

ANATOMIA REPRODUCTIVA EN *ULMACEAE* SENSU LATO I - ESTRUCTURA Y DESARROLLO DEL FRUTO DE *PHYLLOSTYLON* RHAMNOIDES

Por NILDA DOTTORI¹

Summary The anatomy and development of the fruit of *Phyllostylon rhamnoides* (Poisson) Taubert have been studied. This fruit is a samara with 2 wings; these are unequal in size, originate from both stigmatic branches and contain abundant aerenchymatous tissue. The basal or ovaric part of the samara lacks aerenchyma; its mesocarp shows a stratum of macrosclereids adjoining the endocarp, indicating transference of the protective function from the seed coat to the pericarp. Calcium oxalate crystals, one for each sclereid, were found for the first time in the genus. Another peculiarity lies in the development of trichomes from the ovaric inner epidermis, which are still present in the mature fruit. It is confirmed that the mechanical layer —when occurring in *Ulmaceae sensu stricto*—, has a mesophyllic origin, and that the relation between the size of such layer and the total width of the pericarp, as well as the number of strata integrating the layer, are important diagnostic features at the generic level.

INTRODUCCION

La familia *Ulmaceae s. l.* está representada por árboles y arbustos distribuidos en zonas tropicales, subtropicales y templadas de ambos hemisferios. En cuanto al tratamiento taxonómico coexisten dos criterios; mientras para algunos autores, está integrada por 2 subfamilias: *Ulmoideae* y *Celtidoideae*, otros consideran a ambos taxones como familias independientes: *Ulmaceae* y *Celtidaceae*. Conforme a este criterio, se incluyen en *Ulmaceae* a: *Ulmus*, *Holoptelea*, *Planera*, *Phyllostylon*, *Hemiptelea* y *Zelkova* y en *Celtidaceae* a: *Celtis*, *Trema*, *Pteroceltis*, *Ampelocera*, *Parasponia*, *Aphananthe*, *Gironniera*, *Chaetacme*, *Lozanella* (Grudzinskaya, 1967).

Sólo 3 géneros, *Phyllostylon*, *Celtis* y *Trema*, pertenecientes a las *Ulmaceae s. l.*, integran la vegetación autóctona de nuestro país. *Phyllostylon rhamnoides* (Poisson) Taubert, única especie del género en la flora argentina, crece en el distrito de la selva de transición (Cabrera, 1976), siendo dominante en la parte norte del mismo; como especie secundaria, se halla también en el noreste argentino.

Las características exomorfológicas del fruto se utilizaron desde el siglo pasado para delimitar las 2 subfamilias e incluso géneros. Así Planchon (1873) ubicó en *Ulmoideae* a los géneros con sámara

y en *Celtidoideae* a aquéllos con frutos drupáceos. Los pocos datos existentes sobre la anatomía del fruto del género *Phyllostylon* se refieren a *P. brasiliensis* Capanema (Chernik, 1980) exclusivamente. Por lo tanto, se consideró de interés, efectuar el presente estudio, con el propósito de dar a conocer una serie de peculiaridades carpológicas desconocidas y de posible valor taxonómico.

MATERIAL Y METODOS

Se usaron frutos jóvenes en distintos estados de desarrollo fijados en FAA y frutos maduros secos que, previo hervor, se conservaron en dicha mezcla fijadora. El material fue deshidratado con una serie de alcohol etílico-xilol y luego incluido en "paraplast", obteniéndose cortes seriados de 10 a 18 µm de espesor en frutos jóvenes y de 20 a 25 µm en los maduros. Los mismos se tiñeron con la triple coloración de hematoxilina, safranina y verde permanente (Conn *et al.*, 1960). Para observar las esclereidas, fueron macerados frutos según el método de Jeffrey (Johansen, 1940): La técnica específica para oxalato de calcio utilizada por Horner y Wagner (1980), se aplicó a los cristales presentes en las esclereidas del pericarpio con resultado positivo.

Los dibujos son originales y se realizaron con la ayuda de una cámara clara.

Material estudiado. ARGENTINA. Prov. Corrientes: Dpto. Capital, Camino a Perichón, cercano al río Paraná, 11-X-1984, Schinini y Cuadrado 25012 (CTES). Prov. Tucumán: Cult. en Instituto Miguel Lillo, X-XI-1983, Vervoort s.n.;

¹ Laboratorio de Morfología Vegetal, Fac. de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales de la Univ. Nac. de Córdoba. Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina.

del mismo lugar, IX-XI-1984, Vervoorst y Legname s.n. (CORD).

OBSERVACIONES

Caracteres generales e histología del pericarpo.- El fruto es una sámara de color castaño amarillento con 2 alas de desiguales dimensiones, que provienen de ambas ramas estigmáticas. La mayor, cultiriforme, mide aproximadamente 25 mm de long. por 10 mm de lat. mientras que la menor, incurvada, tiene \pm 6 mm de long. por 3 mm de lat. La porción basal, de origen ovárico, con aproximadamente 10 mm de long. por 6 mm de lat. es comprimida y contiene a la única semilla de inserción apical. Restos de tépalos y estambres persisten en el fruto maduro (Fig. 1 A), éste presenta pelos unicelulares de 95 a 160 μ m de long. y en la parte basal pelos glandulares pluricelulares.

El ala principal está ricamente inervada por ramificaciones vasculares dicotómicas, y también se observan algunas anastomosis transversales mediante pequeños hacecillos. Las venas se disponen periféricamente y están más concentradas en el margen engrosado del ala (Fig. 1 B), que corresponde a la parte media del carpelo que la forma. Observada en transcorte, también es asimétrica, debido a que el mesocarpo² tiene 2 estratos subepidérmicos por un lado y 4 por el otro. La porción central está representada por aerénquima de paredes engrosadas a la madurez; los haces vasculares mayores presentan un casquete de fibras que les da resistencia mecánica (Fig. 1 C).

En la región basal u ovárica del fruto, el exocarpo es unistratificado, de cutícula lisa y con escasos estomas anomocíticos al igual que en las alas. El mesocarpo está integrado por tejido parenquimático bastante compacto (Fig. 1 K) y asimétrico; en efecto: el estrato más interno está formado por macrosclereidas que contienen cristales prismáticos, cúbicos o romboédricos, generalmente 1 por célula; las paredes son lignificadas con puntuaciones simples (Fig. 1 G, H). La disposición de los engrosamientos es variable; generalmente apare-

cen en las paredes radiales, pero a veces, también en la tangencial interna. Las paredes pueden tener grosor uniforme, o bien sólo aumentan su espesor las 2 tangenciales y parte de las radiales. Hacia la porción apical del fruto, a la altura de las venas mayores y próximo a la inserción de la semilla, las esclereidas se disponen en 2 o 3 estratos; este incremento ocurre por división celular, o bien por diferenciación tardía de otras células del mesofilo en esclereidas; el tamaño de estas últimas es generalmente menor. La vascularización de dicha zona basal de la sámara es realizada por 4 haces mayores que corresponden a los 2 dorsales y 2 laterales de ambos carpelos; estos haces laterales se bifurcan en la parte superior, y mediante numerosas venas menores (ramificaciones de las anteriores) se anastomosan entre sí. Los haces mayores presentan un casquete de fibras y el parénquima circundante contiene drusas. El endocarpo a este nivel se modifica, pudiendo tener todas sus paredes engrosadas o bien presentar más de un estrato de células. El resto del endocarpo es unistrato, engrosado sólo en su pared tangencial externa. Los pelos unicelulares presentes en la cavidad ovárica persisten a la madurez.

En ambas porciones del fruto, basal y aliforme, tanto las células del mesocarpo relacionadas con los tejidos vasculares, como las del endocarpo en la zona ovárica, muestran regular contenido en taninos, más acentuados en las primeras.

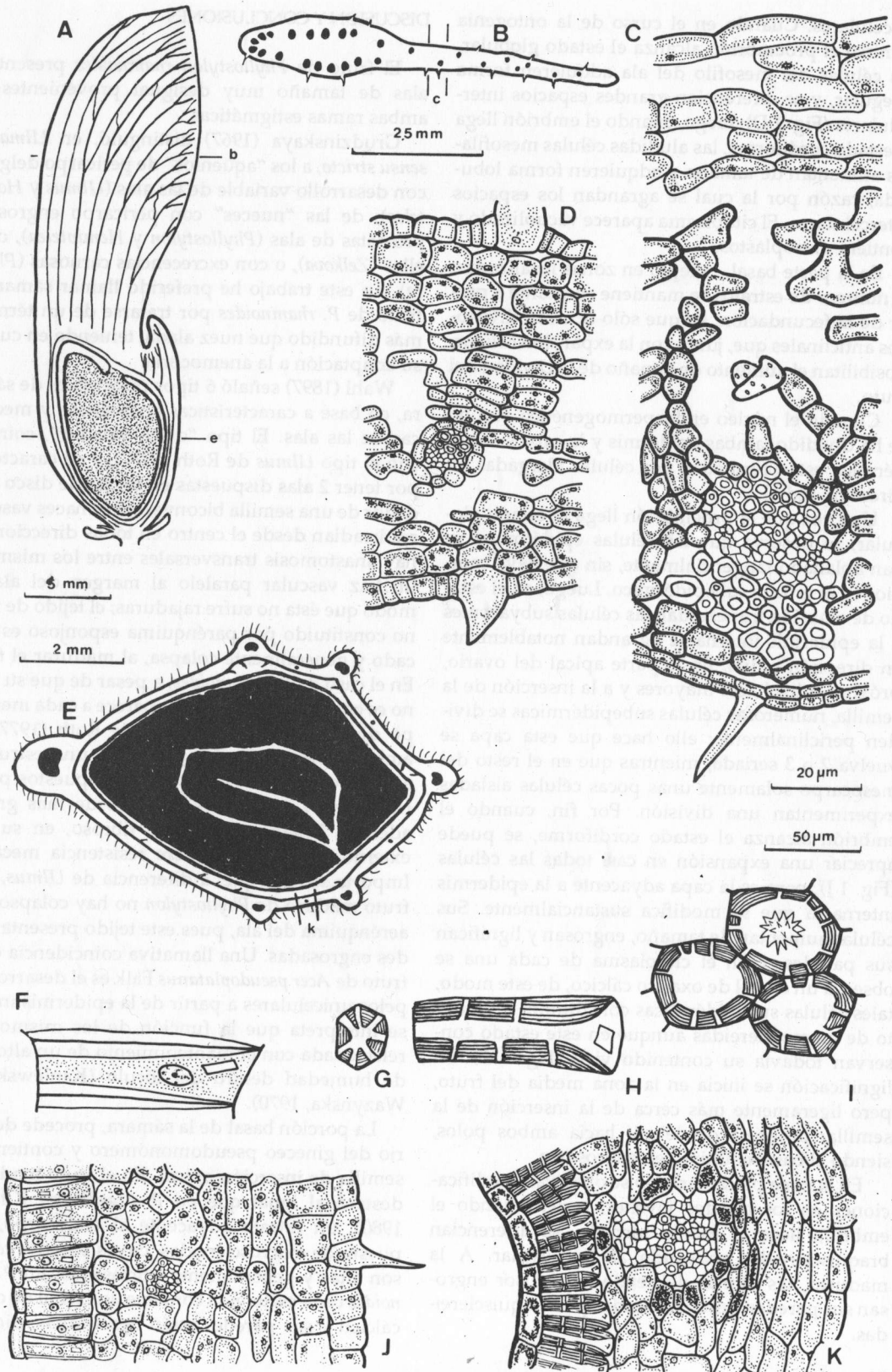
La zona placentaria posee entre 13 y 15 capas de braquisclereidas que dejan espacios intercelulares y pueden contener drusas (Fig. 1 D).

Ontogenia del pericarpo.- Las principales modificaciones que ocurren durante el desarrollo del fruto, se producen en la rama estigmática mayor (que se convierte en el ala principal de la sámara) y en la capa interna del mesofilo ovárico; esta última se transforma en un estrato de macrosclereidas (Fig. 1 J, K).

Poco después de la fecundación, cuando el núcleo endospermogénico aún no se ha dividido, la rama estigmática mayor es todavía pequeña y sus células parenquimáticas dejan escasos espacios in-

Fig. 1.— Fruto de *Phyllostylon rhamnoides*. A, vista externa del fruto, cuya base cortada longitudinalmente muestra la semilla; B, corte transversal por la zona media del ala, según el plano indicado en A; C, detalle del sector señalado en B; D, detalle del mismo sector en un fruto joven; E, transcorte por la zona basal según el plano señalado en A; F, macrosclereida de un fruto joven; G y H, macrosclereidas de un fruto maduro, en corte transversal y longitudinal respectivamente; I, braquisclereidas de la región placentaria; J y K, detalles de un sector, equivalente al señalado en E, del pericarpo en fruto joven y adulto respectivamente. (A-C, E, G-I y K de Vervoorst XI-83; D, de Schinini *et al.* 25012; F y J, de Vervoorst *et al.* 6-XI-84). Aumentos: la escala de 5 mm vale para A; la de 2 mm para E; la de 2,5 mm para B; la de 50 μ m para C, D y J, K; la de 20 μ m para el resto.

² Los términos exocarpo, mesocarpo y endocarpo se emplean teniendo en cuenta su ontogenia, derivándose respectivamente de: epidermis externa, mesofilo y epidermis interna del carpelo (Font Quer, 1975).



tercelulares. Cuando en el curso de la ontogenia seminal el proembrión alcanza el estado globular, las células del mesofilo del ala adquieren forma irregular, y se diferencian grandes espacios intercelulares (Fig. 1 D); luego, cuando el embrión llega al estado cordiforme, las aludidas células mesofilares aumentan de tamaño y adquieren forma lobulada, razón por la cual se agrandan los espacios intercelulares. El citoplasma aparece vacuolizado y contiene cloroplastos.

En la parte basal, excepto en zonas localizadas, el número de estratos se mantiene constante a partir de la fecundación, ya que sólo ocurren divisiones anticlinales que, junto con la expansión celular, posibilitan el aumento de tamaño de la cavidad del fruto.

Cuando el núcleo endospermogénico aún no se ha dividido, ambas epidermis y la capa subepidérmica están formadas por células alargadas en dirección radial.

Una vez que el proembrión llega al estado globular, se observa que las células epidérmicas se han aplanado tangencialmente, sin que haya cambios en el estrato subepidérmico. Luego, en el estado de embrión trapezoidal, las células subyacentes a la epidermis interna se agrandan notablemente en dirección radial. En la parte apical del ovario, próxima a los haces mayores y a la inserción de la semilla, numerosas células subepidérmicas se dividen periclinalmente; ello hace que esta capa se vuelva 2 o 3 seriada, mientras que en el resto del mesocarpo solamente unas pocas células aisladas experimentan una división. Por fin, cuando el embrión alcanza el estado cordiforme, se puede apreciar una expansión en casi todas las células (Fig. 1 J), pero es la capa adyacente a la epidermis interna la que se modifica sustancialmente. Sus células aumentan de tamaño, engrosan y lignifican sus paredes, y en el citoplasma de cada una se observa un cristal de oxalato cálcico, de este modo, tales células subepidérmicas constituirán un estrato de macrosclereidas aunque en este estado conservan todavía su contenido vivo (Fig. 1 F). La lignificación se inicia en la zona media del fruto, pero ligeramente más cerca de la inserción de la semilla; progresa desde allí hacia ambos polos, siendo el basal el último en engrosarse.

En la zona placentaria no se observan modificaciones en los estados jóvenes; recién cuando el embrión llega al estado torpedo, se diferencian braquisclereidas rodeando al haz ovular. A la madurez, las células del tejido transmisor engrosan sus paredes y están rodeadas por braquisclereidas.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

El fruto de *Phyllostylon rhamnoides* presenta 2 alas de tamaño muy desigual provenientes de ambas ramas estigmáticas.

Grudzinskaya (1967) distinguió, en *Ulmaceae sensu stricto*, a los "aquenios" de pericarpo delgado con desarrollo variable de las alas (*Ulmus* y *Holoptelea*), de las "nueces" con pericarpo engrosado provistas de alas (*Phyllostylon* y *Hemiptelea*), o sin ellas (*Zelkova*), o con excrescencias carnosas (*Planera*). En este trabajo he preferido llamar sámara al fruto de *P. rhamnoides* por tratarse de un término más difundido que nuez alada, teniendo en cuenta su adaptación a la anemocoria.

Wahl (1897) señaló 6 tipos principales de sámara, en base a características anatómicas y mecánicas de las alas. El tipo "disco volador", coincide con el tipo *Ulmus* de Roth (1977), y se caracteriza por tener 2 alas dispuestas en forma de disco alrededor de una semilla biconvexa; sus haces vasculares irradian desde el centro en todas direcciones y hay anastomosis transversales entre los mismos o un haz vascular paralelo al margen del ala, de modo que ésta no sufre rajaduras; el tejido de relleno constituido por parénquima esponjoso es delicado y generalmente colapsa, al madurar el fruto. En el caso de *P. rhamnoides*, a pesar de que su fruto no es esquizocárpico, éste se parece a cada mericarpo de la disámara tipo *Acer* de Roth (1977). En ambos géneros las alas presentan una estructura asimétrica con haces vasculares dispuestos periféricamente y agrupados en el borde más grueso; además, llevan un casquete fibroso, en su lado externo, el cual le confiere resistencia mecánica. Importa señalar que, a diferencia de *Ulmus*, en el fruto maduro de *Phyllostylon* no hay colapso en el aerénquima del ala, pues este tejido presenta paredes engrosadas. Una llamativa coincidencia con el fruto de *Acer pseudoplatanus* Falk es el desarrollo de pelos unicelulares a partir de la epidermis interna; se interpreta que la función de los mismos está relacionada con el mantenimiento de un alto nivel de humedad dentro del lóculo (Kaniewski and Wazyńska, 1970).

La porción basal de la sámara, procede del ovario del gineceo pseudomonómero y contiene una semilla de inserción apical. En el fruto maduro se destaca al igual que en *P. brasiliensis* (Chernik, 1980), un estrato adyacente al endocarpo, compuesto de macrosclereidas, cuyas paredes radiales son altas y generalmente engrosadas. En *P. rhamnoides* cada esclereida contiene un cristal de oxalato cálcico y sus paredes están lignificadas; dicho es-

trato es 2 ó 3 seriado en la parte apical del ovario próxima a los haces mayores y a la inserción de la semilla; tales características no se mencionan para *P. brasiliensis*. La capa subepidérmica varía según Chernik (1980) en los distintos géneros de *Ulmaceae* s. s., tanto en proporción al espesor del pericarpio, como en lo que concierne al número de estratos que la integran; en el caso de *P. rhamnoides*, representa aproximadamente un 20% del espesor total del pericarpio y es generalmente unistrata. Se confirma que estas características tienen importancia a nivel genérico.

Se puede aplicar aquí el concepto de transferencia de función (Stebbins, 1970, 1974), ya que tanto la de protección como la de diseminación —cumplidas por el tegumento seminal en los frutos dehiscentes— son desempeñadas por las esclereidas del mesocarpio y por las alas respectivamente.

Según lo conocido hasta ahora, en *Hemiptelea* el proceso de lignificación se inicia en la zona de inserción de la semilla y se difunde hacia la base del fruto (Chernik, 1980); pero en *P. rhamnoides*, comienza en su parte media, desde donde progresa hacia ambos polos, siendo el basal el último en engrosarse.

Finalmente, el estudio ontogenético, realizado por primera vez para el género, revela que el número de estratos del pericarpio, excepto en áreas localizadas, se mantiene constante a partir de la fecundación; además, la cavidad del fruto aumenta su tamaño debido a divisiones anticlinales y a expansión celular.

AGRADECIMIENTOS

Esta contribución forma parte del trabajo de Tesis Doctoral realizado bajo la dirección de los Profesores Dra. T. E. Di Fulvio e Ing. Agrón. A. T. Hunziker a quienes agradezco el asesoramiento brindado y la revisión crítica del manuscrito. También deseo agradecer a los siguientes botánicos que colaboraron en la recolección de los materiales: Dr. F. Vervoorst, Sr. R. Legname y Sr. A. Schinini; al Dr. A. E. Cocucci por la lectura del manuscrito y a la Dra. S. Maldo-

nado de Magnano por la obtención de parte del material bibliográfico.

BIBLIOGRAFIA

- CABRERA, A. L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* 2ª ed. 2 (1): 1-85, fig. 1-31. Acme, Buenos Aires.
- CHERNIK, V. V. 1980. Peculiarities of structure and development of the pericarp of representatives of the family *Ulmaceae* and *Celtidaceae*. *Bot. Zurn.* (Moscow and Leningrad) 65 (4): 521-531, fig. 1-4. (en ruso).
- CONN, H. J., M. A. DARROW and V. M. EMMEL. 1960. *Staining procedure*. I-XII, 1-289. Williams and Wilkins Co, Baltimore.
- FONT QUER, P. 1975. *Diccionario de Botánica*. 3ª reimp. I-XXXII, 1-289. Labor, Barcelona.
- GRUDZINSKAYA, I. A. 1967. The *Ulmaceae* and reasons for distinguishing the *Celtidoideae* as a separate family *Celtidaceae* LINK. *Bot. Zurn.* (Moscow and Leningrad) 52 (12): 1723-1748, fig. 1-10 (en ruso).
- HORNER, H. T. (Jr.) and B. L. WAGNER. 1980. The association of druse crystals with the developing stomium of *Capsicum annuum* (Solanaceae) anthers. *Amer. J. Bot.* 67 (9): 1347-1360, fig. 1-54.
- JOHANSEN, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. 1ª ed. I-XI, 1-523, fig. 1-110. Mc Graw Hill Book Co, New York.
- KANIEWSKI, K. and Z. WAZYNSKA. 1970. Sclerenchymatous endocarp with hairs in the fruit of *Acer pseudoplatanus* L. *Bull. Acad. Polon. Sci. Sér. Sci. Biol.* 18: 413-420. (Obra no vista, dato extraído de ROTH, 1977).
- PLANCHON, J. E. 1873. *Ulmaceae*. En: A. P. DE CANDOLLE (Ed.), *Prod. Syst. Nat.* 17: 151-210. Paris.
- ROTH, I. 1977. *Fruits of Angiosperms*. En: K. LINSBAUER (Ed.), *Handbuch der Pflanzenanatomie* 10 (1): I-XVI, 1-675, fig. 1-232. Gebruder Borntraeger, Berlin.
- STEBBINS, G. L. 1970. Transference of function as a factor in the evolution of seeds and their accessory structures. *Israel J. Bot.* 19 (2-3): 59-70.
- 1974. *Flowering Plants. Evolution above the species level*. I-XVIII, 1-399, figs. The Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge.
- WAHL, C. 1897. Vergleichende Untersuchungen über den anatomischen Bau der geflügelten Früchte. *Biblioth. Bot.* 7, 40: 1-25. (Obra no vista, dato extraído de ROTH, 1977).