulos poseen un funículo con epidermis especializada en el traslado de los tubos polínicos". Esto se justifica ya que estas especies presentan un óvulo anacampilotropo y el tubo polínico entra por la micropila (porogamia).

El estudio de los especímenes de *Nolanaceae*, teniendo presente que aún me falta por consultar los tipos de J. Miers y R.A. Philippi, me ha permitido separar diversos taxa representados en Chile que plantean problemas taxonómicos.

*Alona balsamiflua* Gaud. La morfología de los escasos ejemplares disponibles, me permite considerar esta especie muy próxima a *Alona filifolia* (H. et A.) Johnst.. Brandt (1936), basándose en los caracteres anatómicos sugiere, ya, la semejanza de estas especies.

*Alona stenophylla* (Johnst.) Johnst. Es conocida sólo por el material tipo. Presenta semejanzas con *Alona coelestis* Lindl., pareciendo ser una forma de hábito postrado de ésta.

*Nolana parviflora* (Phil.) Phil. y *Nolana pterocarpha* Phil. El material observado que incluye colecciones originales de Philippi conservadas en Viena, me sugiere que estas especies están muy relacionadas con *Nolana baccata* (Lindl.) Dunal. Los tres taxa cohabitan las mismas áreas. Kohler (1968 a-b) describe la asociación *Nolanetum baccatae* para el llamado "desierto florido", al S. del Desierto de Atacama (27° Lat. S) y le llama la atención la notable dependencia del relieve que ésta experimenta. Acota que "en una pequeña área hay formas con flores blancas grandes y al mismo tiempo con flores azul claras y blancas pequeñas". Personalmente, he podido constatar variaciones en el hábito de *N. baccata* que corresponderían a estados ontogéné-

ticos. En base a estos antecedentes, estimo que las especies en cuestión podrían tratarse como variedades de *Nolana baccata* (Lindl.) Dunal.

*Nolana acuminata* Miers. No he visto el tipo, sin embargo, en base a la observación de un gran número de ejemplares de diversas procedencias, me ha parecido esta especie muy próxima a *Nolana rupicola* Gaud. Ambas especies diferirían por la forma de la hoja y por su mayor o menor decurrencia a lo largo del tallo, elementos de poco significado taxonómico; de acuerdo con Johnston (1936), quien considera no satisfactorios los resultados de sus estudios sobre las especies citadas.

*Nolana foliosa* (Phil.) Johnst. Me es conocida sólo por un isotipo, lo cual me impide por el momento definir mejor su clasificación.

*Nolana clivicola* (Johnst.) Johnst. El autor de esta especie, reconoce semejanzas entre ésta y *Nolana ramosissima* Johnst., la cual habita en Paposo (Prov. Antofagasta). Los caracteres distintivos que sustenta Johnston, parecen ser sólo consecuencia de adaptaciones al ambiente.

Las investigaciones realizadas me permiten establecer un programa para dilucidar la sistemática de esta compleja familia; se requiere un estudio poblacional e intensificar los citológicos (cariología), morfológicos (organológicos y anatómicos), ontogenéticos y palinológicos.

#### CONCLUSIONES

- 1.— Gran número de especies de la familia *Nolanaceae* no están aún bien diferenciadas morfológicamente.
- 2.— Considero más justificada la afinidad con *Solanaceae*.
- 3.— La génesis del fruto, en *Alona* y *Nolana*, sería diferente.
- 4.— La presencia de una "excrecencia axial" en *Alona filifolia* (H. et A.) Johnst., constituye un carácter taxonómico nuevo a nivel de Género o Sección.
- 5.— El desarrollo del eje floral en la base del gineceo observada en *Nolana galapagensis* (Christoph.) Johnst., puede ser interpretado como un ginoforo.
- 6.— *Nolana leptophylla* (Miers) Johnst. presenta una estivación del cáliz valvar-reduplicada.
- 7.— El estrofiolo observado en las semillas de *Nolana baccata* (Lindl.) Dunal desempeñaría el mismo papel que el asignado por Teresa di Fulvio (1969) para *Nolana paradoxa* Lindl.
- 8.— La diferenciación de las especies de *Nolanáceas*, requiere de un estudio sistemático utilizando todas las técnicas modernas.

#### MATERIAL ESTUDIADO

Sólo citaré algunos ejemplares seleccionados de las especies a que se hace una alusión expresa en el trabajo.

1.—*Nolana galapagensis* (Christoph.) Johnst.

Ecuador. Indefatigable Island. Turtle Bay. On the sand banks at the shore, rare 1 m. high shrubs. Did not see it in other places on the island or on other islands, leg. Rorud 15, I-1927 (0); Indefatigable Island. Sea level, sand dunes 3 miles west of Academy Bay, a low bush 2'-4' high, with woody stems and thick succulent leaves, no inflorescence could be found at this date, leg. Taylor 97, 24-III-1939 (K); North Seymour Island. Densely branched, broad shrub 3 ft. tall, growing on rocks near the surf.; leaves juicy, thick, corolla white, leg. Howell 10002, 12-VI-1932 (GH).

2.—*Alona filifolia* (H. et A.) Johnst.

Chile. Prov. Coquimbo. Coquimbo, leg. Macrae, X-1825 (CGE) (K) (G); Depto. Serena: ca. 60 Km. north of La Serena. Rocky slopes, open, sparse vegetation, alt. ca. 100 m., bush 0,3-0,4 m., fl. deep blue, throat white, leg. Worth-Morrison 16321, 1-XI-1938 (K) (GH); Bahía La Herradura, leg. Saá 481, 22-IX-1963 (UCHV).

3.—*Alona balsamiflua* Gaud.

Chile. Prov. Antofagasta. Depto. Tocopilla: Cobija, leg. Gaudichaud 7, 1836 (GH) (P) (G); Cobija, leg. D'Orbigny 275, IV-1830 (P) (G).

4.—*Alona stenophylla* (Johnst.) Johnst.

Chile. Prov. Antofagasta. Depto. Taltal: vicinity of Aguada de Cardon, ca. lat. 24°45' S.. Rocky bushy plain at mouth of quebrada, loose, low, spreading shrub 1,5-3 dm. tall, 3-12 dm. broad, plant light, green, flowers blue, leg. Johnston 5272, 30-XI-1925 (GH).

5.—*Nolana crassulifolia* Poeppig.

Chile. Prov. Atacama. Depto. Copiapó: Caldera, sand and shell conglomerate near coast, full sun, 10 m, leg. Beetle 26114, 19-II-1939 (G) (GH).

Prov. Valparaíso: ubique prope Concón, leg. Poeppig 67, 1827 (W) (P); Valparaíso, orillas camino de Viña del Mar a Concón, sobre las rocas, leg. Pirion 265, 21-II-1930 (GH) (P) (W).

6.—*Nolana paradoxa* Lindl.

Chile. Chili, leg. Place, 1823 (CGE).

Prov. Valparaíso, Depto. Valparaíso: Quintero, al N. de Valparaíso, leg. Looser 2083, 19-IX-1931 (UCHV); Quintero, leg. Bertero 1183, 1829 (P) (G); Las Cruces, 70 Km. south of Valparaíso, on the coast, roadway of sand and gravel near ocean, very dry conditions, alt. 10 m, perennial herb from a fleshy root, sprawling. Fl. dark, but bright blue. Perhaps introduced but a charming plant, very floriferous and not succulent, leg. Goodspeed 23314, 7-I-1939 (GH) (K) (G).

7.—*Nolana salsoloides* (Lindl.) Johnst.

Chile. Prov. Antofagasta. Depto. Taltal: Taltal, 400 m., leg. Werdermann 834, X-1925 (G) (GH); 10 Km. E. of Taltal, Qda. de



Taltal, rocky slopes, flats, scree, 50-300 m., leg. Worth-Morrison 15787, VI-1941 (G) (GH); Sierra Esmeralda, along trail between Posado Hidalgos and Qda. Cachina, vía Portezuelo de Mina Carola, ca. lat. 25°50', long 79°37' W, leg. Johnston 5675, 14-XII-1925 (GH).

8.—*Nolana leptophylla* (Miers) Johnst.

Chile. "Cobija, Iquique et Arica", leg. Cumming 956, 1831 (K) (CGE).

Prov. Antofagasta, Cobija, leg. Gaudichaud 6, 1836 (P) (GH).

Prov. Atacama, Depto. Chañaral: Chañaral bajo, Desert Atacama, leg. Philippi, 1860 (W); Depto. Copiapó: cord. Maricanga, in der Gängen, Qda. Puquios von 800-2.000 m verbreitet, alt. ca. 1.800 m, leg. Werdermann 454, X-1924 (GH) (S) (G).

9.—*Nolana peruviana* Gaud.

Chile. Prov. Antofagasta. Tocopilla, leg. Jaffuel 2517, IX-1931 (GH); Cobija, leg. Gaudichaud 8, 1836 (P) (FI) (G); Depto. Antofagasta: Quebrada La Chimba, leg. Ballesteros 1877, 4-VII-1967 (UCHV).

10.—*Nolana parviflora* (Phil.) Phil.

Chile. Prov. Atacama. Chañaral, sandy back beach, full sun, alt. 5 m., perennial herb 1 or 2 m. fl. white, leaves and stem fleshy, abundant, leg. Beetle 26153, 22-II-1939 (GH); Depto. Copiapó: Caldera, leg. Philippi, II-1888 (K); Monte Amargo, alt. ca. 200 m., leg. Werdermann 460, X-1924 (S) (GH) (G).

11.—*Nolana pterocarpa* Phil.

Chile. Prov. Atacama, Depto. Copiapó: Caldera, leg. Philippi, II-1888 (K); Piedra Colgada, leg. Philippi, IX-1885 (GH); vicinity of Copiapó, ca. 370 m. alt., sand in quebrada just northwest of depot. Decumbent annual with campanulate blue corollas, leg. Johnston 5029, 20-XI-1925 (GH).

12.—*Nolana baccata* (Lindl.) Dunal.

Chile. Prov. Atacama. Depto. Copiapó: Monte Amargo, alt. ca. 200 m., common. Corolla volute or rarely bluish, plant somewhat viscid, branches few or none, leaves not very fleshy, leg. Werdermann 444, X-1924 (GH) (K) (S) (G); La Travesía, S. de Copiapó, leg. Villagrán 1269, 11-X-1965 (UCHV).

Prov. Coquimbo: Coquimbo, leg. Bridges 1322, 1842 (CGE) (FI).

13.—*Nolana acuminata* Miers.

Chile. Prov. Antofagasta: in der Felswüste des Küstengebirges von Antofagasta, ca. 300 m., leg. Herzog 2457, IX-1911 (W) (S).

Prov. Atacama. Depto. Chañaral: vicinity of Puerto de Chañaral, hills back of El Barquito, ca. lat. 26°23' S., gravelly benches near crests, infrequent, prostrate or decumbent, corolla whitish, succulent herb, leg. Johnston 4769, 29-X-1925 (GH).

Prov. Coquimbo. Depto. Ovalle: ca. 26 Km. from Ovalle, road to Cerrillos, alt. ca. 500 m., perennial herb 0,1 m., fl. deep blue, throat white, yellow at base. Leaves and stems pubescent succulent, lower ones undulate, root fleshy, leg. Worth et Morrison 16411, 9-XI-1938 (K) (GH) (G) (S).

14.—*Nolana foliosa* (Phil.) Johnst.

Chile. Tarapacá, leg. Philippi, II-1888 (K).

15.—*Nolana clivicola* (Johnst.) Johnst.

Chile. Prov. Antofagasta. Depto. Tocopilla: steep hillside ca. 6 Km. N. of Port and about opposite Caleta Duendes rocky slope in *Cereus* belt, bush in rocky place, leg. Johnston 6307, 18-X-1925 (GH); Tocopilla, leg. Jaffuel 2513, IX-1931 (GH); Taltal, leg. Jaffuel 2596,

#### AGRADECIMIENTOS

Mis agradecimientos al Prof. Dr. Werner Rauh y al Dr. Hans F. Schölch por la inapreciable asesoría brindada durante mi estadía de perfeccionamiento, en el Instituto de Botánica Sistemática de la Universidad de Heidelberg de la Rep. Federal Alemana. También expreso mi reconocimiento a la Dra. Alicia Lourteig por su constante preocupación y orientación en la investigación, realizada en el Laboratorio de Fanerogamia del Museo de Historia Natural de París. Además, doy las gracias a los conservadores de los herbarios consultados por las facilidades prestadas.

Mis investigaciones fueron realizadas en Alemania gracias a una beca de perfeccionamiento del "Deutscher Akademischer Austauschdienst, D.A.A.D." y en Francia gracias a una beca del "Centre International des Stages, C.I.S.". Agradezco al Prof. Héctor Etcheverry D. por la revisión del manuscrito, y a la Prof. María E. Alfaro por su aporte en el estudio anatómico.

#### BIBLIOGRAFIA

- Baehni, Ch. 1946. L'ouverture du bouton chez les fleurs de Solanées. *Candollea* 10:339-494.
- Baillon, H.E. 1888. *Histoire des plantes* 9:312-314, 352-353. Paris.
- Bentham, G. et Hooker, J.D. 1873. *Genera Plantarum*. 2(2):879-880. London.
- Bocquet, G. 1959. The *Campylotropus* Ovule. *Phytomorphology* 9(3):224-227.
- Brandt, W. 1938. Anatomische Untersuchung der Nolanaceen-Gattungen *Alona* Lindl. und *Dolia* Lindl.. *Bot. Jahrb. Syst.* 69(1):149-219.
- Brongniart, A. 1843. Enumeration des genres des plantes... 55. Paris.
- Buchwald, R. 1949. *Goethezeit und Gegenwart* 334-338. Stuttgart.
- Christophersen, E. 1931. A collection of plants from the Galapagos Islands. *Nyt Mag. Naturvidensk.* 70:67-95.
- Davis, G.L. 1966. *Systematic Embryology of the Angiosperms* 187. New York.
- Desfontaines, R.L. 1804. *Tableau de l'école de botanique du Muséum d'Histoire Naturelle* ed. 1:73. Paris.

- Desfontaines, R.L. 1815. Id., ed. 2:87. París.
- Di Fulvio, T.E. 1969. Embriología de *Nolana paradoxa* (Nolanaceae). Kurtziana 5:39-54.
- Di Fulvio, T.E. 1971. Morfología floral de *Nolana paradoxa* (Nolanaceae), con especial referencia a la organización del gineceo. Kurtziana 6:41-51.
- Don, G. 1837. A General System of Gardening and Botany . . . , 4: 399, 479-480. London.
- Dumortier, B.C. 1829. Analyse des familles des plantes . . . 24.
- Dunal, F. 1852. Solanaceae, in De Candolle A.P. Prodrromus systematis naturales regnis vegetabilis 13(1):3, 8-21. París.
- Durand, Th. 1888. Index generum phanerogamarum 286-287. Bruceles.
- Eichler, A.W. 1875. Blütendiagramme 1:206. Leipzig.
- Endlicher, St. 1839. Genera Plantarum 655. Wien.
- Ferreyra, R. 1961. Revisión de las especies peruanas del género *Nolana* (Nolanaceae). Mem. Mus. Hist. Nat. "Javier Prado" 12:1-71.
- Font Quer, P. 1953. Diccionario de Botánica. Barcelona.
- Gaudichaud, Ch. 1852. Voyage autour du monde sur la corvette La Bonite pendant les années 1836 et 1837 (Explication et description des planches de l'atlas par Ch. d'Alleizette), p. 73-87, tab. 8, 28, 33, 101-113. París.
- Goebel, K. 1923. Organographie der Pflanzen, 2ª ed., 3. Jena.
- Hallier, H. 1898. Bausteine zu einer Monographie der Convolvulaceen. Die irrtümlich der Familie Convolvulaceen zugewiesenen Angehörigen anderer Pflanzenfamilien. Bull. Herb. Boissier 6:720-724.
- Hartl, D. 1962. Die morphologische Natur und die Verbreitung des Apical-septums. Beitr. Biol. Pflanzen 37(2):241-330.
- Hooker, W.J. and Arnott, G.A.W. 1841. The Botany of Captain Beechey's Voyage . . . , London (Reimpr. 1965, Weinheim).
- Hummel, K. u. Staesche, K. 1962. Die Verbreitung der Haartypen in den natürlichen Verkantschaftsgruppen. In: W. Zimmermann et P.G. Ozenda, ed. Handbuch der Pflanzenanatomie 4(5):225, 234, 240. Berlin.
- Hutchinson, J. 1959. The families of flowering plants 1:486-487. Oxford.
- Johnston, I.M. 1936. A study of the Nolanaceae. Contr. Gray Herb. 112:1-83.
- Jussieu, A.L. de 1789. Genera plantarum 132 (Reimpr. 1964, Weinheim).
- Köhler, A. 1968 a. Beiträge zur Kenntnis der ephemeren Vegetation am Südrand der Atacama-Wüste (Chile). Ber. Deutsch. Bot. Ges. 80(1967):563-572.
- Köhler, A. 1968 b. Pflanzensoziologische Untersuchungen in der blühenden Atacama-Wüste. Umschau Wiss. Techn. 1968(2):59-60.
- Lemaire, Ch. et Van Houte, L. 1845. Flore des serres et des jardins de l'Europe 1:68. Gent.
- Lindley, J. 1853. The vegetable kingdom, ed. 3, 654. London.
- Lubbock, J. 1892. A contribution to our knowledge of Seedlings 2:267-273, 288-290. London.
- Maheshwari, P. 1963. Recent advances in the embryology of Angiosperms 193, 214. Delhi.
- Martius, K. 1835. Conspectus regni vegetabilis . . . 21. Nürnberg.
- Metcalfe, C.R. and Chalk, L. 1957. Anatomy of the Dicotyledons 2:955-964. Oxford.
- Miers, J. 1845. Contributions to the Botany of South America. London J. Bot. 4:365-371, 498-515.
- Mirande, M. 1922. Sur l'origine morphologique du liber interne des Nolanacées et la position systematique de cette famille. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 175:375-376.
- Netolitzky, F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen. In K. Lindsbauer, ed.. Handbuch der Pflanzenanatomie 10(3):279, 320. Berlin.
- Philippi, R.A. 1860. Reise durch die Wüste Atacama, auf Befehl der chilenischen Regierung im Sommer 1853 und 1854 unternommen 9:43-45.

- Pritzel, G.A. 1950. Thesaurus literaturae botanicae. Milano.
- Rosen, W. 1947. The female gametophyte in *Nolana* and endosperm development in Tubiflorae. Bot. Not. 4:372-382.
- Saunders, E.R. 1936. On certain unique features of the gynoecium in Nolanaceae. New Phytol. 35:423-430.
- Schimper, A.F.W. 1881. Über die Kristallisation der eiweissartigen Substanzen. Zeitschrift f. Krystallogr. 5:131-168.
- Schlepegrell, G. von. 1892. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Tubifloren. Bot. Centralbl. 50(2):33-39.
- Solereder, H. 1899. Systematische Anatomie der Dicotyledonen . . . 648-650. Stuttgart.
- Takhtajan, A. 1959. Die Evolution der Angiospermen 254. Jena.
- Troll, W. 1964. Die Infloreszenzen 1:482-484. Stuttgart.
- Troll, W. 1969. Die Infloreszenzen 2:222-225. Stuttgart.
- Wettstein, R. 1895. Nolanaceae. In A. Engler u. K. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien 4(3b):1-4. Leipzig.
- Wiggins, I.L. and Porter, D.M. 1971. Flora of the Galápagos Islands 17-18, 42, 414-415. California.