

NODULOS RADICALES EN *LARREA* (ZYGOPHYLLACEAE)POR D. MEDAN y R. D. TORTOSA<sup>1, 2</sup>

## SUMMARY

Root nodules have been found in *Larrea cuneifolia* Cav. and *L. nitida* Cav.; besides, the presence of root nodules in *L. divaricata* Cav. has been confirmed in 2 new localities.

Apparently, only some of the individuals bore nodules; no nodules could be found until now in *L. ameghinoi* Speg. The morphology and anatomy of the nodules is described. First cell divisions, located in the parent root inner cortical parenchyma, endodermis and pericycle, give rise to small outgrowths; these ones, by means of continuous growth, become lobulated, brain-like masses up to 5 cm in diameter. These are essentially parenchymatic hiperplasias covered by a protective tissue, below which a diffuse, peripheric meristematic layer is located. The massive, starch-storing parenchyma is traversed by a poorly developed vascular system, which is in turn connected with the parent root stele.

Apparently these nodules do not represent modified lateral roots nor contain any type of organism; they show no affinities with symbiotic nodules nor with zoocecidia. Their affinities with nodules found in other *Zygophyllaceae* and with "false" nodules, pseudonodules, traumatic galls, pathogenic galls and genetic tumors, are also discussed.

## INTRODUCCION

Los nódulos de *Larrea* fueron descubiertos por Ruiz Leal en 1939, sobre raíces de ejemplares de *L. divaricata* Cav. que crecían en la provincia de Mendoza (Argentina). Schnack y Covas (1946), al publicar este hallazgo —confirmado por ellos en otra localidad mendocina—, expresaron la suposición de que los nódulos podrían ser causados por un simbiote similar al *Rhizobium* de las Leguminosas o a las micorrizas de otras plantas. Más tarde, Leiderman y Matussi (1968) empleando materiales de *L. divaricata* coleccionados en las provincias de Santiago del Estero y Tucumán (Argentina) determinaron la ausencia de formas bacterianas en los tejidos nodulares.

El presente trabajo fue realizado para establecer si la nodulación en *Larrea* ocurre en otras especies y áreas; conocer la ontogenia

<sup>1</sup> Laboratorios de Botánica "Lorenzo R. Parodi", Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Avda. San Martín 4453, 1417 Buenos Aires.

<sup>2</sup> Miembro de la Carrera del Investigador, CONICET.

y estructura de los nódulos y determinar el grado de afinidad existente entre éstos y otros nódulos radicales conocidos.

#### OTROS ANTECEDENTES

En otros 3 géneros de Zigofiláceas, *Fagonia*, *Tribulus* y *Zygo-phyllum*, fueron hallados nódulos radicales (Sabet, 1946). Lange (1966) refirió que Issatschenko en 1913 había descrito nódulos en raíces de *Tribulus terrestris* L., infectados externa e internamente por hifas fúngicas. Por el contrario, Sabet (op. cit.) señaló la presencia de bacteroides semejantes a los de *Rhizobium*, así como la capacidad de las plantas noduladas de fijar nitrógeno atmosférico. También observaron la existencia de *Rhizobium* en el interior de estos nódulos Mostafa y Mahmoud (1951) y Athar y Mahmood (1972). Estos últimos autores (1974, 1978 y 1979) afirmaron incluso haber inoculado exitosamente diversas especies de Leguminosas con bacterias aisladas de los nódulos de *Tribulus*. Sin embargo, Allen y Allen (1949) realizaron un estudio anatómico de los nódulos de *T. cistoides* L. y señalaron que éstos no presentaban microorganismos y que constituían simples reservorios de almidón.

#### MATERIAL Y METODOS

Se excavó el sistema radical de numerosos individuos pertenecientes a diferentes especies de *Larrea*, en diversas localidades de las provincias argentinas de Chubut, Río Negro y La Pampa. Porciones de raíces noduladas se fijaron en FAA inmediatamente de su extracción de las plantas portadoras. Simultáneamente se confeccionaron ejemplares de herbario, los que junto al material fijado se hallan depositados en el Herbario "Gaspar Xuárez" (BAA). Seguidamente se detallan los ejemplares mencionados:

*Larrea divaricata* Cav.: ARGENTINA. Prov. Chubut: Dpto. Gaiman: Gaiman, Tortosa y Medan 307, 19-V-1979 (BAA). - Dpto. Rawson: Entre Trelew y Pto. Madryn, Tortosa y Medan 309, 19-V-1979 (BAA).

*Larrea cuneifolia* Cav.: ARGENTINA. Prov. Río Negro: Dpto. Conesa: Entre San Antonio Oeste y Río Colorado, Tortosa y Medan 312, 20-V-1979 (BAA).

*Larrea nitida* Cav.: ARGENTINA. Prov. Chubut: Dpto. Rawson: Entre Trelew y Pto. Madryn, Tortosa y Medan 308, 19-V-1979 (BAA). - Prov. La Pampa: Parque Nacional Lihuel Calef, Cámara-Hernández et al. 13, 19-X-1979 (BAA).

Se pudo estudiar también el ejemplar de *L. divaricata* coleccionado por Ruiz Leal en:

ARGENTINA. Prov. Mendoza: Dpto. Las Heras: 1er. Pto. Chambón, cerca del Cº de la Gloria, Ruiz Leal 6126, 18-VI-1939 (MERL).

Para los estudios anatómicos se incluyeron raíces noduladas y porciones de nódulos en parafina mejorada "tissuemat". Se realizaron cortes de 5-10  $\mu\text{m}$  de espesor con micrótopo rotativo, los que se colorearon con violeta de cresilo (Dizeo de Strittmatter, 1980).

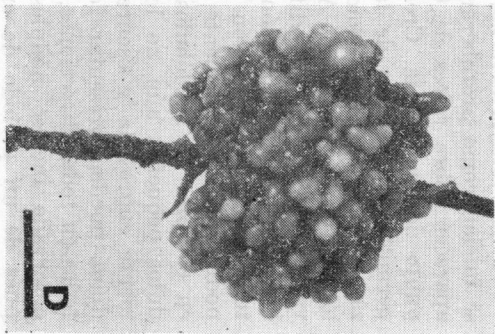
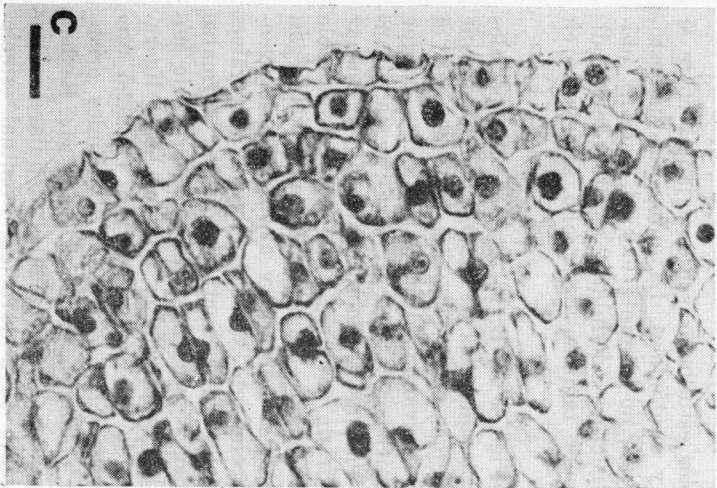
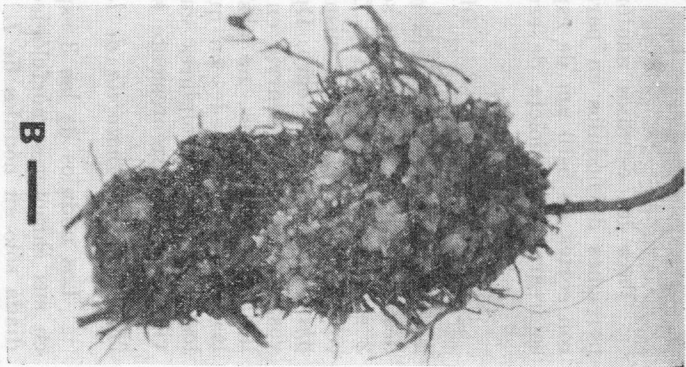
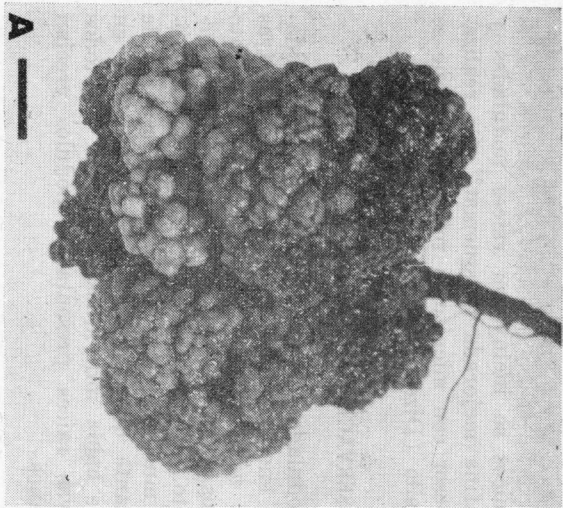
#### OBSERVACIONES

Se hallaron ejemplares nodulados de *L. divaricata* en 2 localidades patagónicas, y también se encontraron nódulos en raíces de otras 2 especies, *L. cuneifolia* y *L. nitida*, desconocidas hasta el momento como portadoras de los mismos. La búsqueda de nódulos en *L. ameghinoi* (Prov. Río Negro, Dpto. San Antonio) dio resultados negativos, y otro tanto ocurrió en muchas exploraciones de ejemplares de las otras 3 especies, no obstante que algunas fueron realizadas en las mismas localidades en que había individuos nodulados. En todos los casos, los ejemplares cuyas raíces presentaban nódulos crecían vigorosos y aparentemente sanos.

#### *Morfología y anatomía de los nódulos*

Los nódulos de las 3 especies estudiadas son semejantes entre sí en sus caracteres morfológicos y anatómicos. La ontogenia fue estudiada sólo en nódulos de *L. nitida*, no obstante lo cual, dada la uniformidad que presentan las estructuras nodulares adultas de las diferentes especies, es lícito suponer también desarrollo semejante en todas ellas.

1. *Morfología externa*. — (Figs. 1 A, B, D; 2 A-I). Los nódulos se inician como protuberancias blanquecinas de 0,2-0,3 mm diám. que aparecen sobre raíces de 0,1-0,2 mm diám., las que se doblan en el punto de emergencia. Crecen conservando forma esferoidal —lo que permite distinguirlos de las ramificaciones de la raíz— hasta alcanzar 1-1,5 mm diám., momento en que algunos comienzan a formar lóbulos en la superficie. A partir de entonces presentan considerable variabilidad, debido al diferente modo en que se forman y agregan los lóbulos, a la formación de raíces nodulares y al predominio eventual de alguna dirección de crecimiento sobre las otras. Las raíces nodulares, aparentemente normales en estructura, pueden formarse en el ápice de los lóbulos o, menos frecuentemente, a partir de nódulos pequeños aún no lobulados, y poseen la porción basal ligeramente engrosada y oscura. Cuando los nódulos tienen ya 2-2,5 mm diám. pueden presentar forma esferoidal, con unos 10 lóbulos orientados en todas direcciones, o ser oblongos, en forma de T, etc. Se han observado incluso nódulos formados sobre raicillas nodulares. Después de un período de crecimiento cuya duración, eventual estacionalidad, etc. son desconocidas, las estructuras descriptas devienen en



masas irregularmente esféricas o elipsoidales de hasta 4-5 cm diám., cuya superficie presenta numerosos lóbulos hemisféricos de 0,5-2 mm diám. apretadamente agrupados en lóbulos mayores, de 0,5-1,5 cm diám., que en conjunto confieren al nódulo un aspecto calloso o cerebroide. Las raíces nodulares son a veces muy abundantes y, cuando han tenido origen temprano, quedan englobadas por el crecimiento del nódulo. Otro tanto ocurre con partículas del suelo, en especial cuando durante el crecimiento se agregan entre sí nódulos vecinos. Nódulos parcial o totalmente necróticos fueron observados entre las formas mayores.

2. *Estructura de la raíz soporte.* — (Fig. 2 J). La raíz primaria posee rizodermis normal, de vida corta, de la cual quedan sólo restos a la altura en que se forman los nódulos. El parénquima cortical consta de 2-4 estratos, caracterizados por pequeñas inclusiones celulares amarillas. En el estrato más externo las paredes tangenciales exteriores engrosan ligeramente cuando muere la rizodermis, mientras que en aquél vecino a la endodermis se acumulan contenidos oscuros. La endodermis presenta bandas de Caspary muy poco conspicuas. El cilindro central es de estructura diarca. El felógeno se forma a partir de divisiones tangenciales de la endodermis (Fig. 2 K). Las derivadas externas acumulan contenidos oscuros semejantes a los ya presentes en el parénquima cortical, y las internas almidón. El cambium vascular se diferencia poco después, circundando al haz xilemático.

3. *Origen del nódulo.* — La falta de nódulos suficientemente jóvenes en el material investigado, impide describir convenientemente los primeros pasos de la ontogenia nodular. Sin embargo es posible, sobre la base del examen de las capas de la raíz en las cercanías del punto de iniciación del nódulo y del estudio de los nódulos más pequeños disponibles, señalar al parénquima cortical y a la endodermis como asiento más probable de las primeras divisiones productoras de tejido nodular. Aquellos tejidos formarían, mediante divisiones radiales y tangenciales, una protuberancia hemisférica, incrementada luego por divisiones del periciclo que tienen lugar en la vecindad de uno de los polos protoxilemáticos.

FIG. 1. — A, B, D: Nódulos radicales de *Larrea divaricata*. C: Sector periférico de un corte por nódulo de *L. nitida*, en el que se observa parte de un lóbulo en activa expansión. Falta el tejido protector. A y D: de Tortosa y Medan 307; B: de Tortosa y Medan 309; C: de Cámara Hernández *et al.* 13. Escalas: A, B, D: 0,5 cm; C: 20  $\mu$ m.

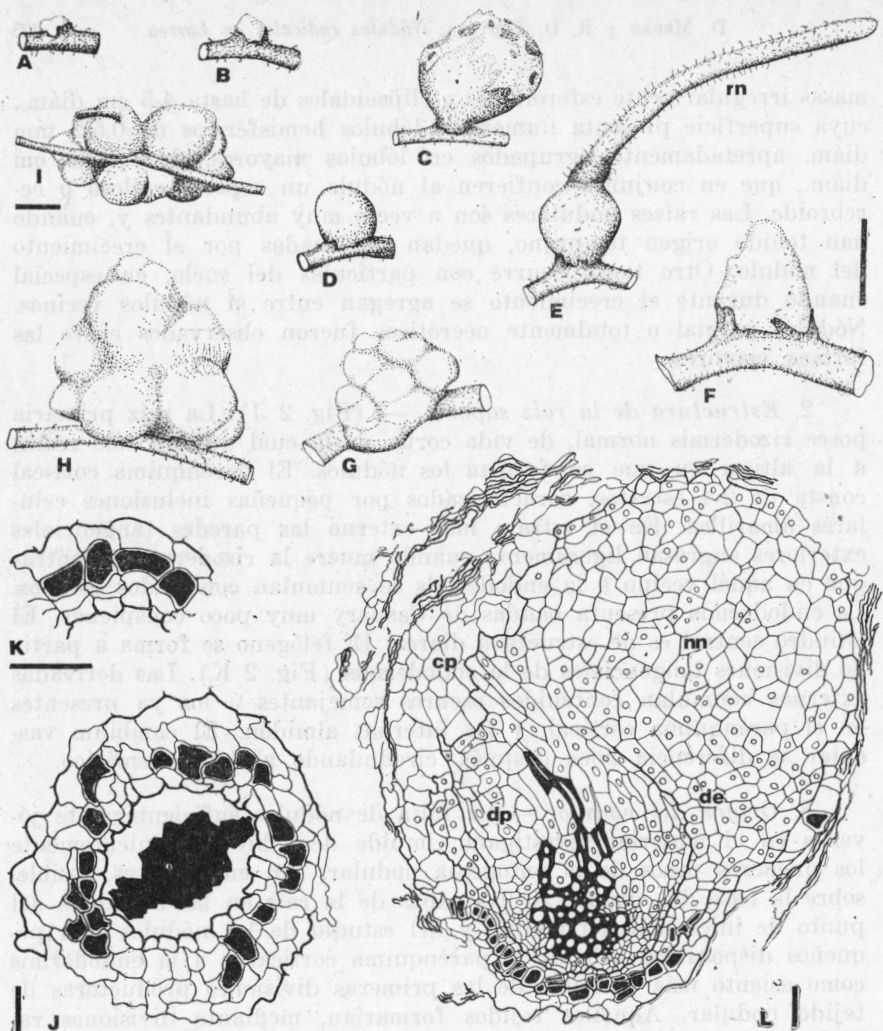


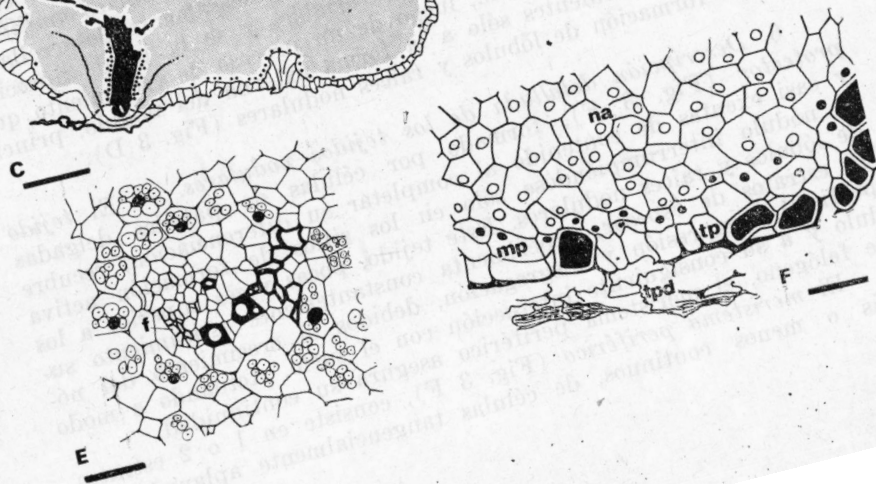
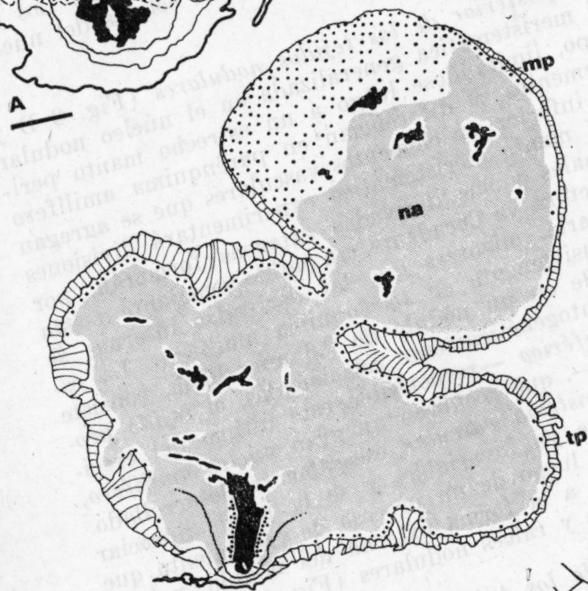
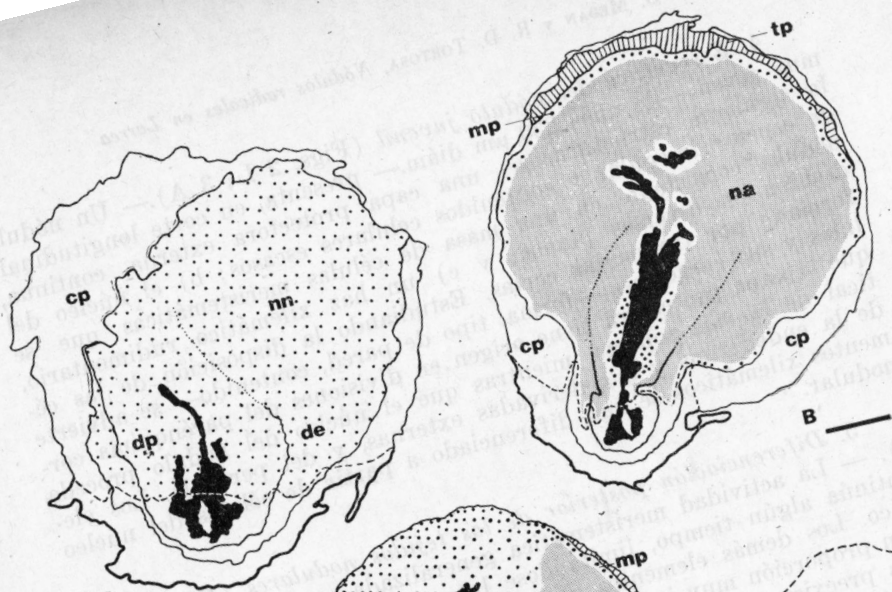
FIG. 2. — A-I: Diferentes estadios de la ontogenia del nódulo. A-H: de *Larrea nitida*; I: de *L. divaricata* (rn: raíz nodular). J: Corte transversal de la raíz primaria de *L. nitida*, luego del desprendimiento de la rizodermis y antes de la diferenciación del felógeno. El estrato cortical vecino a la endodermis acumula contenidos oscuros. Del cilindro central se ha representado sólo el xilema. K: Detalle de la corteza radical de J, en un estadio posterior. La endodermis ha sufrido divisiones tangenciales. L: Corte longitudinal de un nódulo juvenil de *L. nitida* (ilustrado en A) y transversal de la raíz soporte. Los límites entre los elementos corticales, endodérmicos y pericíclicos y sus respectivas derivadas se han destacado con línea gruesa. Algunos elementos corticales y derivadas de la endodermis presentan contenidos oscuros. En la periferia, tejido materno y derivadas corticales desorganizadas (cp: capa protectora; de: derivadas de la endodermis; dp: derivadas del periciclo; nn: núcleo del nódulo). A-H y J-L: de Cámara Hernández *et al.* 13; I: de Tortosa y Medan 309. Escalas: en F, vale para A-H, 1 mm; en F, 2 mm; en J, K y L, 20  $\mu$ m.

4. *Estructura del nódulo juvenil* (Figs. 2 L; 3 A).— Un nódulo muy joven —de unos 230  $\mu\text{m}$  diám.— presenta, en corte longitudinal, la siguiente estructura: a) una capa protectora externa, continua, de espesor irregular y contenidos celulares escasos; b) el núcleo del nódulo, consistente en una masa de células meristemáticas que se dividen en diversos planos; y c) un haz xilemático rudimentario, formado por traqueidas cortas. Estudiando la disposición de las células y sus caracteres —forma, tipo de pared, contenido— se advierte que la capa protectora tiene origen en divisiones del parénquima cortical de la raíz soporte, mientras que el núcleo del nódulo procede de la endodermis y sus derivadas externas, y del periciclo. Los elementos xilemáticos se han diferenciado a partir de células del núcleo nodular.

5. *Diferenciación posterior de los tejidos nodulares* (Fig. 3 B y C). — La actividad meristemática generalizada en el núcleo nodular continúa algún tiempo, limitándose luego a un estrecho manto periférico. Los demás elementos se diferencian en parénquima amilífero y, en proporción muy inferior, en elementos vasculares que se agregan a los preexistentes. El manto meristemático experimentará divisiones principalmente periclinales y sus derivadas externas formarán, por debajo de la capa protectora ya decadente, un tejido semejante a ésta y destinado a reemplazarla, mientras que las derivadas internas se transformarán casi exclusivamente en parénquima amilífero. La estructura resultante, visible en un nódulo de 0,6 mm diám., consiste en 2 capas concéntricas ontogenéticamente relacionadas, el *tejido protector* y el *meristema periférico* —responsable este último del crecimiento ulterior del nódulo—, que recubren un gran *núcleo amilífero*, surcado a su vez por un *sistema vascular* escasamente desarrollado. Esta organización permanece ya invariable, y se la puede apreciar en nódulos de 4-5 cm diám., luego de un proceso de crecimiento que aportó cambios atinentes sólo a la forma externa del nódulo, principalmente formación de lóbulos y raíces nodulares (Fig. 3 D).

6. *Descripción detallada de los tejidos nodulares*. — El *tejido protector* (Fig. 3 F), formado por células de paredes delgadas y casi exentas de contenido al completar su diferenciación, recubre al nódulo interrumpiéndose sólo en los sitios de formación activa de lóbulos y raíces nodulares. Este tejido, pocas veces superior a los 10 estratos de espesor, experimenta constantemente estiramiento superficial, compresión y disgregación, debidos al crecimiento del nódulo y a su consiguiente interacción con el suelo. Actuando a modo de felógeno, el meristema periférico asegura su continuidad.

El *meristema periférico* (Fig. 3 F), consiste en 1 o 2 estratos, más o menos continuos, de células tangencialmente aplanadas, de



contenido denso, vacuolización escasa y núcleo conspicuo. Ubicado entre el tejido protector y el núcleo amilífero, aporta nuevos elementos a ambos mediante divisiones tangenciales. La proliferación localizada y mucho más activa del meristema periférico conduce a la formación de un lóbulo nodular (Figs. 1 C; 3 C); la masa meristemática en crecimiento se abre paso a través del tejido protector y queda expuesta hasta que, completada su expansión, se diferencia tejido protector en su superficie; el meristema recobra su espesor normal y las células restantes se transforman en parénquima amilífero y en algunos elementos vasculares. La formación de raíces nodulares se debe también al meristema periférico, a cuyas expensas se constituyen ápices radicales aparentemente normales. La diferenciación completa del meristema periférico produce a veces zonas de contacto entre el tejido protector y el núcleo amilífero. Como esta situación se ha observado en nódulos pequeños cuyo crecimiento no ha concluido, se deduce que la actividad meristemática puede restablecerse, posiblemente, a través de la dediferenciación de elementos del núcleo amilífero.

El *núcleo amilífero* consiste en una homogénea y extensa masa parenquimática, que constituye la mayor parte del volumen nodular. Al cabo de su diferenciación las células contienen granos de almidón simples, esferoidales o ligeramente poliédricos, de 6-8  $\mu\text{m}$  diám. (Fig. 3 E). En algunas porciones del tejido el número de nucléolos, usualmente 3-4 por núcleo, llega a 7.

El *sistema vascular* iniciado con una breve traza xilemática, ya conectada con el cilindro central de la raíz soporte en el nódulo juvenil, progresa debido al aporte de derivadas del meristema periférico, al mismo ritmo que el parénquima amilífero en que se encuentra

FIG. 3. — *Larrea nitida*: A-C: Representación esquemática del corte longitudinal de nódulos en diferentes estadios de la ontogenia, ilustrados en la Fig. 2, A, D y H respectivamente (el límite aproximado entre los tejidos maternos y los nodulares está señalado con línea interrumpida; tejido vascular en negro, excepto el haz xilemático radical en blanco; punteado: zonas con actividad meristemática; grisado: parénquima amilífero). D: Siluetas de A, B, C y del corte transversal de la raíz (Fig. 2 J) en escala uniforme. E: Corte transversal de una traza menor del sistema vascular, rodeado de elementos del núcleo amilífero. F: Sector periférico de un nódulo. Algunas células del tejido protector poseen contenidos oscuros (núcleos llenos: elementos del meristema periférico; núcleos en blanco: elementos del núcleo amilífero en diferenciación; *cp*: capa protectora; *de*: derivadas de la endodermis; *dp*: derivadas del periciclo; *f*: células presuntamente floemáticas; *mp*: meristema periférico; *na*: núcleo amilífero; *nm*: núcleo del nódulo; *tp*: tejido protector; *tpd*: elementos del tejido protector en disgregación). Todos de Cámara Hernández *et al.* 13. *Escalas*: en A, 40  $\mu\text{m}$ ; en B, 100  $\mu\text{m}$ ; en C, 200  $\mu\text{m}$ ; en D, 0,5 mm; y en E y F, 30  $\mu\text{m}$ .

inmerso. Con frecuencia se observan divisiones periclinales en células no totalmente diferenciadas e inmediatas a los elementos vasculares, especialmente en la base del nódulo. El destino de las derivadas de estas divisiones no está claro. El nivel de organización del sistema vascular es bajo. En un nódulo mediano pueden distinguirse, sin embargo, 2 trazas paralelas que parten de la base del nódulo y se dividen irregularmente en ramas divergentes hacia la periferia. De estas trazas surgen otras menores (Fig. 3 E). Los elementos xilemáticos del sistema son traqueidas relativamente cortas, y los —presuntamente— floemáticos, células prosenquimáticas cuyas paredes algo engrosadas se colorean de rosado-liláceo intenso con violeta de cresilo. En nódulos medianos a grandes las trazas mayores exhiben una suerte de crecimiento secundario muy irregular, que tiene continuidad con el crecimiento secundario normal de la raíz soporte.

#### DISCUSION

1. *Presencia de nódulos radicales en las especies de Larrea.* — La presencia de nódulos radicales en *Larrea* se encuentra documentada en 3 de las 5 especies del género. Para una de ellas, *L. divaricata*, existen hallazgos en 3 regiones muy distantes entre sí, las que constituyen prácticamente los límites norte, oeste y sur de su distribución geográfica en nuestro país. También *L. nitida* fue hallada con nódulos en 2 localidades apartadas, mientras que se conoce un solo caso para *L. cuneifolia*.

La diversidad de regiones en que se hallaron nódulos radicales en especies de *Larrea* parece sugerir que es éste un fenómeno generalizado. Sin embargo, la búsqueda en las especies mencionadas resultó muchas veces infructuosa, aun en las mismas localidades en que había ejemplares nodulados (*cfr. supra*; Schnack y Còvas, 1946), y tampoco fue posible hallar nódulos en raíces de *L. ameghinoi*. Dicha ausencia tal vez sea sólo aparente, y se deba a la dificultad que presenta la exploración exhaustiva de las raíces, por su extensión y por las características del suelo en que viven. Podría ser, no obstante, que los nódulos se encuentren presentes sólo en algunos individuos. El resultado de nuevas exploraciones —que deberían incluir a *L. tridentata* (DC.) Coville de América del Norte— y el conocimiento de su etiología podrán dar respuesta a estos interrogantes.

2. *Origen y estructura de los nódulos.* — Los nódulos de *Larrea* tienen su origen en divisiones del parénquima cortical, endodermis y periciclo de la raíz soporte. En el nódulo juvenil las derivadas de la corteza forman la capa externa, la que resulta paulatinamente comprimida y es al cabo distalmente interrumpida debido al rápido in-

crecimiento de las derivadas de origen endodérmico y pericíclico. Estas últimas constituyen una masa celular en activa multiplicación, en cuya base comienza la diferenciación del tejido vascular y de parénquima amilífero, que procede luego en sentido acrópeto. Poco a poco la actividad meristemática va quedando restringida a la periferia nodular. Allí se organiza el meristema periférico, cuyas divisiones determinan el incremento del núcleo amilífero —y con ello el crecimiento del nódulo—, el mantenimiento del tejido protector y la formación de lóbulos y raíces nodulares. En síntesis, los nódulos de *Larrea* pueden definirse como hiperplasias básicamente parenquimáticas, producto de divisiones de la corteza y el periciclo de la raíz soporte, dotadas de un sistema vascular pobremente organizado, y cuyo crecimiento se debe a un meristema periférico relativamente difuso. Su rasgo histológico más notable es la acumulación masiva de almidón en el parénquima que conforma la mayor parte de la masa nodular.

3. *Su correspondencia con otros nódulos de Zigofiláceas.* — Desde el punto de vista exomorfológico, los nódulos estudiados concuerdan con los descritos para *L. divaricata* por Schnack y Covas (1946) y Leiderman y Matiussi (1968). Lamentablemente, dichos autores no aportaron datos anatómicos para poder así compararlos con los aquí presentados. Tan sólo se desprende, de los resultados de los últimos, que los tejidos nodulares estaban exentos de microorganismos.

Los nódulos citados por Sabet (1946) para *Fagonia*, *Zigophyllum* y *Tribulus*, objeto de estudios posteriores por Montasir y Sidrak (1952), Mostafa y Mahmoud (1951 y Athar y Mahmood (1972, 1974, 1978 y 1979) nunca fueron prácticamente descritos. Las fotografías publicadas por Sabet (*op. cit.*) y por los últimos autores mencionados (1972), muestran que se trata de formaciones pequeñas, cónicas o globosas. Athar y Mahmood (1978) señalaron que los nódulos de *Tribulus terrestris* eran anatómicamente similares a los nódulos “tipo *Alnus*”, lo que llama la atención, ya que la estructura que esto conlleva —básicamente una raíz lateral modificada— está consistentemente asociada a actinomicetes como endófitos. (Akkermans and Roelofsen, 1980) y no a *Rhizobium*, el microorganismo aislado por ellos.

Allen y Allen (1949), quienes realizaron el único estudio anatómico disponible sobre nódulos de Zigofiláceas, concluyeron que los de *Tribulus cistoides* eran estructuras anómalas de la raíz, originadas a partir del periciclo. Indicaron que estas protuberancias presentan una peridermis, una corteza limitada hacia el interior por un estrato endodérmico y una masa parenquimática central cuyas células acumulan almidón, recorrida a lo largo de su eje por un haccillo. Este, fundamentalmente xilemático, parte de la estela de la raíz soporte y se dirige al ápice del nódulo, donde se divide en 2-4 cortas ramas.

Algunos de los hacecillos, ocasionalmente, se continúan en delgadas raicillas atípicas. Por otra parte, no hallaron evidencia de microorganismos. Indicaron, además, que la peridermis y corteza son idénticas a las que presenta la raíz madre y que constituyen sólo extensiones de las mismas. Más tarde, los mismos autores (1958), variando su opinión, señalaron que estas protuberancias eran raíces laterales abortadas o modificadas.

Los nódulos descritos por Allen y Allen difieren de los observados en *Larrea* en cuanto a forma y tamaño, así como por el origen de los diferentes tejidos y por caracteres estructurales: a) son esféricos y de aproximadamente 1 mm. de diámetro; b) los tejidos corticales de la raíz soporte simplemente se extienden para acomodarse a la proliferación pericíclica, en lugar de contribuir a la producción de tejidos nodulares; c) al alcanzar la "madurez" cesa la actividad meristemática; y d) las raicillas nodulares se forman en el extremo de los haces vasculares y no a expensas de un meristema apical diferenciado en la periferia del nódulo. Sin embargo tienen en común: a) la existencia de proliferación pericíclica, b) la presencia de vascularización, c) la acumulación de almidón y d) la ausencia de microorganismos y de evidencia de infección por ellos. De no mediar las diferencias relativas al origen de los tejidos, los nódulos de *T. cistoides* recordarían a los de *Larrea* al término de la etapa juvenil. La relativa simplicidad de los nódulos de *Tribulus* coincide con su carácter efímero. — *T. cistoides* es una hierba anual—, mientras que en las especies de *Larrea*, que son arbustos perennes, los nódulos duran probablemente varias estaciones, hecho que guarda relación con la presencia de un meristema permanente.

4. *Consideraciones acerca de su etiología.* — Allen y Allen (1949) concluyeron que los nódulos de *T. cistoides* están asociados, de algún modo, con la función de reserva de almidón. No obstante la opinión de estos autores, la etiología de dichos nódulos, al igual que en el caso de *Larrea*, es desconocida. Mientras no existan otros elementos de juicio, la confrontación de los nódulos aquí estudiados con otras estructuras nodulares, que también ocurren en raíces, puede aportar datos acerca de las posibles causas de su formación.

No se han observado en los nódulos de *Larrea* indicios de heridas ni otros efectos traumáticos asociados a sus etapas tempranas, como tampoco microorganismos ni tejidos animales en su interior. Por ello y por su estructura difieren de las *agallas traumáticas y parasitarias* (cfr. Bloch, 1954) y de los diversos *nódulos radicales simbióticos* conocidos, habitados por bacterias (Dart, 1975), actinomicetes (Allen and Allen, 1958), algas azules (Wittmann *et al.*, 1965) y hongos (Harley, 1959).

Las formas juveniles de los nódulos de *Larrea* son externamente semejantes a los *falsos nódulos* descritos en Leguminosas (Allen and Allen, 1954), los que también acumulan almidón, pero los últimos consisten simplemente en parénquima cortical proliferado, sin diferenciación histológica alguna. Los *pseudonódulos* obtenidos artificialmente mediante la aplicación de reguladores del crecimiento (Allen *et al.*, 1953; Bermúdez de Castro *et al.*, 1977) también recuerdan las formas jóvenes, pero el parecido es meramente externo.

Los *tumores genéticos*, debidos a factores inherentes a las plantas portadoras y presentes especialmente en híbridos interespecíficos (Levine, 1937; Brieger and Forster, 1942; Kehr and Smith, 1954, Kupila and Therman, 1962) poseen, en muchos casos, un aspecto semejante a los nódulos aquí estudiados. Puesto que en *Larrea* se han señalado híbridos interespecíficos naturales (Hunziker *et al.*, 1978), cabría conjeturar que los ejemplares nodulados hayan sido híbridos, y sus nódulos consecuencia de tal característica de las plantas portadoras. Sin embargo, los individuos estudiados en este trabajo son, a juzgar por su morfología foliar, genuinos representantes de las especies a que fueron asignados. Lamentablemente, los datos anatómicos disponibles corresponden a tumores caulinares y no son, por lo tanto, comparables con los presentes en raíces de *Larrea*.

También las *agallas patogénicas* presentan semejanzas externas con estos nódulos. Los tumores virales se diferencian, no obstante, por su origen y estructura (Kelly and Black, 1949), ya que nacen frente a los haces protofloemáticos de la raíz soporte y consisten en masas de elementos xilemáticos rodeadas de floema y células meristemáticas, sin acumulación de almidón. Finalmente, las *agallas de origen bacteriano* (Riker *et al.*, 1946) —la mejor conocida de las cuales es la agalla de corona— presentan considerables variaciones en cuanto a la estructura. La agalla de corona, que ha sido definida como “una masa desorganizada de tejidos hiperplásicos e hipertróficos, entremezclados con grupos de elementos vasculares malamente organizados semejantes a tráqueas” (Riker and Berge, 1935), presenta generalmente un alto grado de lignificación en sus tejidos, así como células hipertrofiadas poliploides, sin acumulación masiva de almidón. La bacteria causante se encuentra en los espacios intercelulares en la primera etapa de formación de la agalla (Lippincott and Lippincott, 1976), pero puede estar ausente durante su desarrollo ulterior (Manocha, 1970). Además de existir amplias diferencias estructurales, los nódulos de *Larrea* fueron hallados siempre en ejemplares que presentaban un estado sanitario aparentemente bueno.

## CONCLUSIONES

1. Tres de las 5 especies del género *Larrea* (*L. cuneifolia*, *L. divaricata* y *L. nitida*) presentan nódulos radicales. En una de las restantes (*L. ameghinoi*) no fueron hallados, y no existen datos para la otra (*L. tridentata*). La nodulación ocurre aparentemente sólo en algunos individuos, en ejemplares de aspecto sano y —al menos en 2 de las especies— en distintas localidades del área de distribución.

2. Los nódulos se inician como diminutas protuberancias esféricas, y luego devienen en masas irregularmente esferoidales o elipsoidales de varios centímetros de diámetro y de aspecto calloso o cerebroide, cubiertas a veces de delgadas raicillas. Desde el punto de vista anatómico consisten en hiperplasias básicamente parenquimáticas de los tejidos cortical y pericíclico de la raíz soporte, provistas de un sistema vascular poco organizado y de un meristema periférico relativamente difuso. Su rasgo histológico más notable es la acumulación masiva de almidón en el parénquima que conforma la mayor parte del volumen nodular. Aparentemente los nódulos no representan raíces laterales transformadas ni poseen microorganismos en su interior.

3. Los nódulos de *Larrea* carecen de afinidad con los distintos tipos de nódulos radicales simbióticos conocidos y con las zoocécidas. Las débiles a moderadas afinidades que se advierten con nódulos de otras *Zygophyllaceae*, "falsos nódulos", pseudonódulos, agallas traumáticas, agallas patogénicas y tumores genéticos, se reducen generalmente al aspecto exomorfológico o son sólo válidas si se consideran las etapas juveniles. No obstante, ninguno de los agentes causales respectivos puede excluirse de forma absoluta. Se considera que la etiología de estos nódulos no podrá establecerse a menos que se realicen estudios experimentales adecuados.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- AKKERMANS, A. D. L. and W. ROELOFSEN. 1980. Symbiotic nitrogen fixation by Actinomycetes in *Alnus*-type root nodules. En: W. D. P. Stewart and J. R. Gallon (Eds.). *Nitrogen fixation*, pp. 279-300. Academic Press, London.
- ALLEN, E. K. and O. N. ALLEN. 1949. The anatomy of the nodular growths on the roots of *Tribulus cistoides* L. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* 14: 179-183.
- . 1958. Biological aspects of symbiotic nitrogen fixation. En: W. Ruhland et al. (Eds.). *Encyclop. Pl. Physiol.*, vol. 8: 48-118. Springer-Verlag, Berlín.
- ALLEN, E. K., O. N. ALLEN and A. S. NEWMAN. 1953. Pseudonodulation of leguminous plants induced by 2-Bromo-3,5-Dichlorobenzoic acid. *Amer. J. Bot.* 40 (6): 429-435.
- ALLEN, O. N. and E. K. ALLEN. 1954. Morphogenesis of the leguminous root nodule. En: A. H. Sparrow et al. (Eds.). *Abn. a. Path. Pl. Growth, Brookhaven Nat. Lab. Symp. in Biol.* N° 6 (BNL-258): 209-234. U.S. Gov. Print. Off., Washington.
- ATHAR, M. and A. MAHMOOD. 1972. Root nodules in some members of *Zygophyllaceae* growing at Karachi University campus. *Pak. J. Bot.* 4 (2): 209-210.
- . 1974. Cross inoculation of *Sesbania sesban* L. with nodular extract from *Tribulus terrestris* L. *Abst. Ann. Meeting Pl. Scient.* 25-26th October 1974, p. 9.
- . 1978. Total nitrogen content and amino acid analysis of root nodules of *Zygophyllaceae*. *Ann. Rep. Biol. Research Centre Univ. Karachi*: 19-20.
- . 1979. Symbiosis between *Tribulus* rhizobia and leguminous plants. *Abst. Reg. Meeting Pl. Scient.*, p. 7.
- BERMÚDEZ DE CASTRO, F., A. CAÑIZO, A. COSTA, C. MIGUEL and C. RODRÍGUEZ-BARRUECO. 1977. Cytokinins and nodulation of the non-legumes *Alnus glutinosa* and *Myrica gale*. En: W. Newton et al. (Eds.). *Recent developments in nitrogen fixation*, pp. 539-550. Academic Press, London.
- BLOCH, R. 1954. Abnormal plant growth. En A. H. Sparrow et al. (Eds.) *Abn. a. Path. Pl. Growth, Brookhaven Nat. Lab. Symp. in Biol.* N° 6 (BNL-258): 41-54. U.S. Gov. Print. Off., Washington.
- BRIEGER, F. G. e R. FORSTER. 1942. Tumores em certos híbridos do gênero *Nicotiana*. *Bragantia* 2 (7): 259-274.
- DART, P. J. 1975. Legume root nodule initiation and development. En: J. G. Torrey and D. T. Clarkson (Eds.). *The development and function of roots*, pp. 467-506. Academic Press, London.
- DIZEO DE STRITTMATTER, C. G. 1980. Coloración con "violeta de cresyl". *Bol. Soc. Argent. Bot.* 19 (1-2): 273-276.
- HARLEY, J. L. 1959. *The biology of mycorrhizae*. Leonard Hill, London, 233 pp.
- HUNZIKER, J. H., R. A. PALACIOS y L. POGGIO. 1978. Hybridation in *Larrea* (*Zygophyllaceae*): a morphologic, cytogenic and chemiosystematic study. *Bol. Acad. Nac. Ci. Córdoba* 52 (3-4): 281-314.
- ISSATSCHENKO, B. L. 1913. Über die Wurzelknöllchen bei *Tribulus terrestris* L. *Izvestija (Glavnyj botanicheskiy sad, Leningrad)* 13: 23-31. (No visto).
- KEHR, A. E. and H. H. SMITH. 1954. Genetic tumors in *Nicotiana* hybrids. En: A. H. Sparrow et al. (Eds.) *Abn. a. Path. Pl. Growth, Brookhaven Nat. Lab. Symp. in Biol.* N° 6 (BLN-258): 55-78. U.S. Gov. Print. Off., Washington.
- KELLY, S. M. and L. M. BLACK. 1949. The origin, development and cell structure of a virus tumor in plants. *Am. J. Bot.* 36: 65-73.
- KUPILA, S. and E. THERMAN. 1962. Anatomical observations on genetic tumors and crown gall. *Ann. Bot. Soc. "Vanamo"* 32: 1-21.

- LANGE, R. T. 1966. Bacterial symbiosis with plants. En: S. Mark Henry (Ed.). *Symbiosis*, vol. 1: 99-170. Academic Press, New York and London.
- LEIDERMAN, J. y R. MATUSI, 1968. Formaciones radiculares en *Larrea divaricata*. *Revista Industrial y Agrícola de Tucumán* 45 (2): 95-106.
- LEVINE, M. 1937. Tumors of tobacco hybrids. *Am. J. Bot.* 24: 250-256.
- LIPPINCOTT, J. A. and B. B. LIPPINCOTT. 1976. Morphogenic determinants as exemplified by the crown-gall disease. En: R. Heitefuss and P. H. Williams (Eds.). *Encyclop. Pl. Physiol.*, n.s. 4: 356-388. Springer-Verlag, Berlin.
- MANOCHA, M. S. 1970. Fine structure of sunflower crown gall tissue. *Can. J. Bot.* 48: 1455-1458.
- MONTASIR, A. H. and G. H. SIDRAK. 1952. Root nodulation in *Zygophyllum coccineum* L. *Bull. Inst. Fouad I du Désert* 2 (1): 68-70.
- MOSTAFA, M. A. and M. Z. MAHMOUD. 1951. Bacterial isolates from root nodules of *Zygophyllaceae*. *Nature (London)* 167: 446-447.
- RIKER, A. J. and T. O. BERGE. 1935. Atypical and pathological multiplication of cells approached through studies of crown gall. *Am. J. Cancer* 25: 310-357.
- RIKER, A. J., E. SPOERL and A. E. GUTSCHE. 1946. Some comparisons of bacterial plant galls and of their causal agents. *Bot. Rev.* 12: 57-82.
- SABET, Y. S. 1946. Bacterial root nodules in the *Zygophyllaceae*. *Nature (London)* 157: 656-657.
- SCHNACK, B. y G. COVAS. 1946. Nódulos radiculares en *Larrea divaricata* Cav. *Rev. Argent. Agron.* 13: 235-237.
- WITTMANN, W., F. J. BERGERSEN and G. S. KENNEDY. 1965. The coralloid roots of *Macrozamia communis* L. Johnson. *Austr. J. Biol. Sci.* 18: 1129-1134.