

APROXIMACION AL ESTUDIO DE LAS EQUISETACEAS IBERICAS, III. ACERCA DEL CONO DEL GENERO *HIPPOCHAETE* MILDE

J. IRANZO, M. VILAR, A. IBARS & A.E. SALVO

RESUMEN: Se realiza una descripción anatómica de cada una de las partes que constituye el cono de las especies ibéricas del género *Hipochaete* (*H. ramosissima* (Desf.) Bruhin, *H. hyemalis* (L.) Bruhin e *H. variegata* (Schleicher) Bruhin).

SUMMARY: An anatomic description of every constituent part of the genus *Hipochaete* (*H. ramosissima* (Desf.) Bruhin, *H. hyemalis* (L.) Bruhin and *H. variegata* (Schleicher) Bruhin) is exposed.

INTRODUCCION

En este tercer artículo de la serie llevamos a cabo una síntesis de los resultados obtenidos del estudio anatómico del cono en el género *Hipochaete*, aplicando finalmente los datos en la diferenciación taxonómica de las especies ibéricas (*H. ramosissima* (Desf.) Bruhin, *H. hyemalis* (L.) Bruhin, *H. variegata* (Schleicher) Bruhin). Una profunda revisión acerca de la morfología y evolución de esta estructura ya fué llevado a cabo por Browne (1912, 1920, 1921, 1933, 1941) y Page (1972).

La metodología aquí seguida es la misma que ya se describió en los dos artículos anteriores de la serie (cfr. Iranzo, Vilar & Salvo, 1985; Iranzo, Prada, Vilar & Salvo, 1986). El material utilizado es muy cuantioso, por lo que su citación sería demasiado prolija y tal vez innecesaria en el marco del trabajo planteado. Pliegos testigos del material utilizado se encuentran depositados en los herbarios MGC y VAF.

En el presente artículo, para denominar a la unidad diseminante del esporófito utilizamos el término "cono" (cfr. Font-Quer, 1953; Hauke, 1963; Browne, 1912, 1920, 1921, 1933 y 1941; Sporne, 1962), frente a aquellos muy generalizados en la bibliografía de "estróbilo" (Bierhorst, 1971; Boureau, 1971; Tryon & Tryon, 1982) o "espiga" (Duval-Jouve, 1864; Milde, 1867). Estos conos están constituidos por estructuras peltadas que se disponen verticiladamente sobre un "eje". Estas estructuras han sido definidas por muchos autores bajo los términos de "esporangióforos" (Bierhorst, 1971; Boureau, 1971; Browne, 1920; Page, 1972; Sporne, 1962; Tryon & Tryon, 1982) o

"esporófilos" (Hauke, 1963). La utilización de dichos términos está en muchos casos relacionada con la interpretación filogenética que se postula. En nuestra opinión, la especialización de dicha estructura es tal que no cabe el establecimiento de homologías para su designación y en consecuencia utilizamos aquel específicamente propuesto para definirlo: "clipeolo" (cfr. Font-Quer, 1953). Estos clipeolos presentan un "pedículo" que se desarrolla perpendicularmente al eje del cono, estando terminado por un "escudete" de contorno hexagonal (a veces pentagonal) en cuya cara adaxial llevan varios esporangios. En la base del cono, inmediatamente por debajo del último verticilo de clipeolos, y por encima de la vaina apical aparece, rodeando al eje del cono, una corona de formaciones estériles que se denomina "anillo del cono". Denominamos "pedúnculo del cono" al segmento de eje que transcurre entre el último nudo del tallo y el anillo del cono.

RESULTADOS

Pedúnculo del cono

El pedúnculo del cono responde anatómicamente a una estructura de transición, es decir, en este segmento la ordenación histológica de los vástagos vegetativos va a sufrir una serie de modificaciones para lograr la organización definitiva del cono. Básicamente, en las tres especies estudiadas se observa un modelo común. Así, exteriormente aparece una epidermis homogénea, mono-, bi- o incluso triestrata, constituida por células prismáticas de ángulos redondeados. Por debajo de esta epidermis aparece un parénquima general formado por células de carácter prosenquimatoso entre las que aparecen abundantes espacios intercelulares. En el seno de este parénquima se encuentran inmersos los haces vasculares.

La Banda de Caspary es una de las excepciones al comportamiento anatómico homogéneo del pedúnculo del cono en las tres especies ibéricas de *Hippochaete*. De esta forma, se pudo comprobar, al observar cortes seriados en dirección apical, que mientras que en *H. variegata* e *H. hyemalis* esta va individualizándose para cada haz vascular, en *H. ramosissima* desaparecía progresivamente.

Igualmente, constituye una excepción a la homogeneidad organizativa del pedúnculo del cono la presencia o no de tejidos parenquimáticos en el centro de este ya que, mientras que en *H. ramosissima* aparece dicho pedúnculo como una estructura maciza, por prolongarse el crecimiento del parénquima hasta el mismo centro, en *H. hyemalis* e *H. variegata* la estructura es hueca.

Anillo del cono

Del análisis llevado a cabo sobre cortes transversales realizados sobre los elementos que constituyen el anillo del cono, las observaciones más destacables son: Por una parte, la distinta morfología que presentan las células epidérmicas; así, las de la superficie basiscópica son isodiamétricas y muy similares a aquellas que se disponen en la región abaxial del escudete de los clipeolos y las de la región acroscópica prismáticas, como las de la región adaxial del escudete (Lám. 1, A y C), presentando estomas no funcionales intercalados. Por otra parte, en varias ocasiones, se ha apreciado la existencia de algún esporangio rudimentario situado en el lado acroscópico de los elementos que constituyen el anillo (Lám. 1, B). Así

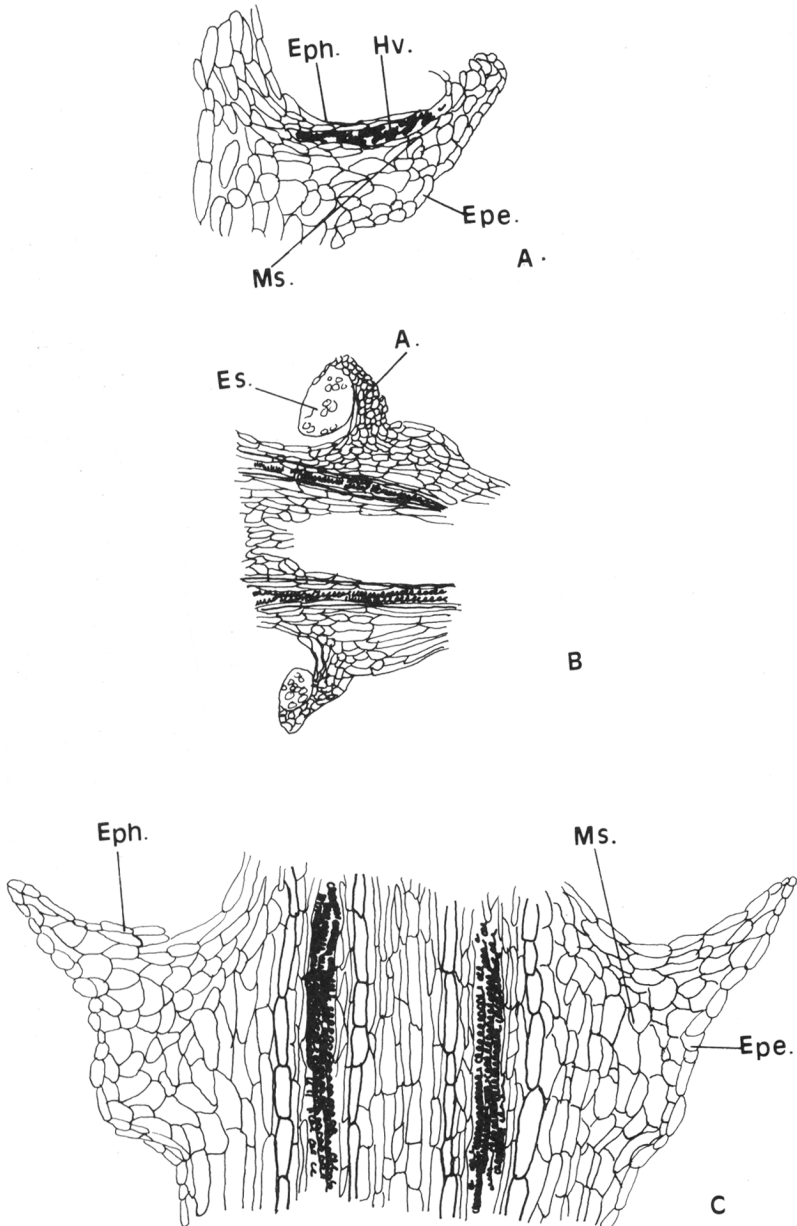


Lámina 1.- Secciones longitudinales del anillo del cono. A. Detalle de la vascularización en *H. hyemalis*. (X 400); B. Esporangio en fase de transformación en *H. hyemalis*. (X 100); C. Anillo de *H. ramosissima*. (X 100). (A: Anillo del cono; Epe: Epidermis basioscópica; Eph: Epidermis acroscópica; Es: Esporangio; Hv: Haz vascular; Ms: Mesófilo).

mismo, con carácter ocasional, se ha observado la presencia de un corto haz vascular que se adentra en los elementos próximos a la superficie acroscópica (Lám. 2, A).

Todas estas observaciones pensamos que se tratan de buenas evidencias que corroboran aquellas hipótesis que aducen el origen del "annulus" a partir de un verticilo de clipeolos (cfr. Barrat, 1920, Page, 1972). Frente a esta hipótesis se han emitido otras que postulaban que el origen del annulus se encontraría en la modificación de la vaina apical (Boureau, 1971).

Eje del cono

La organización del eje del cono es relativamente simple y responde a aquella ya iniciada en el pedúnculo. Una epidermis, de células que aumentan progresivamente su longitud a medida que se aproximan a los verticilos de clipeolos, cubre a un parénquima colenquimatoso que prácticamente ocupa toda la sección del corte, quedando tan sólo interrumpido por los haces vasculares.

Los haces vasculares recorren toda la longitud del cono, desde la base hasta el ápice, lo cual va a provocar la deformación del clipeolo terminal, manifestándose en la presencia en éste de un conspicuo ápículo. Este estado característico va a ser de un gran valor para separar los dos géneros de equisetáceas.

La disposición de los haces vasculares es distinta según las especies. Así, en *H. ramosissima* son colaterales (Lám. 2, D), en *H. hyemalis* protostélicas (Lám. 2, F), y pseudoprotostélicas (Lám. 2, E) en *H. variegata*, por cuanto debido a la poca elongación que sufre el eje, permanece el protoxilema como funcional, obligando al floema a disponerse en torno al xilema.

Al igual que en el caso del pedúnculo, el cono puede presentarse hueco o macizo, dependiendo del grado de desarrollo del parénquima. Si bien, tal como entonces, *H. ramosissima* presenta el eje macizo (Lám. 2, C) e *H. variegata* hueco (Lám. 2, A), en *H. hyemalis* es macizo (Lám. 2, B), en contraposición a como se mostraba su pedúnculo.

Clipeolos

La sección transversal del pedúnculo de los clipeolos muestra que el contorno de este varía dependiendo de la presión a que se encuentran sometidos por la formación de los esporangios; lo más frecuente es que este caso sea pentagonal o hexagonal. La organización anatómica de dicho pedículo responde al siguiente modelo: 1) Epidermis de células prismáticas, 2) Parénquima general constituido por células de iguales características que la epidermis, con la excepción de presentar paredes celulares más tenues, 3) Haces vasculares, cuyo floema es perixilemático; el comportamiento de la Banda de Caspary es similar al de otras estructuras anteriormente comentadas (ausente en *H. ramosissima* y presente en *H. variegata* e *H. hyemalis*).

El escudete está constituido por una epidermis formada por un conjunto de células redondeadas o elípticas de margen sinuoso. Estas células, en su parte externa, presentan un estrato silíceo con mamelas y pílulas, distintas a las de las células del tallo y sin orden aparente. Interiormente aparece un grueso parénquima general caracterizado por presentar abundantes meatos. El haz vascular, de características

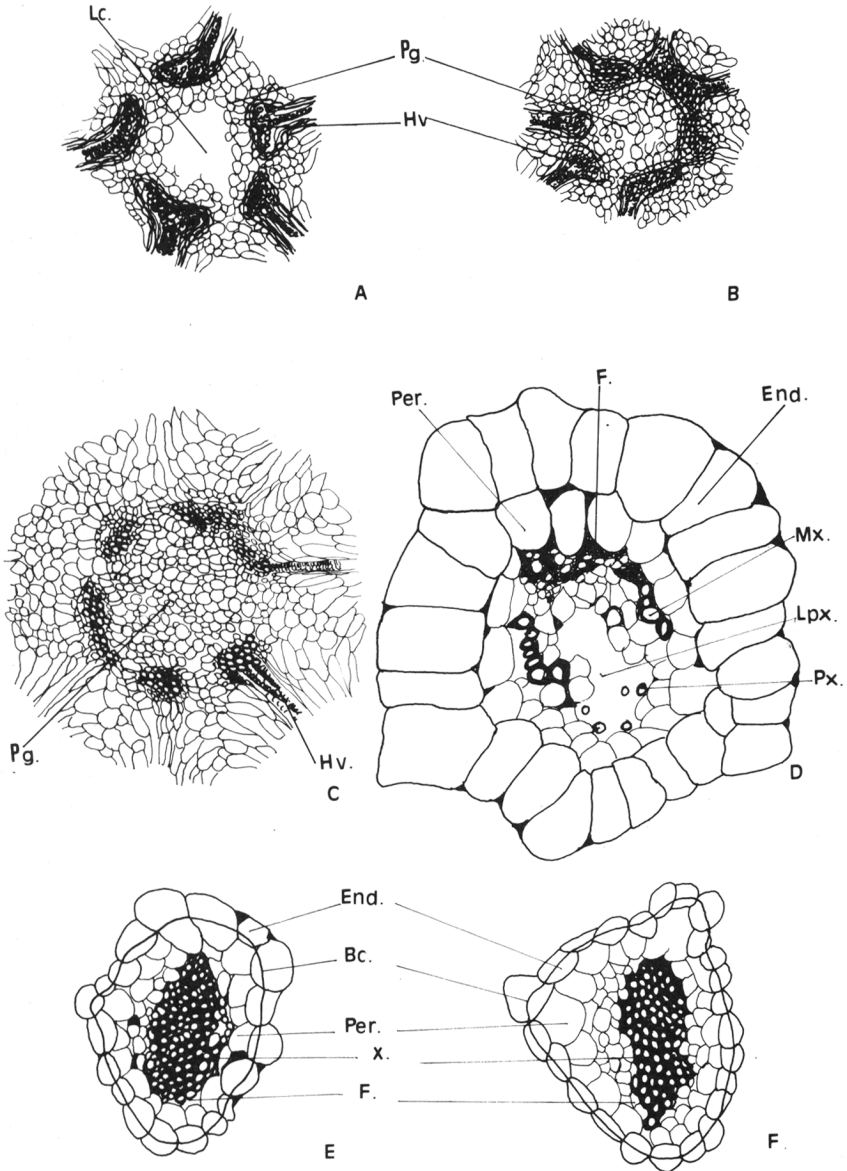


Lámina 2.- Sección transversal del eje central, A, B y C (X 100) y del haz vascular D, E y F (X 600). A y E *H. variegata*, B y F *H. hyemalis*; C y D *H. ramosissima*. (Bc: Banda de Caspary; End: Endodermis; F: Floema; Hv: Haz vascular; Lc: Laguna central; Lpx: Laguna protoxilemática; Mx: Metaxilema; Per: Periciclo; Pg: Parénquima general; Px: Protoxilema; X: Xilema).

similares a las del pedículo, penetra en el escudete, hasta que a una determinada altura comienza a bifurcarse para ofrecer finalmente tantos aportes vasculares como esporangios aparecen.

El esporangio en formación se caracteriza por presentar una pared generalmente triestratificada que contiene a las células madres del esporangio. Se ha observado que a medida que estos esporangios van madurando degeneran los estratos más internos de dicha pared. Esta observación se contrapone con aquella de Bierhorst (1971), quien admite que serían las más externas las que desaparecerían. El resultado final, una vez alcanzada la madurez es una pared uniestratificada, si bien excepcionalmente pueden observarse dos o incluso tres. Las células que componen dicha pared son tenues, presentando engrosamientos anillados y espiralados, predominando estos últimos y restringiéndose los anillados a la zona de la línea de dehiscencia, que discurre longitudinalmente al eje del clipeolo.

CONCLUSIONES

1. Los resultados de las observaciones realizadas sobre el pedicelo del cono demuestran su carácter anatómico transicional entre las estructuras vegetativas y reproductoras, de ahí que se concluya que éste no debe ser considerado como una estructura estrictamente reproductora.
2. Las observaciones realizadas apoyan un origen reproductor, y no vegetativo, del anillo del cono; entendiéndose que dicho estado se habría conseguido por regresividad, debido probablemente a la acomodación de dicho verticilo a fin de conseguir un mayor hermetismo en el cono durante el estado de inmadurez.
3. A raíz de las observaciones realizadas se plantea que la transición del estado triestratificado al monoestratificado de la pared del esporangio, durante la maduración, se produce por degeneración de las capas internas, y no de las externas.
4. En seis fases distintas pueden descomponerse los caracteres derivados del estudio anatómico del cono: Banda de Caspary (en el pedúnculo del cono, eje del cono y pedículo del clipeolo), médula (en pedúnculo y eje del cono) y disposición de los haces vasculares en el eje del cono. Los estados característicos en todos los casos presentan rangos no solapables, siendo constantes y por tanto de alta fiabilidad diagnóstica.
5. Desde un punto de vista cladista, el estado característico "ausencia de Banda de Caspary" sería considerado como apomórfico frente a la presencia de dicha banda, que sería plesiomórfico. Así mismo, frente al carácter medulado, el estado característico "macizo" sería considerado como apomórfico. De igual manera, serían considerados los haces vasculares colaterales, frente a los protostélicos, configurando los pseudoprotosélicos un estadio intermedio. En base a dichas consideraciones *H. ramosissima*, desde un punto de vista anatómico, presentaría un cono más especializado, que los de *H. hyemalis* e *H. variegata*.

BIBLIOGRAFIA

- BARRAT, K. -1920- A contribution to our knowledge of the vascular system of the genus *Equisetum*. *Ann. Bot.* 34:201-235.
- BIERHORST, D.W. -1971- *Morphology of vascular plants*. New York.

- BOUREAU, E. -1971- *Les Sphénophytes. Biologie et Historie evolutive.* Paris.
- BROWNE, I.M.P. -1912- Contribution to our knowledge of the anatomy of the cone and fertile stem of *Equisetum*. *Ann. Bot.* 26:663-703.
- BROWNE, I.M.P. - 1920- A third contribution to our knowledge of the anatomy of the cone and fertile stem of *Equisetum*. *Ann. Bot.* 34:237-263.
- BROWNE, I.M.P. -1921- A fourth contribution to our knowledge of the anatomy of the cone and fertile stem of *Equisetum*. *Ann. Bot.* 35:427-456.
- BROWNE, I.M.P. - 1933- A fifth contribution to our knowledge of the anatomy of the cone and fertile stem of *Equisetum*. *Ann. Bot.* 47:459-475.
- BROWNE, I.M.P. - 1941- A sixth contribution to our knowledge of the anatomy of the cone and fertile stem of *Equisetum*. *Ann. Bot. N.S.* 5:425-453.
- DUVAL-JOUVE, J. -1864- *Histoire naturelle des Equisetum de France.* Paris.
- FONT-QUER, P. -1953- *Diccionario de Botánica.* Barcelona.
- HAUKE, R.L. - 1963- A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete*. *Nova Hedwigia* 8:1-123.
- IRANZO, J., VILAR, M. & SALVO, A.E. -1985- Aportaciones al conocimiento del género *Equisetum* L. I. Descripción de los cicrorcaracteres de *A. palustre*. *Acta Bot. Malacitana.* 10:33-40.
- IRANZO, J., PRADA, C., VILAR, M. & SALVO, A.E. -1986- Aportaciones al conocimiento del género *Equisetum* L. II. E. x littorale Rupr. *Acta Bot. Malacitana* 11:147-151.
- MILDE, J. -1867- *Monographia Equisetorum.* *Nova Acta Peop.- Carol.* 32(2).
- PAGE, C.N. -1972- An interpretation of the morphology and evolution of the cone and shoot of *Equisetum*. *Bot. J. Linn. Soc.* 65:359-397.
- SPORNE, K.R. -1962- *The morphology of Pteridophytes.* London.
- TRYON, R. & TRYON, A. -1982- *Ferns and allied plants.* New York.