

Lagascalia 15 (Extra): 181-189 (1988).

LA POSICION SISTEMATICA  
DE PAPAVER ARGEMONE L.:  
INTERES EVOLUTIVO DEL ORDEN PAPAVERALES (1)

C. MORALES TORRES, R. MENDOZA CASTELLÓN & A. T. ROMERO  
GARCÍA

Departamento de Biología Vegetal. Facultad de Ciencias. Universidad de  
Granada.

**Resumen.** Se propone una nueva combinación para *Papaver argemone* L.: *Roemeria argemone* (L.) comb. nov. Se ha realizado un estudio comparativo de flores, frutos y polen en las especies mediterráneas del orden Papaverales, haciendo hincapié en su interés evolutivo.

**Summary.** A new combination, *Roemeria argemone* (L.) is proposed for *Papaver argemone* L. A comparative study is being carried out on flowers, fruits and pollen of species of *Papaverales* which are distributed in the Mediterranean region with a view to analyse their evolutionary relationships.

INTRODUCCION

El área de distribución del orden *Papaverales*, extendida ampliamente a través de las regiones templadas y frías del Hemisferio Norte, con algunas disyunciones acusadas hacia el Hemisferio Sur, nos pone de manifiesto un origen muy antiguo del grupo cuyo área debió ser mayor en épocas pasadas.

Su antigüedad está también apoyada por las teorías de evolución cromosómica. A la vista de los números básicos encontrados para sus miembros (5, 6, 7, 8, 10, 11), cabe decir que se trata de un grupo muy antiguo del que probablemente sólo nos hayan llegado los finales de serie de cada una de las

---

(1) Realizado en el marco del proyecto de investigación ref. PB850388 subvencionado por la CAICYT.

líneas de evolución, habiéndose perdido muchos de los pasos intermedios, que quizás enlazarían unos grupos con otros, permitiendo establecer una línea filogenética exacta.

Los intentos de clasificación en el grupo se han basado fundamentalmente en la organización de la flor y fruto, caracteres de un gran significado no sólo para establecer su sistemática, sino para comprender las relaciones mutuas entre sus componentes. No obstante, en trabajos recientes sobre Fumariaceas (RYBERG, 1960) se atiende también a caracteres vegetativos y cromosómicos.

Debido a su antigüedad el orden *Papaverales* conserva una serie de caracteres primitivos y de formas intermedias de los distintos caracteres taxonómicos, lo que nos permite establecer diferentes «series tipológicas» que ayudan a comprender el proceso evolutivo sufrido por las *Papaverales*, hecho que las hace especialmente interesantes.

En este artículo se considera la separación del orden en dos familias.

## MATERIAL Y METODOS

Para el estudio comparativo de los distintos géneros del orden *Papaverales* se ha consultado el material depositado en los herbarios GDA, GDAC y MA, así como, el del género *Roemeria* (*R. refracta* y *R. dodecandra*) del herbario G.

Del material estudiado se han elegido como caracteres más representativos la flor, fruto y polen. Para este último se ha seguido el método acetolítico de ERDTMAN (1960), observándose a microscopía óptica y electrónica de barrido.

## RESULTADOS

### *Polen*

Desde el punto de vista polínico la familia *Papaveraceae* en sus géneros mediterráneos, presenta pólenes relativamente homogéneos (Fig. 1), ya que los tipos colgado y pantoporado (Fig. 1, L,M) con granos siempre isopolares son los más abundantes. El más generalizado es el tricolgado, existiendo algunas especies con polen exalcolgado, por lo que resulta una excepción el tipo pantoporado que aparece en el género *Roemeria*, cuyo número de poros

oscila de 6 a 12 (LAYKA, 1976; KALIS, 1980; CANDAU & FERNÁNDEZ-PANIAGUA, 1985; etc.).

En la familia *Fumariaceae* (Fig. 2) se presentan pólenes tricolpados (*Dicentra* y *Corydalis*), exacolpados (*Sarcocapnos*, Fig. 2 L-0 y *Ceratocapnos*), irregularmente aperturados o incluso pantoporados. Todos ellos isopolares a excepción de *Sarcocapnos* y *Ceratocapnos* que los poseen heteropolares. Las diferencias polínicas son tan elevadas que cada género posee prácticamente un tipo polínico diferente, llamando la atención el de *Fumaria* (Fig. 2, A-F) con 6 a 12 poros o el de *Platycapnos* (Fig. 2, G-K) con polen diversamente aperturado.

En *Hypecoum* (Fig. 1, N-P) destaca la existencia de polen bicolpado, de colpos largos, completamente simétricos pero que nunca llegan a formar un colpo continuo.

La presencia de polen pantoporados en *Papaver argemone*, propio del género *Roemeria* y extraño en el género *Papaver*, hizo que fijáramos en ella nuestra atención, por lo que se ha realizado un estudio detallado de los caracteres taxonómicos elegidos. Estos han sido comparados con los de *Roemeria hybrida* (L.) DC., *R. dodecandra* (Forsk.) Stapf y *R. refracta* DC., estas últimas de la región mediterránea oriental.

Todo ello nos permite establecer ciertas afinidades morfológicas entre *Papaver argemone* y estos taxones, además de la ya mencionada semejanza polínica.

Dichas afinidades pueden resumirse como sigue:

1. La zona de inserción de los estambres en el receptáculo floral, amplia en el género *Papaver*, se muestra muy reducida en las especies del género *Roemeria*, carácter que también aparece en *P. argemone*.
2. La cápsula oblongo-cilíndrica o largamente claviforme de *P. argemone* (Fig. 3, C) en la que destacan claramente aperturas mediante dientes apicales y tantos nervios como estigmas, recuerda a la cápsula silicuíforme dehiscente en valvas desde el ápice de *Roemeria* (Fig. 3, D).
3. El estigma con número reducido de radios (4-6) en *P. argemone* y sobre todo que forman un disco convexo con lóbulos carinados, resulta similar al de *Roemeria*.
4. El indumento de la cápsula, diferente al que recubre los órganos vegetativos, lo constituyen cerdas engrosadas en la base más o menos aplicadas.
5. Las semillas oblongo-reniformes, areolado-reticuladas son comunes entre *P. argemone* y las especies del género *Roemeria*.

*Roemeria hybrida* (L.) DC. tiene en común con *P. argemone* la inserción de los estambres, disposición y morfología de los estigmas, así como, el indumento de la cápsula.

*R. dodecandra* (Forsk.) Stapf de cápsulas tan anchas como el pedúnculo y mucho más cortas que éste con cerdas en toda su superficie, parece ser la especie de *Roemeria* cuyo fruto se acerca más al de *P. argemone*.

*R. refracta* DC. posee pétalos de color rosado, tamaño variable y provistos de mancha negra en la base, que recuerdan a los de *Papaver argemone*.

A la vista de los caracteres comentados parece aconsejable la inclusión de *P. argemone* en el género *Roemeria*.

***Roemeria argemone* (L.) Morales Torres, Mendoza & Romero García, comb. nova.**

*Papaver argemone* L., *Sp. Pl.* 506 (1753).

## DISCUSION

El análisis de los caracteres taxonómicos elegidos nos han permitido establecer las siguientes consideraciones sobre el desarrollo evolutivo en el orden *Papaverales*.

### *Flores*

Inicialmente grandes, poliníferas y poco especializadas llegan a través de casos intermedios hasta flores de extremada especialización.

La flor del género *Hypecoum* puede representar un paso entre las flores primitivas de *Papaveraceae* y las mucho más especializadas de *Fumariaceae*. En esta última familia, la flor aunque con una misma estructura básica en el androceo, la corola puede sufrir modificaciones en cuanto al tamaño y morfología del pétalo espolonado, mostrándose más variada y por consiguiente con mayor valor taxonómico que en la familia *Papaveraceae*, donde es relativamente uniforme.

### *Frutos* (Fig. 3).

De igual forma que las flores, los frutos del orden *Papaverales*, muestran distintos grados de desarrollo a partir de formas iniciales muy primitivas, siguiendo líneas de evolución similares a las de otros grupos sistemáticos.

El tipo más arcaico es un polifolículo, presente en el género americano

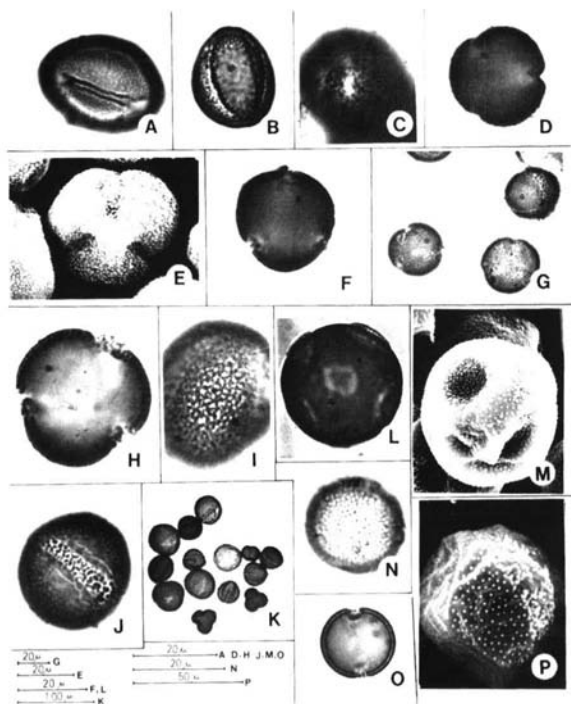


Fig. 1. Diversidad polínica en la familia *Papaveraceae*: A, *P. dubium*; B, *P. pinnatifidum*; C, D, *P. rhoeas*; E, F, *P. lapeyrousianum*; G, *Chelidonium majus*; H, I, J, *Glaucium corniculatum*; K, *G. flavum*; L, *Roemeria hybrida*; M, *R. argemone*; N-P, *Hypecoum procumbens*.

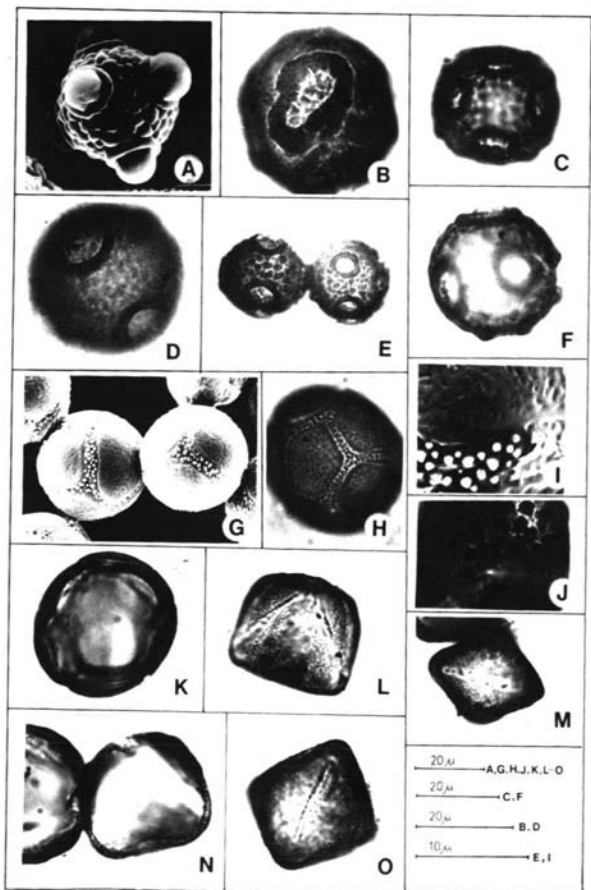


Fig. 2. Diversidad polínica en la familia Fumariaceae: A, *Fumaria capreolata*; B *F. officinalis*; C, *F. parviflora*; D, *F. densiflora*; E, *F. capreolata*; F, *F. faurei*; G-I, K, *Platycapnos saxicola*; J, *P. spicata*; L, N, O, *Sarcocapnos crassifolia*; M, *S. enneaphylla*.

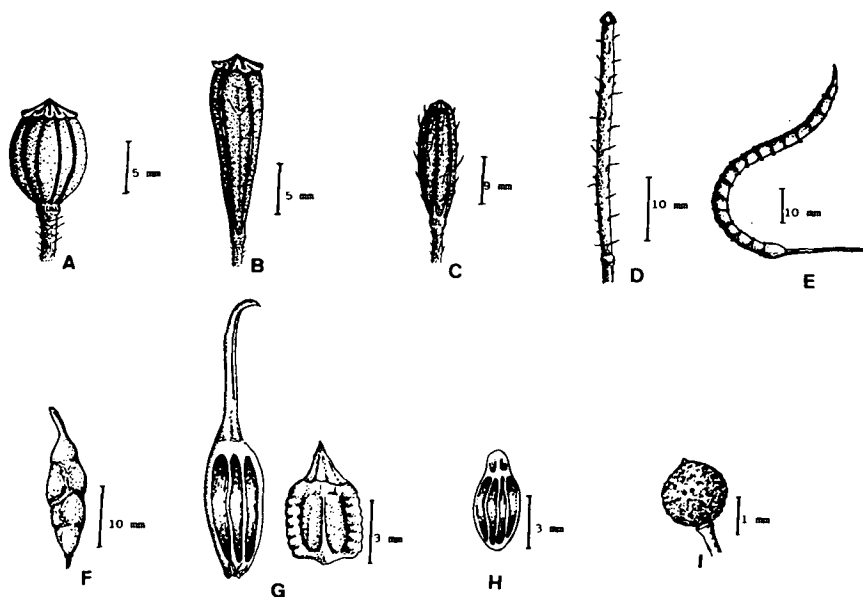


Fig. 3. Tipos de frutos en: Familia *Papaveraceae*. A, *Papaver rhoeas*; B, *P. pinnatifidum*; C, *Roemeria argemone*; D, *R. dodecandra*; E, *Hypocoum imberbe*. Familia *Fumariaceae*. F, *Corydalis* sp.; G, *Ceratocarpus heterocarpa*; H, *Sarcocarpus crassifolia*; I, *Fumaria* sp.

*Platystemon* de las *Papaveraceae*, familia en la que el fruto más generalizado es una cápsula con dos o más carpelos, polisperma y con dehiscencia poricida, por dientes apicales o valvas; éstas tienden a hacerse silicuiformes y en último término se fragmentan en artejos monospermos.

En la familia *Fumariaceae* el fruto inicial es una cápsula polisperma en *Corydalis*, pero en el resto de los géneros existe una reducción en el número de semillas que corre paralela a su transformación en frutos indehiscentes de tipo nuciforme. (Fig. 3, F-I).

Respecto al fruto cabe destacar:

1. En los frutos de las *Papaveraceae* estudiadas nunca existe reducción en el número de semillas, generalmente son cápsulas aunque de distinta morfología y tipo de dehiscencia.

2. Del estudio comparativo de las cápsulas en la familia *Papaveraceae*, se deduce la presencia de formas intermedias entre las poricidas del género *Papaver* y las alargadas y silicuiformes (Fig. 3, A-D); progresión que corre

paralela a la reducción del número de estigmas y disposición de los mismos. El caso más significativo nos lo ofrece *Roemeria argemone* de cápsula clavada u oblongo-cilíndrica dehiscente mediante dientes apicales y donde las suturas están claramente marcadas, representando un paso anterior a la dehiscencia valvar de las demás especies del género *Roemeria*.

3. *Ceratocarpus heterocarpa*, de dispersión mediterráneo-occidental, nos muestra la reducción en el número de semillas, presentando dos tipos de frutos (Fig. 3, G). Así mismo, *Sarcocarpus baetica* subsp. *integrifolia* representa una excepción dentro del género con una sola semilla.

4. Respecto a la reducción del número de semillas y formación de frutos nuciformes, que presentan su forma más típica en el género *Fumaria*, las Fumariaceas mediterráneas han prosperado más que las asiáticas y que las Papaveraceas.

### *Polen*

A la vista de los datos que se poseen resulta complicado explicar las posibles progresiones de los tipos polínicos presentes en este orden y es muy difícil hacer derivar unos tipos de otros, por lo que hay que buscar el origen de ellos en un grupo ancestral. ¿Qué tipo polínico tendría este grupo ancestral?, ¿por quién estaría formado? Ambas respuestas deben basarse en meras hipótesis que sin embargo están apoyadas por otras estudiadas ya en grupos más primitivos de la base del tronco filético del orden *Papaverales*. WALKER (1974), así como otros autores, explican la variabilidad polínica como evolución a través de un polen inaperturado procedente de otro más primitivo.

En el orden *Papaverales*, la única especie de Papaveraceas que posee polen inaperturado y tricolpado es *Romneia coulteri* (ERDTMAN, 1971), taxón californiano cuyos caracteres morfológicos parecen primitivos. La base de la evolución morfológica del polen pudo partir de un polen inaperturado, todavía presente en *Romneia*, pudiendo derivar de él los diferentes tipos polínicos: de una parte los tricolpados, representados en nuestra flora por los de *Papaver* (Fig. 1, A-F), *Glaucium* (Fig. 1, H-I) y *Chelidonium* (Fig. 1, G), géneros que morfológicamente representan claras progresiones en flores y sobre todo en frutos. El polen pantoporado admitido como un tipo de evolución paralela al colpado, se presenta en el género *Roemeria* (Fig. 1, L-M), razón que hizo fijar nuestra atención en *Papaver argemone* (= *Roemeria argemone*).

La idea de que el género *Hypecoum* (Fig. 1, N-P) fuese considerado por algunos autores como la base que daría lugar a la familia *Fumariaceae* por



sus caracteres florales, no parece respaldada si se tiene en cuenta el polen bicolorado de sus especies.

El desconocimiento del 80% de los tipos polínicos en *Corydalis*, nos plantea serias dudas sobre la evolución del resto de los tipos polínicos en *Fumariaceas*, aunque quizás, el posible origen haya que buscarlo en algún taxón que como *Romeneia* poseyera polen inaperturado.

Por ello comparando los distintos caracteres taxonómicos utilizados en el estudio de las *Papaverales* mediterráneas y de acuerdo con RYBERG (1960: 235) pensamos que este orden representa un buen ejemplo de «evolución reticulada».

**Agradecimientos.** Queremos expresar nuestro agradecimiento a los conservadores de los herbarios consultados.

## BIBLIOGRAFIA

- CANDAUI, P. & I. FERNÁNDEZ-PANIAGUA (1985) Polen en Papaveraceae de Andalucía Occidental. *An. Asoc. Palinol. Leng. Esp.* 2: 25-34.
- ERDTMAN, G. (1960) The acetolysis method. *Svensk. Bot. Tidskr.* 54: 562-564.
- (1971) *Pollen morphology and plants taxonomy (Angiosperms)*. New York. Hafner Publishing Company.
- KALIS, A. J. (1980) Papaveraceae. In W. PUNT & G.C.S. CLARKE (eds.) *The Northwest European pollen Flora*. Amsterdam. Elsevier.
- LAYKA, S. (1976) *Les methodes modernes de la palynologie appliquées à l' étude des Papaverales*. Thèse d' Etat. Montpellier.
- RYBERG, M. (1960) A morphological study of the Fumariaceae and the Taxonomic significance of the Characters Examined. *Act. Horti Berg.* 19: 121-248.
- WALKER, J.W. (1974) The pollen of primitive Angiosperms. *Amer. J. Bot.* 61(10): 1112-1136.