

ONTOGENIA Y MORFOLOGIA DE LAS CAVIDADES LISIGENAS DE *HETEROPHYLLAEA PUSTULATA* (*RUBIACEAE*)

POR GRACIELA MONICA TOURN¹

SUMMARY

The ontogeny and morphology of lysigenous cavities in leaves, stems and flowers of *Heterophyllaea pustulata* Hook. f. (*Rubiaceae*) are described and illustrated; furthermore, the authoress discusses the differences between these structures and the domatia and bacterial leaf nodules shown by other *Rubiaceae*.

INTRODUCCION

En el presente trabajo se describen la ontogenia y la morfología de las cavidades que se observan en tallos, hojas y flores de *Heterophyllaea pustulata* Hook. f. Esta especie que habita en el noroeste argentino y sur de Bolivia, es un arbusto de 1 a 2 m de altura, hasta 3 m en casos extremos. Se la conoce con el nombre vulgar de "ceguadera" porque causa ceguera en el ganado que la utiliza como forraje (Hansen y Martiarena, 1967).

Hooker f. (1873), al describir la especie, señaló la existencia de "pústulas", lo que dio origen al epíteto específico. Dicha característica y la presencia de hojas fuertemente crenadas hizo que la considerara como un representante anómalo de Rubiáceas.

Solereder (1908, 1911) observó y describió las "glándulas" en tallos, flores y hojas.

Zimmermann (1902), al referirse a la presencia de "nódulos bacterianos" en las hojas de algunas Rubiáceas tropicales del género *Pavetta*, supuso que las "pústulas" de *Heterophyllaea pustulata* Hook. f. tendrían la misma estructura y que, probablemente, también serían de origen bacteriano. En 1967, Lersten y Horner describieron la formación de los nódulos bacterianos en las hojas de *Psychotria bacteriophila* Valet y, poco después, Van Hove (1972) en las de *Neorosea andogensis* (Hiern) N. Hallé.

¹ Laboratorios de Botánica "L. R. Parodi", Cátedra de Botánica, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.

Para algunas especies de esta familia, también se citaron estructuras llamadas "domacios". Mariani (1908) los observó en 25 especies de *Coffea* y Lakon (1921) describió cavidades similares ("krypten") en *Coprosma baueri* Endl. Trabajos posteriores de Adamoli de Barros (1959, 1960 a, 1960 b, 1961 a, 1961 b), confirmaron la presencia de domacios en *Coffea* describiendo su origen y morfología.

Según Lersten y Horner (1976), algunas especies de *Pavetta* y *Psychotria* tienen nódulos y domacios, y sugieren que ambas estructuras son independientes.

MÉTODOS Y MATERIALES

El material utilizado (tallos, hojas, flores y yemas) fue fijado vivo en FAA, deshidratado e incluido en parafina, cortado en secciones de 6 a 10 micrómetros y luego teñido con safranina-verde rápido. Las hojas adultas fueron diafanizadas con el método de Dizeo de Strittmatter (1973) y coloreadas con safranina.

Las fotografías de las superficies y cortes transversales se realizaron con el microscopio electrónico de barrido. Los taninos se determinaron con el reactivo de Jensen.

La ontogenia de las cavidades foliares, desde sus estadios más tempranos, se estudió en cortes transversales seriados de yemas, y sus formas y tamaños definitivos se observaron en cortes transversales de hojas adultas, flores y tallos.

Los materiales estudiados se citan seguidamente:

Material estudiado

Cult. Inst^o. de Botánica Darwinion (origen desconocido), leg. Bacigalupo, 14-XII-53 (SI). — *Prov. Jujuy*: Yala, leg. Burkart (SI 11266). — Yala, Correa 4462 (BAB). — Dpto. San Antonio, Cerro Negro, leg. Cámara Hernández y Miente A. 15-III-79 (BAA 16696, 16697, 16698).

OBSERVACIONES

En las hojas, las cavidades se observan en las escotaduras del margen y distribuidas irregularmente en la lámina, el pecíolo y las estípulas (Fig. 1 A). Las primeras son de mayor tamaño, pero todas se encuentran incluidas en el mesofilo, muchas veces próximas a los nervios principales y secundarios (Fig. 1 A-B). Dichas cavidades se extienden en algunos casos, hasta ambas epidermis (Lám. 1 E).

En la región de las cavidades la epidermis abaxial presenta células con las paredes anticlinales menos irregulares que las del resto del tejido y con una densidad estomática menor o nula (Fig. 1 C-D).

Las cavidades también están presentes en los tallos, generalmente cercanas al tejido dérmico y en las flores. En estas últimas aparecen

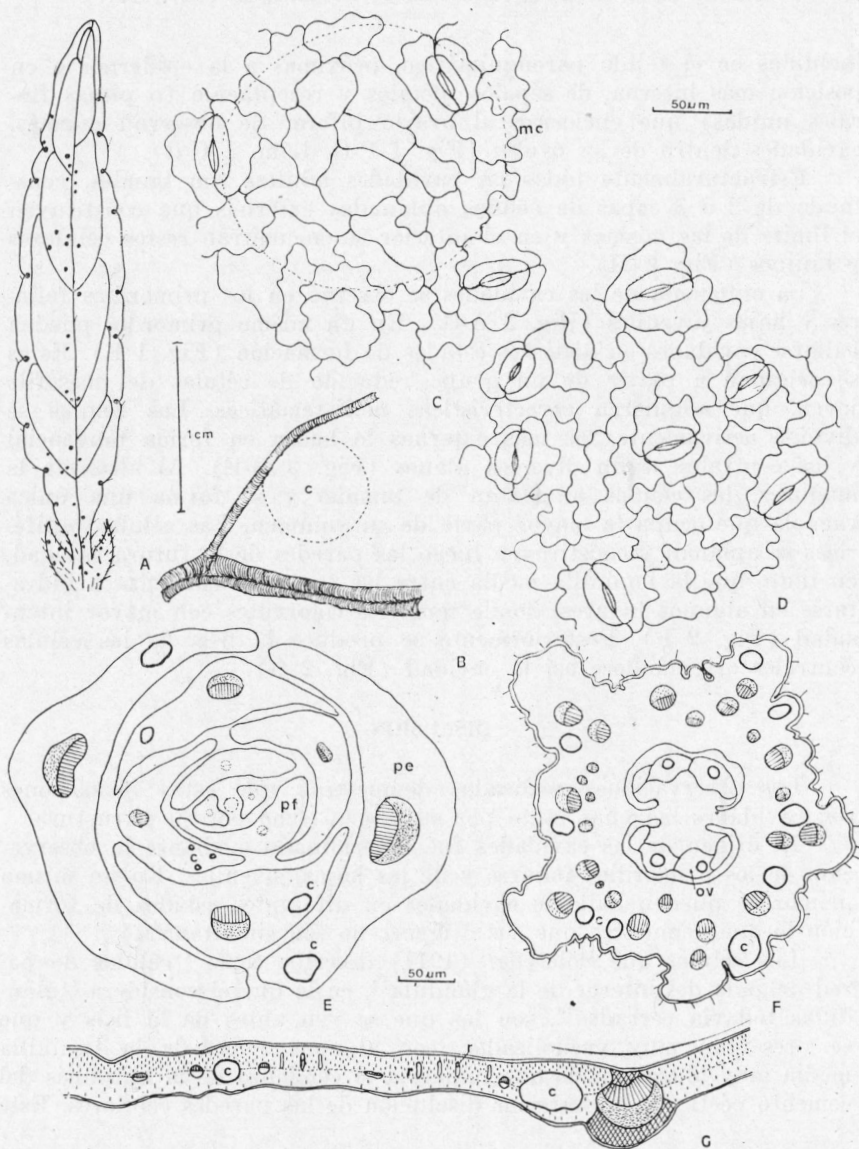


FIG. 1. — *Ubicación topográfica de las cavidades.* A: hoja diafanizada. Ubicación de las cavidades; B: detalle de una terminación vascular con una cavidad; C-D: epidermis abaxial. C: epidermis en la región de la cavidad. D: epidermis fuera de las cavidades; E: corte transversal de una yema perulada; F: corte transversal del receptáculo y ovario; G: corte transversal de una hoja adulta; *mc*: margen de la cavidad por transparencia; *ov*: óvulos; *c*: cavidad; *pe*: pérulas; *pf*: primordios foliares; *r*: idioblasto con ráfides.

incluidas en el tejido parenquimático, próximas a la epidermis o en posición más interna, de sépalos, pétalos y receptáculo (o piezas florales unidas) que encierran al ovario ínfero. Se observan además, cavidades dentro de los óvulos (Fig. 1 F-G, Lám. 1 C-D).

Estructuralmente todas las cavidades adultas son iguales, constando de 2 ó 3 capas de células aplanadas externas que constituyen el límite de las mismas y en el interior se encuentran restos celulares y taninos (Fig. 2 H).

La ontogenia de las cavidades se observó en los primordios foliares y hojas juveniles (Fig. 2 A-G). En un mismo primordio pueden hallarse cavidades en distintos estados de formación (Fig. 1 E). Estas se originan a partir de un grupo reducido de células del mesofilo joven, que adquieren características meristemáticas. Las células se dividen activamente, las más externas lo hacen en forma tangencial y las centrales según diversos planos (Fig. 2 B-E). Al alcanzar la madurez, las células aumentan de tamaño y se forma una única vacuola que ocupa la mayor parte de su volumen. Las células periféricas se aplanan y constituyen luego las paredes de la futura cavidad, en tanto que la laminilla media entre las centrales comienza a hidratarse en algunos lugares, donde toma los colorantes con mayor intensidad (Fig. 2 F). Posteriormente se produce la lisis de las células centrales originándose así la cavidad (Fig. 2 G).

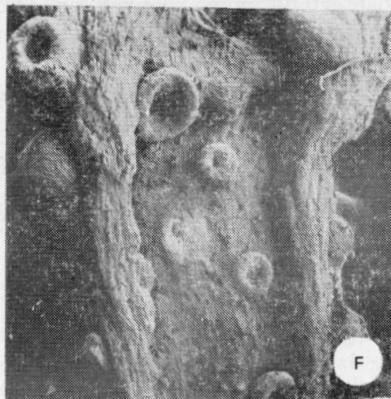
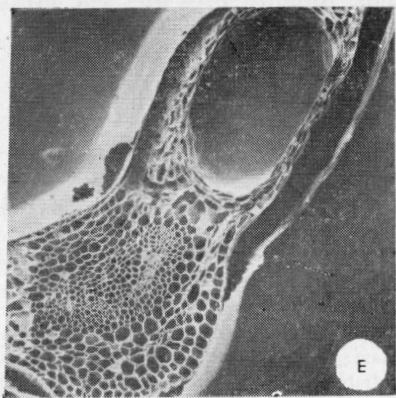
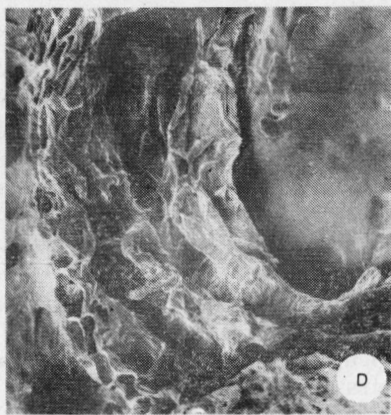
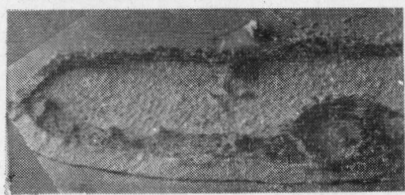
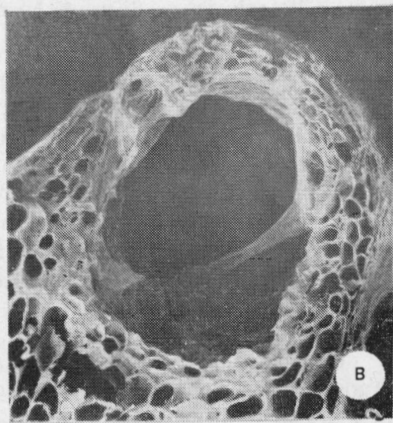
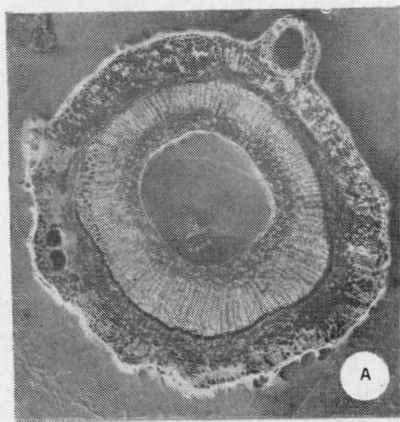
DISCUSION

Las observaciones realizadas demuestran que estas formaciones son cavidades lisígenas tanto por su origen como por su estructura.

El origen de las cavidades fue determinado mediante la observación de los primordios foliares y de las hojas juveniles. En un mismo primordio pueden hallarse cavidades en diferentes estados de formación lo que demuestra que sus orígenes no son simultáneos.

Las células que Solereder (1911) describe como "células de pared delgada del interior de la glándula", en lo que él considera "glándulas todavía cerradas", son las que se ven antes de la lisis y que se presentan muy vacuolizadas, con algunas zonas de la laminilla media muy hidratada, lo que indicaría el comienzo de la hidrólisis del cemento péctico y la posterior disolución de las paredes celulares. Este

LÁM. 1. — *Observación de las cavidades con el microscopio electrónico de barrido (MEB)*. A-B: corte transversal del tallo; A: aspecto general, B: detalle de la cavidad; C-D: corte transversal del pétalo; C: aspecto general; D: detalle de la cavidad y de las capas parietales aplanadas; E: corte transversal de una hoja adulta con una cavidad madura; F: vista superficial del receptáculo con varias cavidades. Escalas: en A-C y E: 0,5 mm; en B-D y E: 50 μ m.



proceso es similar al que Fohn en 1935 describió para *Citrus medica* L.

Las cavidades de la especie estudiada recibieron diferentes denominaciones. Hooker *f.* en 1873, cuando describió la especie, las llamó "pústulas", debido a su aspecto externo, ya que no observó su morfología interna. El nombre de "glándulas", dado por Solereder en 1911, no es del todo incorrecto según la definición de Font Quer (1953). No obstante se considera más apropiada la designación de cavidades lisígenas porque indica el origen de las mismas, ya que los productos de las cavidades derivan de la lisis de las células y no de una secreción de las mismas.

Con respecto a los domacios, que fueron citados por Mariani (1908) y Adamoli de Barros (1959, 1960 a, 1960 b, 1961 a, 1961 b) en *Coffea*, y por Lakon (1921) en *Coprosma baueri* Endl., éstos presentan una ontogenia y estructura diferentes a las cavidades descriptas en este trabajo.

Los nódulos bacterianos a que se refirieron Zimmermann en 1902, Lersten y Horner en 1967 y Van Hove en 1972, se inician a partir de las cavidades subestomáticas. La infección bacteriana se realiza por los estomas, y es posibilitada por la secreción mucilaginosa que producen los pelos pluricelulares ramificados presentes en las estípulas. Las bacterias se alojan en la cavidad subestomática y las células del mesófilo vecinas se introducen parcialmente en ella, formándose el nódulo. Por lo tanto su origen es diferente al de las cavidades presentes en *Heterophyllaea pustulata* Hook. *f.*

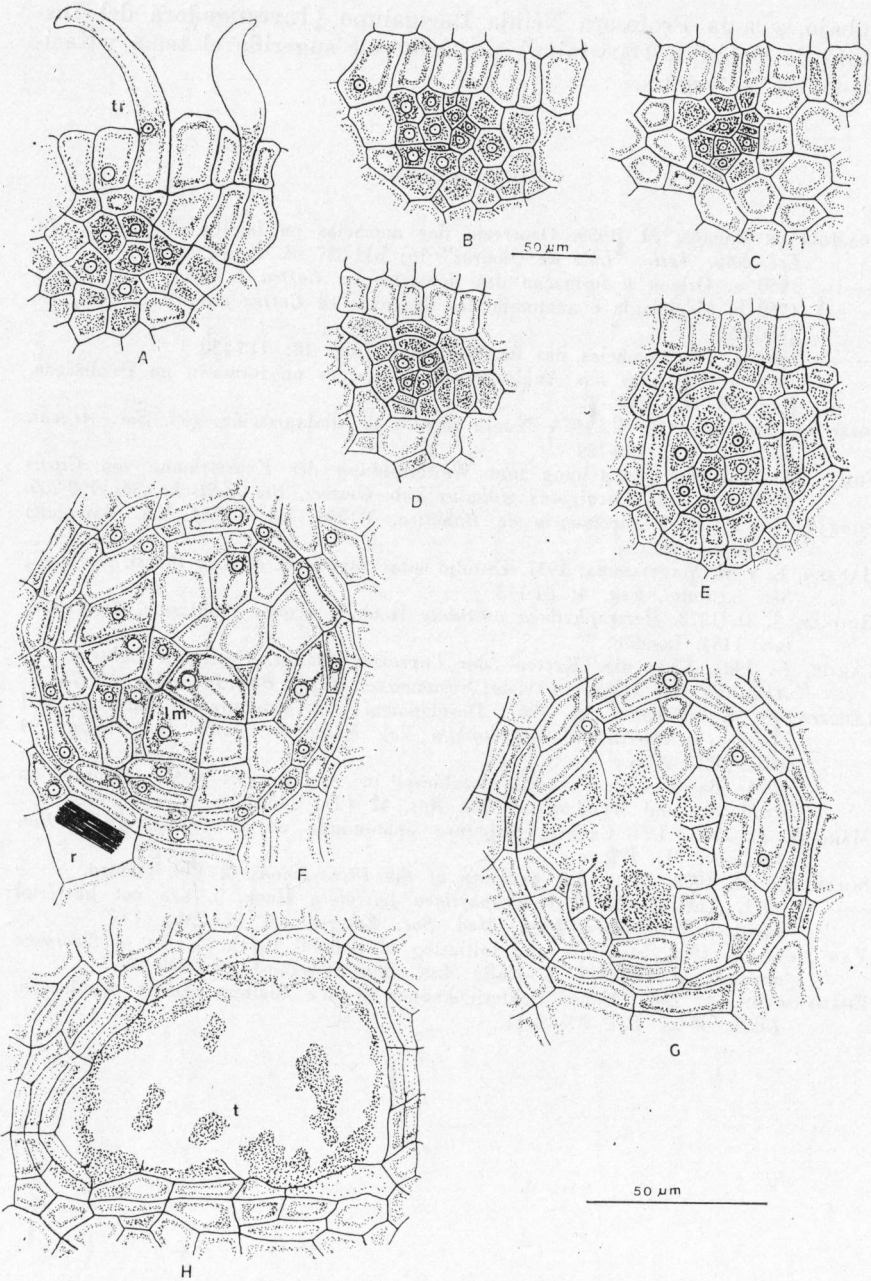
La presencia de bacterias en las cavidades lisígenas (pústulas) no fue indagada, pero sería de interés hacerlo considerando que si bien no son semejantes estructuralmente a los nódulos descriptos en otras Rubiáceas, podrían alojar microorganismos.

Solereder (1911), consideró que debido a la ausencia de estomas en el tejido epidérmico que cubre las cavidades, no habría infección bacteriana como ocurre en los nódulos foliares presentes en otras especies de Rubiáceas.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a la Dra. Elena Ancíbor, Profesora Titular de la Cátedra de Anatomía Vegetal de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, por la dirección del

FIG. 2. — *Ontogenia de las cavidades lisígenas*. A-D: cuatro primeros estadios de la cavidad; E: estadio intermedio; F: cavidad desarrollada, paso previo a la lisis; G: iniciación de la lisis en un primordio foliar; H: cavidad madura en una hoja adulta. *lm*: laminilla media hidratada; *r*: idioblasto con ráfides de oxalato de calcio; *t*: taninos; *tr*: tricomas.



trabajo, y a la Profesora Nélida Bacigalupo (Investigadora del Instituto de Botánica Darwinion) por haberme sugerido el tema y facilitado los materiales.

BIBLIOGRAFIA

- ADAMOLI DE BARROS, M. 1959. Ocorrencia das domacias na familia *Rubiaceae*. *An. Esc. Sup. Agric. "Luiz de Queiroz"* 16: 311-337. S. Paulo.
- 1960 a. Origen e formacao das domacias en *Coffea* L. *Ibid.* 17: 131-138
- 1960 b. Morfología e anatomía das domacias en *Coffea arabica* L. *Ibid.* 17: 165-206.
- 1961 a. Das domacias nas Angiospermas. *Ibid.* 18: 113-130.
- 1961 b. Domacias nas Angiospermas. Variações na forma e na localizaçao. *Ibid.* 18: 131-146.
- DIZEO DE STRITTMATTER, C. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15 (1): 125-129.
- FOHN, M. 1935. Zur Entstehung und Weiterbildung der Exkretäume von *Citrus medica*, L. und *Eucalyptus globulus* Lab. *Oesterr. Bot. Zeitschr.* 84: 198-209.
- FONT QUER, P. 1953. *Diccionario de Botánica*, 1-1244. Ed. Labor S.A. Barcelona (Reimpr. 1965).
- HANSEN, E. y M. MARTIAREÑA. 1967. Estudio sobre toxicidad. *Revista Invest. Agropec., Ser. 5, Patol. Veg.* 4: 81-113.
- HOOKE, J. D. 1873. *Heterophyllaea pustulata* Hook. *f. Icones Plantarum*, 3erd. Ser., tab. 1134. London.
- LAKON, G. 1921. Über die "Kryten" der *Coprosma* Blätter. *Centralbl. Bakteriol.* 2. Abth. 53: 1-6 (Obra no vista; resumen en *Just's Bot. Jahresber.* 2: 75).
- LERSTEN, N. & H. HORN JR. 1967. Development and structure of bacterial leaf nodules in *Psychotria bacteriophila* Val. *Rubiaceae. Jour. Bacteriology* 94 (6): 2027-2036.
- 1976. Bacterial leaf nodule symbiosis in Angiosperms with emphasis on *Rubiaceae* and *Myrsinaceae*. *Bot. Rev.* 42 (2): 145-214.
- MARIANI, J. 1908. Les Cafiers. Structure anatomique de la feuille. *Just's Bot. Jahresber.* 1: 472.
- SOLEREDER, H. 1908. *Systematic anatomy of the Dicotyledons*. 2 Vol. Oxford.
- 1911. The glands of *Heterophyllaea pustulata* Hook. *f.* are not bacterial cavities. *Sitzungsber. Phys. Med. Soc. Erlagen* 43: 233-236.
- VAN HOVE, C. 1972. Structure and initiation of nodules in the leaves of *Neorosea andongensis* (Hiern) N. Hallé *Ann. Bot. (London)* 36: 259-262.
- ZIMMERMANN, A. 1902. Ueber Bakterienknoten in den Blättern einiger Rubiaceen. *Jahrb. Wiss. Bot.* 37: 1-11.