

HISTOLOGIA COMPARADA DE ESPECIES DE CARIOFILACEAS. HIPOTESIS SOBRE LA ONTOGENIA DEL TALLO

M. T. ALONSO BEATO *

RESUMEN: En el presente trabajo se realiza el estudio histológico comparado del tallo y las hojas de especies de los géneros *Bufoia*, *Dianthus*, *Ortegia* y *Silene*. Se han identificado meristemos laterales intra y extravasculares que parecen determinar el crecimiento en grosor del tallo de estas especies. Se describe la fisiología de los mismos proponiendo un modelo de crecimiento.

SUMMARY: The present work describes the results of a comparative histological study of the stem and leaves of species of the genus *Bufoia*, *Dianthus*, *Ortegia* and *Silene*. Intra and extravascular meristems are identified which apparently determine the thickness of stem growth of these species. A description is made of their physiology and a model to explain their growth characteristics is proposed.

KEY WORDS: *Dianthus*, *Ortegia*, *Silene*, histology, lateral meristems, ontogenetic development.

INTRODUCCION

La familia Caryophyllaceae incluye plantas polimorfas de amplia ubicuidad, cuyas características han llamado la atención de numerosos autores quienes, mediante sus investigaciones han aportado datos de interés taxonómico. Merecen mención los estudios de WARWICK y MARRIAGE (1982 a, 1982 b) sobre morfología y adaptabilidad, las referencias estructurales de METCALFE y CHALK (1950), BISALPUTRA (1961). Los trabajos palinológicos de SKVARLAY NOWICKE (1976), CHINNAPPA y MORTON (1984). Los de biogénesis y evolución de MABRY (1977), etc.

* Dpto. de Citología e Histología Vegetal y Animal. Facultad de Biología. Salamanca.

En el presente trabajo se realiza el estudio histológico comparado de especies de esta familia.

MATERIAL y METODOS

El material empleado para el presente estudio lo constituyen los tallos y las hojas de especies de *Bufonia* L. (*Bufonia macropetala* Willk.), *Dianthus* L. (*D. armeria* L., *D. hispanicus* Asso, *D. silvestris* Wulfen in Jack), *Ortegia* L. (*O. hispanica* L.), *Silene* L. (*S. vulgaris* (Moench) Garcke, *S. rupestris* L., *S. saxifraga* L.) recogidas en la provincia de Salamanca.

El tratamiento de las muestras se hizo de acuerdo con el protocolo descrito ya por ALONSO BEATO & al. (1984).

RESULTADOS: CARACTERISTICAS HISTOLOGICAS

1. ***Bufonia macropetala*** (cf. ALONSO BEATO, 1986).

2. ***Dianthus* sp. pl.**

Los tallos de *D. armeria*, *D. hispanicus* y *D. silvestris* presentan rasgos estructurales comunes.

La epidermis caulinar, en corte transversal, tiene perfil festoneado. Las paredes de sus células están secundariamente engrosadas. La presencia de esférulas de cera impregnando la cutícula se interpreta como un carácter adaptativo, frecuente en plantas con tendencia a la succulencia y más o menos xerofíticas. Los estomas son diacíticos y los tricomas uni o pluricelulares (salvo en la especie *D. hispanicus*, que es glabra), no glandulares.

El estrato profundo del parénquima cortical se diferencia claramente del resto del clorénquima, al que se yuxtapone en su parte interna un cilindro esclerenquimático pluriestratificado continuo (figs. 1A, 1B).

El cilindro central lo forma una sifonostela ectofloica (con haces medulares en *D. armeria*) y el parénquima medular. En éste se distinguen numerosos elementos cribosos no ligados al sistema vascular (fig. 1C).

Los nudos son unilacunares. En los cortes efectuados a este nivel se observan zonas en las que los tejidos epidérmico y parenquimático se transforman en esclerénquima (fig. 1D).

Las hojas de estas especies poseen una epidermis que no se diferencia sustancialmente de la del tallo para cada una de las especies. Los estomas diacíticos se disponen en las regiones intercostales en suaves depresiones epidérmicas. A nivel de nerviaduras, la epidermis es anastomática, pero presenta tricomas de longitud variable.

El mesófilo está integrado por parénquima en empalizada fundamentalmente, distribuido entre ambas caras del limbo foliar. En la parte media se distingue una banda

delgada de parénquima lagunar. Los haces vasculares van acompañados de un voluminoso casquete esclerenquimático y rodeados de una vaina semejante a las del tallo (fig. 2A).

3. *Ortegia hispanica*

El tallo primario presenta una epidermis monoestratificada, ligeramente impregnada en sales que le confieren el aspecto escarioso. Un parénquima cortical rico en paraplasma, cuyo estrato profundo se diferencia en una banda o endodermis, con perfiles menos nítidos que en *Dianthus* y otros géneros de la familia. Subyace como tejido de sostén un cilindro esclerenquimático irregularmente grueso. En las zonas angulares del tallo, donde alcanza mayor espesor, parecen distinguirse dos porciones delimitadas en el espacio y en el tiempo: una cortical, que se insinúa simultánea y precozmente en varios puntos, y otra vascular perifloemáticas de origen posterior (fig. 2C).

El sistema vascular se dispone en una sifonostela ectofloica regular. El parénquima medular tiende a reabsorberse en las regiones internodales (fig. 2F).

Los nudos son unilacunares.

Cuando comienza el crecimiento secundario, el felógeno perifloemático (fig. 2E) genera los tejidos propios de la peridermis, desplazando hacia la periferia el esclerénquima y los tejidos corticales, los cuales emprenden un proceso de transformación y degeneración perfectamente observables.

Las hojas presentan la epidermis semejante a la del tallo. Los estomas diacíticos se observan en ambas caras del limbo en proporciones parecidas. En el mesófilo se aprecia un claro predominio del parénquima en empalizada sobre el lagunar. Los haces vasculares van acompañados de un casquete esclerenquimático, que adquiere mayor volumen en las nerviaduras secundarias de la vaina (fir. 2G).

4. *Silene* sp. pl.

El tallo de las especies estudiadas (*S. vulgaris*, *S. rupestris*, *S. saxifraga*) presenta las siguientes características comunes:

Está protegido por una epidermis de células voluminosas con paredes uniformemente engrosadas. Se destacan estomas diacíticos y tricomas pluricelulares glandulares (figs. 3A, 3B).

Lo mismo que en *Bufonia*, *Dianthus* y *Ortegia*, el estrato cortical profundo se diferencia morfológicamente del resto del parénquima cortical. Existe también un cilindro esclerenquimático continuo de considerable espesor que bordea el sistema vascular y se acomoda en su parte interna al perfil del mismo, penetrando entre los haces hasta alcanzar el parénquima medular, sin sobrepasarlo (figs. 3A, 3B).

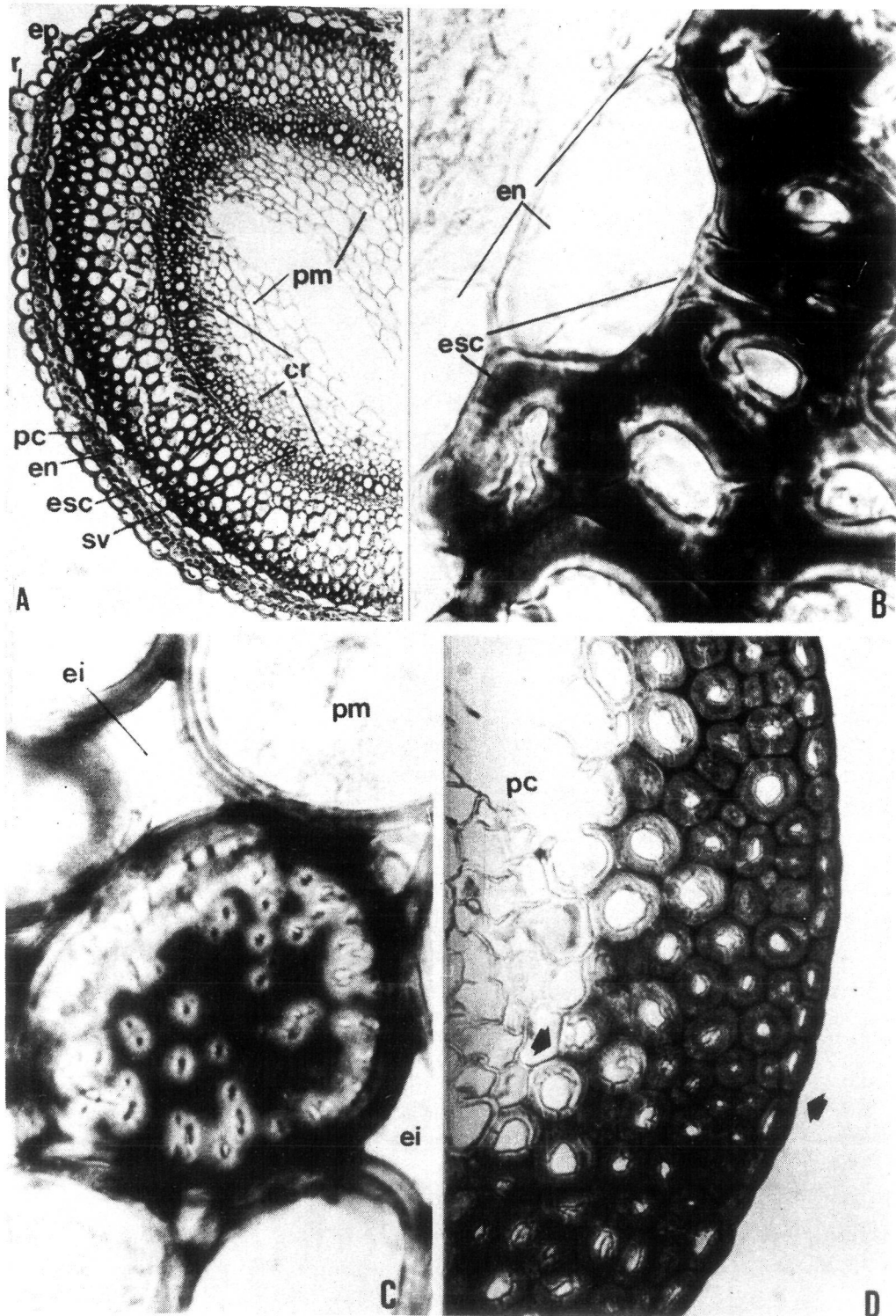


FIGURA 1

A) Corte transversal del tallo de *Dianthus* (250 x) (*ep*: epidermis, *tr*: tricomas, *pc*: parénquima cortical, *en*: endodermis, *esc*: esclerénquima, *sv*: sistema vascular, *cr*: cribas medulares, *pm*: parénquima medular). B) Detalle de la figura anterior (1000 x). C) Cribas medulares (1000 x) (*ei*: espacios intercelulares, *pm*: parénquima medular). D) Tejidos corticales modificados a nivel de nudos.

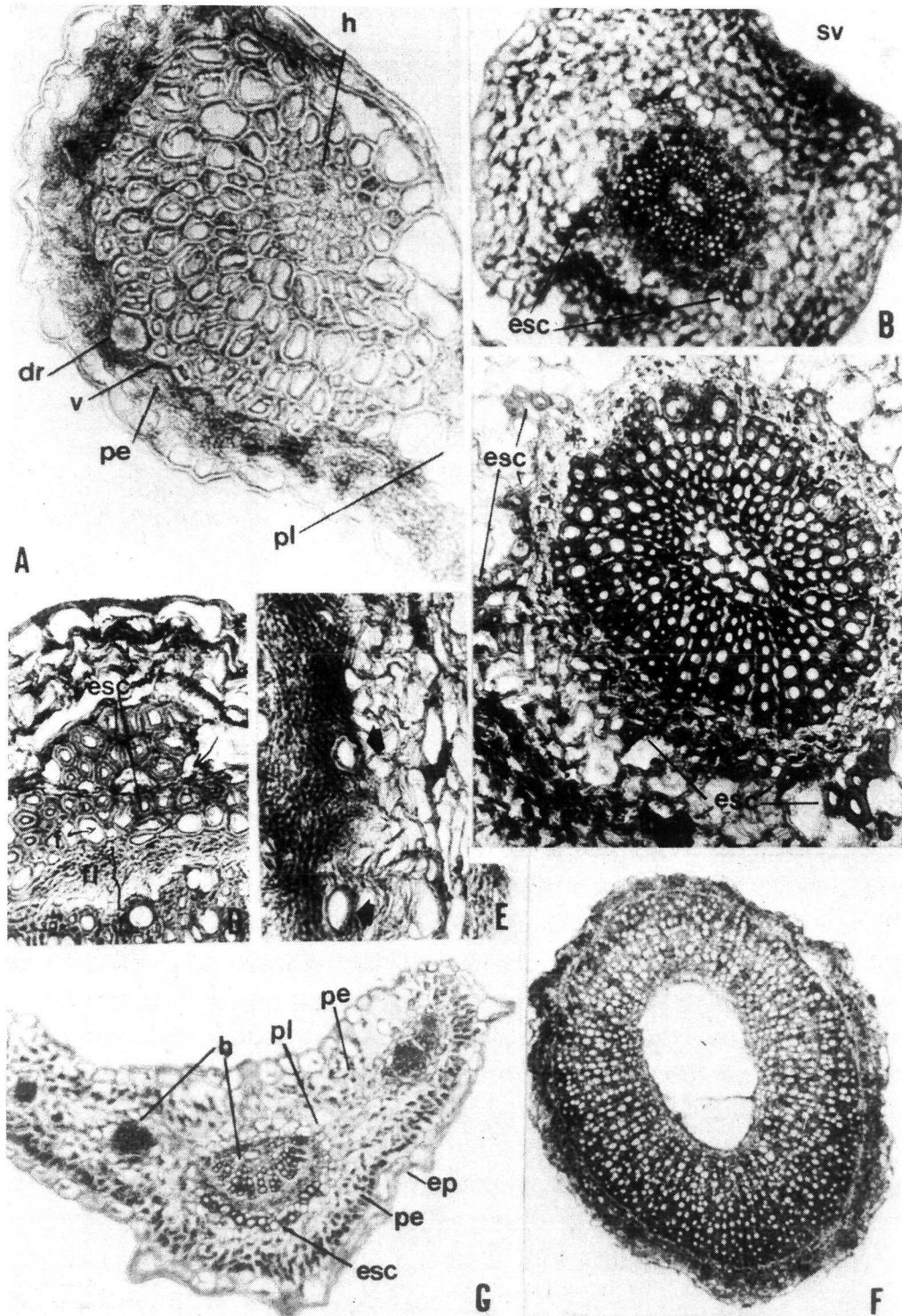


FIGURA 2

A) Nervadura central de la hoja de *Dianthus* (400 x) (ep: epidermis, pe: parénquima en empalizada, v: vaina del haz, dr: drusa, pl: parénquima lagunar, h: haz vascular, esc: esclerénquima). B) Corte transversal de la zona subapical del tallo de *Ortegaia* (250 x) (sv: sistema vascular, esc: esclerénquima). C) ídem (400 x) (esc: esclerénquima cortical). D) Detalle del tallo primario adulto donde se aprecia la delimitación entre el esclerénquima vascular y cortical (f: felógeno, fl: floema). E) Detalle de la peridermis de un tallo secundario de la misma especie. Se señalan elementos felogénicos. G) Tallo secundario (100 x). H) Corte transversal de la hoja (250 x) (ep: epidermis, pe: parénquima en empalizada, pl: parénquima lagunar, h: haces vasculares, esc: esclerénquima, v: vaina).

El sistema vascular lo integran haces colaterales irregulares. Un número importante de elementos cribosos, no ligados a los haces se encuentran en el parénquima medular, en la zona cortical y entre las fibras del esclerénquima (fig. 3B, 3C).

Los nudos son unilacunares. En cortes efectuados a este nivel se observa una modificación de los tejidos parenquimático y epidérmico, semejante a la descrita para *Dianthus* (fig. 1D).

En la zona de transición tallo-raíz el esclerénquima desaparece de forma gradual, observándose sólo vestigios del mismo (grupos de fibras) entre los tejidos peridérmicos (fig. 3D).

Las hojas de *Silene* son eubilaterales típicas (fig. 3E). Los estomas diacíticos se encuentran en ambas caras, fundamentalmente en el envés. Irregularmente distribuidos aparecen los tricomas pluricelulares glandulares. El parénquima en empalizada se dispone en ambas superficies foliares. Surcando el parénquima lagunar, en la parte media del mesófilo, están los haces vasculares colaterales, cada uno de ellos rodeado de la vaina correspondiente. Se aprecian también grandes espacios intercelulares y algunos conductos.

DISCUSION

Del estudio histológico comparado de las especies estudiadas pertenecientes a los géneros *Bufonia*, *Dianthus*, *Ortegia* y *Silene*, se deduce que la estructura del tallo primario de los géneros mencionados responde a modelos diferentes, manteniéndose la unidad morfológica entre las especies del mismo género. Observando los cortes transversales de las zonas internodales, se hallan dos formas fundamentales de distribución de tejidos (especialmente del sistema vascular), que determinan diferentes tipos de simetría: bilateral para *Bufonia*, *Dianthus* y *Ortegia*, y radial para *Silene*.

Sin embargo, se han encontrado en todos ellos los mismos componentes histológicos, aunque con distinto grado de desarrollo, algunas de cuyas características parecen constituir una constante con significación taxonómica. Así se encuentra:

— La epidermis más o menos cutinizada, cuyo grado de impregnación varía según las especies, con estomas diacíticos descritos ya como característicos de las plantas cariofiláceas por METCALFEY CHALK (1950). El tipo de tricomas varía de unas especies a otras.

— El parénquima cortical, cuyo estrato profundo se diferencia del resto del clorénquima como una vaina o endodermis y que, según nuestras observaciones, desarrolla funciones específicas en el espacio y en el tiempo: contribuye al crecimiento en espesor del tallo durante la ontogenia del mismo. Su actividad meristemática cesa cuando el crecimiento primario ha concluido, permaneciendo como tejido diferenciado en el tallo primario de todas las especies estudiadas. Entonces, es frecuente encontrar una gran drusa obstruyendo la luz celular (fig. 2A). En las zonas con crecimiento

secundario la endodermis desaparece, siendo desplazada hacia la periferia junto con los tejidos extrafloemáticos.

— La existencia de un cilindro esclerenquimático continuo, que nosotros interpretamos estelar (no cortical) en las especies de *Bufo*, *Dianthus* y *Silene*, y mixto en *Ortegia*, es una característica común para las mencionadas especies. Este subyace a la endodermis (salvo la parte cortical de *Ortegia*) y se acomoda al perfil del sistema vascular en cada caso. Es multiestratificado y muy desarrollado en *Bufo*, *Dianthus* y *Silene*. Está menos desarrollado en *Ortegia*.

A la vista de las características morfológicas de los elementos que integran este tejido (numerosas punteaduras en las paredes terminales y laterales de las fibras), interpretamos debe desempeñar otras actividades fisiológicas, además de las de sostén, consecuencia del proceso adaptativo.

A nivel de los nudos unilacunares hemos descrito modificaciones tisulares localizadas (transformación de parénquima y epidermis en esclerénquima), no necesariamente vinculadas al desarrollo foliar o rameal. Tal circunstancia no se aprecia en los tallos de *Ortegia*.

El estudio de los cortes seriados de cada una de las especies nos conduce a formular algunas hipótesis sobre el desarrollo ontogenético de las mismas.

Durante el período de crecimiento en grosor del tallo primario, la actividad primordial parece consistir en la generación de elementos celulares que contribuyan a incrementar el perímetro del mismo de forma armónica. Actividad que, según nuestras observaciones, va ligada a varias zonas generatrices, entre las que mencionaremos:

— Un meristemo intravascular que procura el crecimiento estelar, generando floema y xilema.

— Otro meristemo subcortical, coincidente con la vaina o endodermis. Así, se observa que el esclerénquima estelar comienza a esbozarse en las zonas subapicales inmediatas, simultáneamente al sistema vascular. Interpretamos que en etapas posteriores su crecimiento va ligado, de un lado, a la capacidad mitótica y, de otro, a la actividad meristemática de la vaina o endodermis cuyas células, en principio indiferenciadas, mediante divisiones tangenciales polarizadas, incorporan centrífugamente elementos al tejido de sostén susceptibles de sufrir nuevas divisiones radiales, dando lugar a 2, 3, 4, 5 ó 6 células (no hemos observado más), que pasan a engrosar el estrato esclerenquimático subyacente (figs. 1A, 1B), y centripétamente, tejido parenquimático cortical.

En las plantas con crecimiento secundario el felógeno es perifloemático y en su actividad desplaza hacia la periferia el esclerénquima, la endodermis y los demás tejidos corticales (figs. 2E, 3D), los cuales sufren transformaciones sucesivas y terminan desapareciendo como tales. Estos fenómenos de transporte y modificación son observables y constituyen una prueba valiosa cuando se trata de discutir la ubicación del mencionado meristemo secundario.

Las hojas de todas estas especies son eubilaterales de acuerdo con la descripción hecha por autores como WYLIE (1949), WELTON (1929), SHIELDS (1950) y otros. En el mesófilo predomina el parénquima en empalizada que se distribuye entre ambas caras

del limbo foliar. En *Silene* este reparto resulta bastante equitativo. En *Dianthus*, *Bufonia* y *Ortegia* es más abundante en la cara abaxial que en la adaxial. El parénquima lagunar es escaso en todas las especies estudiadas. Los haces colaterales en *Bufonia* y *Dianthus* van acompañados de un casquete esclerenquimático llamativo. En *Silene* y *Ortegia* está menos desarrollado. En todas las especies se distingue una vaina del haz semejante a la endodermis del tallo.

BIBLIOGRAFIA

- ALONSO BEATO, M. T., CUADRADO RODRIGUEZ, M. I., LARA PRADA, J. M., & J. AIJON (1984): Estudio histológico comparado de especies de *Amaranthus* L. *Studia Bot.* 237-246.
- (1986): Características histológicas de *Bufonia macropetala* Willk. *Studia Bot.* 6 (en prensa).
- BISALPUTRA, T. (1961): Anatomical and morphological studies in the Chenopodiaceae II. Vascularization of the seedling. *Aust. J. Bot.* 8: 1-19.
- CHINNAPPA, C. C. & J.K. MORTON (1984): Studies on the *Stellaria longipes* Complex (Caryophyllaceae) - *Biosystematics. Systematic Botany* 9(1):60-73.
- MABRY, T.J. (1977): The Order Centrospermae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 64: 210-220.
- METCALFE, C. R. & L. CHALK (1950): Anatomy of the Dicotyledons II. *Clarendon Press Oxford.*
- SHIELDS, L. M. (1950): Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. *Bot. Rev.* 16: 399-447.
- SKVARLA, J. J. & J. W. NOWICKE (1976): Ultrastructure of the pollen exine in centrosperous families. *Pl. Syst. Evol.* 126: 55-78.
- WARWICK, S. I. & P. B. MARRIAGE (1982 a): Geographical variation in populations of *Chenopodium album* resistant and susceptible to atrazine. *Can. J. Bot.* 60: 483-493.
- (1982 b) Geographical variation in populations of *Chenopodium album* resistant and susceptible to atrazine. II. Photoperiod and reciprocal transplant studies. *Can J. Bot.* 60: 494-504.

(Aceptado para su publicación el 10-II-1.987)