

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA  
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO  
REVISTA DEL MUSEO DE LA PLATA  
( NUEVA SERIE )

Tomo XIII

1984

Botánica 77

---

ONTOGENIA Y SEMOFILISIS DE LAS LENTICELAS DE  
ALGUNAS FILICOPHYTA, CON ESPECIAL REFERENCIA  
A LAS PRESENTES EN BLECHNUM CHILENSE  
(KAULF.) METT.

Por

Cristina H. Rolleri(\*)

INTRODUCCION

En este trabajo se da a conocer un estudio morfológico llevado a cabo sobre las lenticelas observadas en elementos de algunas familias de *Filicophyta*.

Se han tomado en consideración los aspectos siguientes: ontogenia y desarrollo de las lenticelas de *Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett. y un estudio comparativo de las mismas con las presentes en otras *Filicophyta* (*Marattiaceae*, *Cyatbeaceae*, *Plagiogyryaceae*); la historia del término lenticela, con comentarios críticos sobre el uso y extensión aplicables al mismo; una interpretación de la semofilisis probable de las estructuras en cuestión y, finalmente, un breve comentario sobre su valor como un carácter sistemático más, en los grupos que las poseen.

---

(\*) Cátedra de Introducción a la Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, 1900 La Plata, Argentina. Investigador del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

## HISTORIA DEL CONCEPTO DE LENTICELA

La primera mención del término lenticela se debe a De Candolle (1825) quien lo usó para designar las estructuras que se estudiarán aquí, presentes en pecíolos y raquis de helechos, pero con una interpretación fisiológicamente errónea, ya que les asignó una función glandular y no de intercambio gaseoso especializado.

Stahl (1873) llevó a cabo un extenso estudio morfológico de las lenticelas, abarcando todos los grupos de plantas vasculares superiores. Si bien no hizo análisis experimentales, sus conclusiones sobre la naturaleza morfológica y fisiológica de las mismas es sumamente exacta, y coincide básicamente con la interpretación actual.

De Vriese & Harting (1853), en una extensa monografía sobre las *Marattiaceae*, mencionan e ilustran las lenticelas presentes en géneros de esa familia (*Marattia*, *Angiopteris*), pero sin hacer mayores comentarios en el texto.

Costerus (1875) en su obra general sobre las lenticelas en el reino vegetal, incluye también las de *Filicophyta* (*Marattiaceae* y *Cyatbeaceae*). Utiliza el término lenticela en sentido amplio, aplicándolo a todos los grupos estudiados. Es el único autor que ilustra algunas etapas importantes en el desarrollo de estas estructuras, si bien no analiza su ontogenia completa, centrándose más bien en las etapas adultas a maduras de las lenticelas. Potonié (1881) concuerda en líneas generales con las ideas de Costerus (op. cit.) usando también el término lenticela en sentido amplio.

Hannig (1898) introduce el término "área de ventilación" ("staubgrübchen" en el original alemán) para designar las lenticelas de *Cyatbeaceae* y *Marattiaceae*. La idea de Hannig de separar las áreas de ventilación de las lenticelas "típicas" se basa en la presencia, en las segundas, de una capa generadora del parénquima de relleno de la lenticela (esta capa generadora es la "couche formatrice" de los autores franceses o el "felólogo de la lenticela" en sentido amplio). En el material estudiado por el citado autor, la capa generadora está ausente.

Haberlandt (1965) propone el término colectivo "pneumatode" para designar cualquier zona o área de la epidermis o peridermis que, interrumpiendo estas capas, facilita o es responsable activa del intercambio gaseoso expedito entre la atmósfera y el sistema general de aereación de la planta. Así, bajo el término general de pneumatode se incluyen los estomas epidérmicos, las áreas de ventilación y las lenticelas típicas de Gimnospermas y Angiospermas, ya que Haberlandt reserva el término lenticela para las estructuras que presentan una capa generadora.

Mitchell (1924) describe para especies de *Pteris*, *Aspidium*, *Polypodium*, etc., estructuras similares a las áreas de ventilación descritas por Hannig para *Marattiaceae*. Esta autora describe brevemente las zonas estomáticas bajo las cuales suelen formarse las lenticelas o las áreas de ventilación, el parénquima flojo subyacente y la ruptura de la epidermis en etapas finales del desarrollo de estas áreas, pero no hace ninguna

consideración en cuanto a su evolución, limitándose a llamarlas "líneas laterales" (lateral lines) y a vincularlas con una función "respiratoria".

Ogura (1972) se refiere a las estructuras en cuestión como lenticelas en sentido amplio, pero propone llamarlas "pneumatóforos" o "aeróforos", términos que no son sinónimos y cuya validez se discutirá más adelante.

Recientemente Holtum (1979), en un estudio sobre algunas especies de *Angiopteris* (*Marattiaceae*), trata brevemente aspectos morfológicos y fisiológicos de las lenticelas del grupo, poniendo en duda el valor sistemático de la presencia de lenticelas en las especies por él estudiadas, debido a que no parecen claramente visibles en material herborizado visto por él.

## MATERIALES Y METODOS

### Materiales

Para estudios ontogenéticos se usó material fresco, fijando en CRAF III tipo Allen-Bouin (Sass, 1942).

Para estudios de morfología comparada de estructuras adultas se usó material fresco, fijado en FAA y material de herbario restaurado. En el punto siguiente, al tratarse los métodos de procesamiento utilizados, se pueden consultar las técnicas de restauración aplicadas.

El material de herbario, perteneciente al Herbario de la División Plantas Vasculares del Museo de La Plata, se citará a continuación.

### Blechnaceae

#### *Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett.

ARGENTINA: *Córdoba*, Copina, Gautier s/n (LP 918466); Sierra de Achala, Los Gigantes, Kurtz 6929 (LP); Sierras Grandes, Gautier 1 (LP). *Buenos Aires*, Partido de Tornquist, Sierra de La Ventana, Laguna de Las Vertientes, Spegazzini 17869 (LP); Cerro Cura-Malal Grande, Scala 3010 (LP); Sierra Central, Alboff 217 (LP); Cerro de La Ventana, Cabrera & Fabris 51 (LP); Cerro de La Ventana, Cabrera 5768 & 4455 (ambos LP); Arroyo San Bernardo, área de Las Piletas, "Proyecto Ventania" 717 (LP); Abra de La Ventana, "Proyecto Ventania" 217 (LP); Balcarce, Sierra Volcán, Pa. del Abra, Martínez Crovetto 1530 (LP). *Neuquén*, San Martín de Los Andes, Gentili & Pérez 1 (LP); alrededores lago Nahuel Huapi, Bernichan s/n (LP 019 129); San Martín de Los Andes, Bridarolli 2043 (LP); Lago Correntoso, Cabrera & Job 239 (LP); Parque Nac. Nahuel Huapi, entre Refugio Cerro Colorado y Pto. Chaból, Boelcke & Correa 7032 (LP). *Río Negro*, Bariloche, Maldonado 270 (LP); Puerto Blest, Cabrera & Job 252 (LP). *Chubut*, Parque Nacional Los Alerces, sporde orienta-

li del Lago Fucalaufquen, presso la Ostaria Cume Hue, nella pallida a ciperacee formata dal torrente che scende verso la Ostaria, Pichi Sermolli & Bizzarri 7383 (LP).

### Cyatheaceae

#### *Cyathea acanthomelas* Feé

BRASIL: Minas Geraes, Fda. San José pr. Varjao, Santos & Castellanos 24124 (LP). Estado do Rio de Janeiro. km 35 da Rodovia Rio-Petropolis, Pabst, Abendroth & Santos 7377 (LP). Amazonas, Benjamin Constant, Alto Amazonas, Solimões, Duarte 6904 (LP).

#### *Cyathea arborea* (L.) J. E. Smith

CUBA: Loma del Soto, Bro. Clement 1656 (LP). ANTILLAS: Saint Vicent Island (B.W.I.), along Chateaubelair River, Morton 5193 (LP). Martinique Is.: Balata, Stehlé 3309 (LP); Deux Choux, Stehlé s/n (LP). Dominique Is., Saint Patrick Parish along road from Pointe Mulâtre Estate to Petit Savane, SW side of Morne Paix Bouche ridge, Lellinger 354 (LP); St. Joseph Parish along the Pont Cassé-Layou Valley road at junction with the road to Tiperie, Lellinger 642 (LP).

#### *Cyathea aureomitens* Christ

COSTA RICA: Puntarenas, vicinity of Biological Field Station at Finca Wilson, 5 km S of San Vita de Java, Mickel 3184 & 1998 (ambos LP); Alajuela, 11 km N of San Ramón, Mickel 2948 (LP).

#### *Cyathea caribaea* Jenm

ANTILLAS: Saint Vincent Island, upper Valley of Richmond river, Morton 6175 (LP). MEXICO: Oaxaca, Municipio de Junquilla, km 195 carretera Oaxaca-Puerto Escondido, Rzedowski 19580 (LP).

#### *Cyathea conspersa* Christ

COSTA RICA: Puntarenas, Osa Península, on ridge 9.5 km W of Rincón de Osa, Mickel 2840 (LP); San José, vicinity of La Hondura (4 km S to 1 km N on Route 220) between Volcán Barba and Volcán Irazú, Mickel 2248 (LP); Alajuela, Volcán Poás, steep slope next to the road, Mickel 2442 (LP); Cartago, ca. 22 km E of Turrialba, high ridge above Platanillo, Mickel 3434 (LP). BOLIVIA: La Paz, Sud-Yungas, Chulumani, Bridarolli 4469, 4503 & 4441 (tc dos LP).

*Cyathea cuspidata* Kunze

BOLIVIA: *La Paz*, Sud-Yungas, Basin of Río Bopi, San Bartolomé, near Calisaya, Krukoff's 8th. Expedition to South America 10079 (LP); *Larecaja*, Tuiri, near Mapiri, on left bank of rio Mapiri, Krukoff's 8th. Expedition 10841 (LP) & LP 043159.

Marattiaceae

*Angiopteris lygodifolia* Rosenst.

JAPON: *Ryūkyū*, Island Tokunoshima, en route from San to Mt. Amagi-dake, Tokunoshimachō, Ooshima-gun, Kagoshima Prefecture, Iwatsuki et al. 646 & 173 (ambos LP).

*Danaea nodosa* (L.) J. E. Smith

COLOMBIA: *Chocó*, trail above water supply impoundment W of Pto. Mutis (Ba. Solano) Lellinger & de la Sota 14 (LP); Río San Juan, 3,5 km SW of Andagoya, just NE of the mouth of rio Suruco, Lellinger & de la Sota 508 (LP); trail to Miniquíá, E of Pto. Mutis, Lellinger & de la Sota 22 (LP).

*Danaea elliptica* J. E. Smith

ANTILLAS: *St. Vincent Island*, Cumberland Mountain, Morton 5897 (LP). *Dominica Island*, (B.W.I.), Saint David Parish, Dleau Gommier, Central Forest Reserve, Lellinger 472 (LP).

*Marattia alatta* Sw.

JAMAICA, St. Thomas Parish, along trail between Abbey Green and Portland Gap, Evans 2633-B (LP); St. Andrews Parish, trail from Cinchona to Morce's Gap, W facing mt. slope, Evans 2475 (LP).

*Marattia interposita* Christ

COSTA RICA: *Puntarenas*, Monte Verde, ca. 40 km N of Interamericana Highway, Mickel 3582 (LP).

*Marattia kaulfussii* J. E. Smith

BRASIL: *Río de Janeiro*, Serra dos Orgaos, Parque Nacional, Lanna 1668 (LP).

*Plagiogyria japonica* Nakai

JAPON: *Kyushu*, Pref. Kagoshima, en route from Yogodo-goya Hut to Onoai-

da, along Onoaida Path, Isl. Yaku-shima, Iwatzuki et al. 135 (LP); Tomio, Nara City, Sekido 126 (LP).

### Plagiogyriaceae

#### *Plagiogyria matsumurana* Makino

JAPON: *Honsbu*, Pref. Hyôgo, Mt. Hyôgo-sen, near summit, Iwatzuki 6855 (LP).

#### *Plagiogyria semicordata* (Presl) Christ

COSTA RICA: *Cartago*, Cerro de La Muerta, 1 km NW of Villa Mills on Interamerican Highway, behind Hotel La Georgina, Mickel 3194 (LP); *Alajuela*, around summit of an old crater lake of Volcán Poás, Mickel 2435 (LP); *San José*, Ruta Panamericana, Hotel Georgina, de la Sota 5100 & 5045 (ambos LP).

### Métodos

#### Restauración del material de herbario

Las etapas de la técnica son las siguientes:

Los trozos de material elegido se empapan en agua a 60° C (lo ideal es dejarlos sumergidos por lo menos 24 horas en estufa desparafinadora graduada a 58 - 63° C).

- se traspasa el material a recipientes que puedan ser tapados herméticamente, conteniendo NH<sub>4</sub>OH diluido (19 partes de agua, 1 parte de NH<sub>4</sub>OH), dejándolo en estufa durante 12 horas. El material deberá estar hinchado, normalmente expandido y firme al final del tratamiento. Si fuera muy resistente puede prolongarse la inmersión en la solución de amonio por otro período de 12 horas.
- se lava luego con agua corriente, haciendo cambios sucesivos, durante 6-8 horas, para eliminar todo resto de amonio en el material recuperado.
- se fija en FAA durante un período de 7 días como mínimo, luego de lo cual se puede proceder como con cualquier material fresco fijado.

#### Inclusión y corte

Se llevó a cabo en parafina, según el método clásico, pero la deshidratación del material se efectuó en una serie progresiva de alcohol butílico terciario. Se cortó con micrótopo Leitz Wetzlar, en espesores de 7-10 micrones.

#### Coloraciones

Se efectuaron diversas coloraciones, las cuales tenían como fin diversos propó-

sitos. Se expondrán a continuación, en forma muy sucinta.

*Coloración con Negro de Clorazol (Chlorazol Black)*: fue utilizada en secciones de material fresco o restaurado, en solución alcohólica (1 gr del colorante disuelto en 100 ml de alcohol 70 0/0). La técnica completa y los resultados pueden consultarse en la bibliografía especializada (Gurr, 1968). La razón de usarla aquí fue que se trata de una coloración diferencial con un único colorante anfótero que permite ubicar topográficamente diferentes tejidos o estructuras en forma rápida y efectiva, para así proceder con técnicas más especializadas cuando es necesario.

*Coloración diferencial con una solución acuosa al 10 0/0 de cloruro férrico* (a la cual se le agrega una mínima cantidad de carbonato de sodio): fue aplicada a secciones hechas manualmente de material fresco para comprobar la presencia de taninos, los cuales dan un color azul-verdoso al ser expuestos a esta solución.

Más detalles sobre las técnicas aplicables para detectar la presencia y ubicación de los taninos en los tejidos, tanto en vacuolas como en paredes o áreas celulares circunscriptas, pueden consultarse en la bibliografía especializada, ya que tales sustancias pueden ser detectadas tanto como taninos o como flobafenos, sus productos de oxidación (Johansen, 1940).

*Coloración combinada para áreas meristemáticas*: se aplicó en algunas secciones para observar el comportamiento celular en el domo lenticelar, y se usó la coloración triple Safranina O - Fast Green FCF - Coloración de Foster (Foster 1934). La solución de Safranina O se preparó con 1 gr del colorante disuelto en 50 ml. de Cellosolve, 25 ml. de agua destilada, 2 ml. de formalina (formaldehído al 40 0/0) y con el agregado de 1 gr de acetato de sodio. La solución de Fast Green FCF se prepara en dos tiempos: el colorante se disuelve en partes iguales de alcohol absoluto y cellosolve, incorporándolo a saturación hasta lograr la intensidad de color deseada; luego se le agrega igual cantidad de una solución formada por tres partes de alcohol absoluto y una parte de aceite de clavo. La técnica de Foster puede ser consultada en la fuente original (Foster, op. cit.).

## ANÁLISIS MORFOLOGICO DE LAS LENTICELAS DE BLECHNUM CHILENSE (KAULF.) METT.

### Morfología externa

En pecíolos y raquis de varias familias de *Filicophyta* (*Marattiaceae*, *Plagiogyryaceae*, *Cyatheaceae*, *Blechnaceae*) se ha observado la presencia de lenticelas.

Estas estructuras se presentan como áreas ovales o elípticas, sobreelevadas o al mismo nivel con respecto de la epidermis del órgano en que se encuentran; como manchas ovales, ahusadas o alargadas, no sobreelevadas, o, finalmente, como depresiones de contorno ahusado. Tienen color variable, generalmente dependiente de la

edad de la planta: en frondes jóvenes se presentan como elevaciones del mismo color que la epidermis circundante, y se tornan castañas a castaño-negruzcas en frondes adultas.

En *Blechnum chilense* se disponen irregularmente en el pecíolo, con una distribución cercanamente espiralada, mientras que en el raquis se encuentran en pares opuestos a la altura de la inserción de cada par de pinnas, y tienen siempre una posición ventral (lámina 1, A y B; lámina 2, A y B).

En el caso de *Blechnum chilense* las lenticelas se observan muy claramente, tanto en los circinos como en las frondes jóvenes en despliegue o en frondes adultas, ya sea que se trate de material fresco o herborizado.

En los circinos y frondes jóvenes en despliegue se presentan como áreas ovales sobreelevadas, generalmente del mismo color rojizo de los ejes en esta etapa juvenil, debido a la gran concentración de pigmentos antociánicos en la epidermis y en una o dos de las capas infrayacentes. En las frondes jóvenes en despliegue prevalecen las mencionadas características, pero a medida que se van desplegando los circinos, las elevaciones van tomando, muy gradualmente, un color castaño claro que se intensifica en las frondes ya desarrolladas, hacia la porción del raquis correspondiente aproximadamente a las pinnas medianas, para hacerse definitivamente castaño en el resto del raquis y en el pecíolo. En este último, y en la porción del raquis correspondiente a las pinnas basales el cambio no sólo es de color, sino que las áreas originalmente sobreelevadas pasan gradualmente al mismo nivel de la epidermis circundante y finalmente se observan como depresiones oscuras, rellenas de tejido roto y desgarrado. Conservan un contorno aproximadamente elíptico, pero su tamaño puede ser considerablemente mayor que el de las que se hallan en las porciones medias y apicales del raquis.

### Morfología interna

Si se observan en superficie, estas áreas sobreelevadas presentan el aspecto de placas estomáticas de contorno aproximadamente elíptico (Lámina 1, A, contorno de las áreas; D, E y F, detalle).

En los circinos estas áreas elípticas están constituidas por células de aspecto diferente del de las que forman la epidermis adyacente del raquis o la cercana del área foliar basal de las pinnas.

Las células del área en cuestión son uniformes en cuanto a tamaño y presentan contorno prismático aproximadamente isodiamétrico. El número de células madres de estomas es alto, y hay áreas en las cuales 1 de cada 2 células de la placa es un meristemoide.

La epidermis del eje contigua con estas áreas y la correspondiente a la base de las pinnas, cercana también a las mismas, son ambas muy diferentes en lo que se refie-

re a contorno, sinuosidades y tamaño celular. Estas diferencias, que se observan desde las etapas más tempranas del desarrollo de las áreas, se mantendrán hasta las etapas adultas de las mismas. Las células epidérmicas del raquis y las del pecíolo se diferencian tempranamente por su contorno típicamente subrectangular, 6-7 veces más largas que anchas y sus paredes uniformemente engrosadas y sin ondulaciones (lámina 3, E). Las células epidérmicas foliares presentan las características de la familia: son elementos aproximadamente irregulares a subrectangulares, 3-4 veces más largos que anchos, y su contorno sinuoso combina ondulaciones profundas y amplias con otras menos profundas pero de mayor frecuencia, con las paredes celulares comúnmente más engrosadas en las crestas que en los senos de las ondas. (Lám. 2, D).

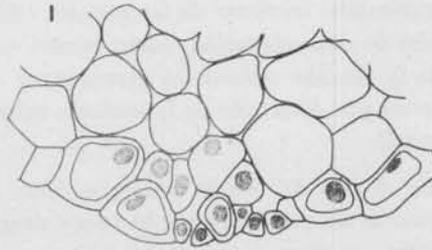
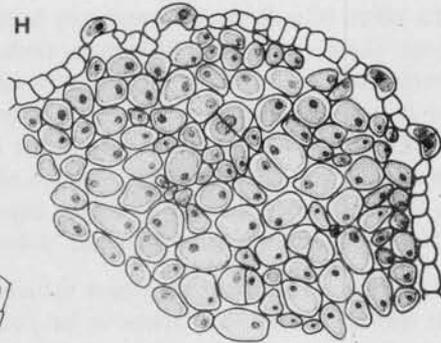
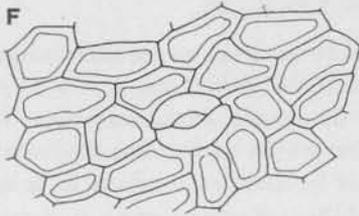
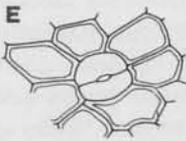
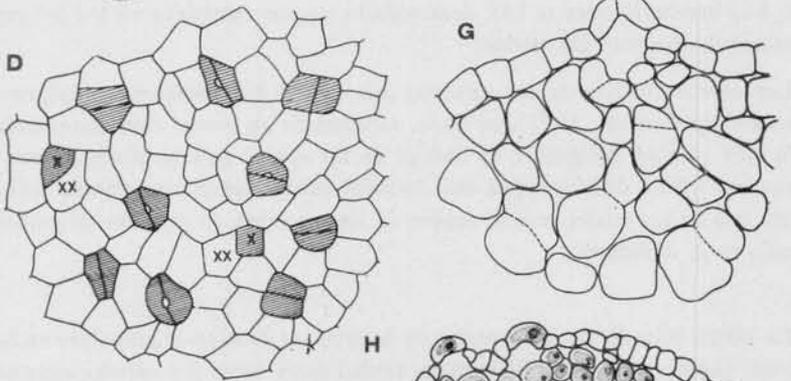
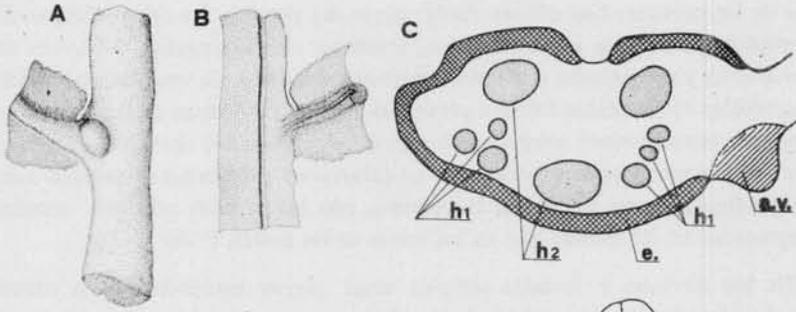
En los circinos y frondes jóvenes estas placas estomáticas son sumamente activas. Los meristemoides se han desarrollado ya por completo en los 5-7 primeros centímetros de longitud del circino.

Las células madres de los estomas dan origen a estomas mesoperígenos anocíticos (Van Cottam, 1973), es decir, estomas en los cuales el meristemoide se divide en dos células desiguales, la menor de las cuales será la célula madre de las oclusivas (en forma directa o por una división doble, dando dos células más (Lám. 2, D, x), una de las cuales será la madre de las oclusivas, el primero de ambos casos observado en *B. chilense*).

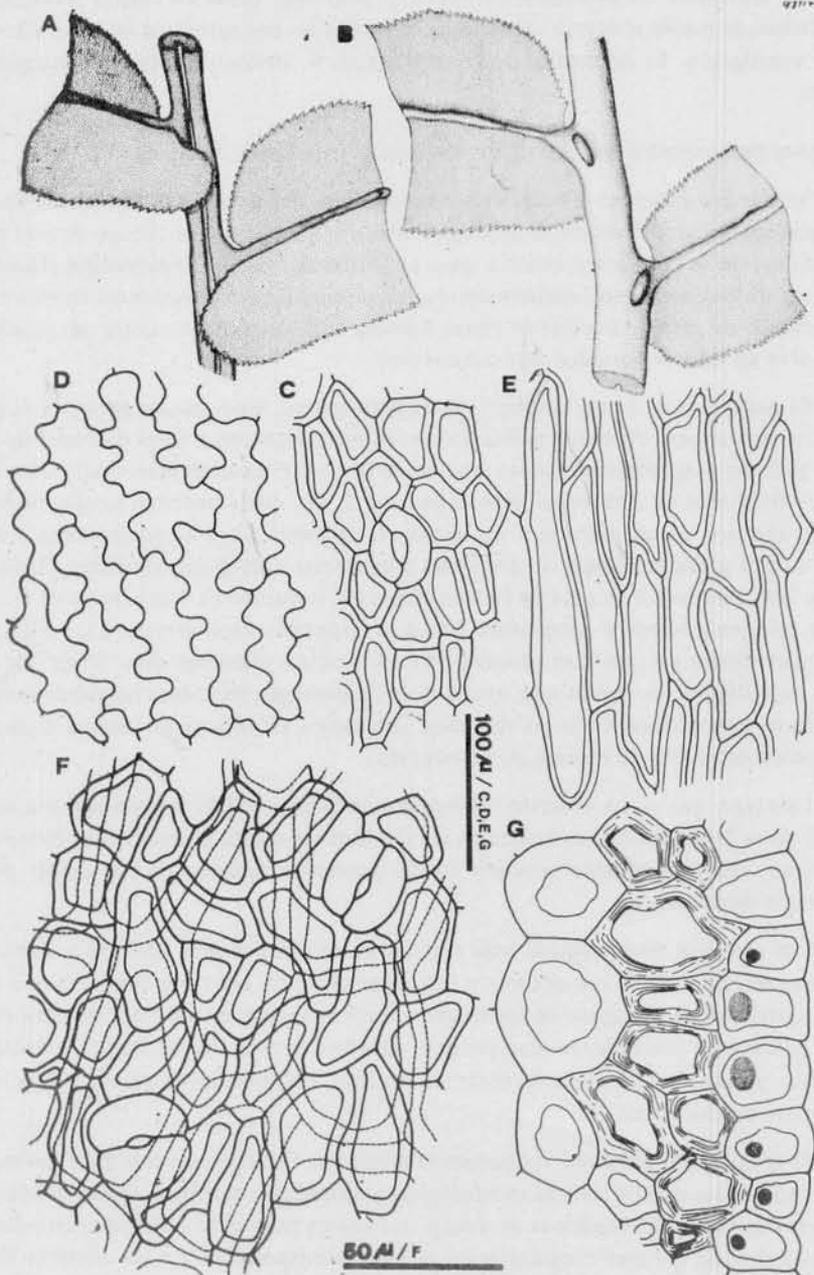
La célula hija de mayor tamaño de la primera división se convierte en la anexa mesógena (Lám. 1, D, xx). El estoma adulto tiene hasta 5-6 células circundantes: una mesógena y las restantes perígenas. Se han descrito numerosos modelos de formación de estomas anomo-mesoperígenos, que llevan a diversos resultados finales, el más directo de los cuales es el tipo que se presenta en *B. chilense* y que se ha descrito someramente. El complejo estomático adulto está formado por las oclusivas, rodeadas de un limitado número de anexas cuyo tamaño y contorno finales son indiferenciables de las epidérmicas adyacentes (Lám. 1, D, E y F).

Los estomas alcanzan su mayor tamaño en las áreas que se encuentran en raquis de frondes adultas, a la altura de las pinnas medianas (Lám. 2, A y B) y cuando ya las áreas comienzan a verse coloreadas de castaño. Dicha coloración se debe a la tanificación creciente de las paredes y lúmenes del parénquima subyacente, y la aparición de esta coloración, como se verá más adelante, es el indicio de la cancelación de la función estomática propiamente dicha y el paso previo a la degradación epidérmica por desarrollo de la lenticela subyacente. (Lám. 2, F, superficie, G, corte transversal).

En el área del raquis correspondiente a las pinnas basales y en el pecíolo, la epidermis de las placas aparece ya rota y desgarrada. Las áreas se han convertido, gradualmente, en depresiones ovales rellenas por un tejido flojo, oscuro, cuyas células dan reacciones a los tests para taninos y suberina.



5mm. / A, B  
 1mm. / C  
 200 $\mu$  / D, H  
 100 $\mu$  / G, E, F, I



## Ontogenia

En secciones transversales de raquis y pecíolos, tanto en etapas juveniles como adultas, se puede observar claramente la evolución ontogenética de estas estructuras de ventilación. El desarrollo de las mismas en *B. chilense* se opera de la siguiente manera:

### Secciones transversales seriadas de los circinos y frondes en despliegue.

Se pueden observar las siguientes zonas, bien definidas: una epidermis en vías de maduración, con frecuentes meristemoides en división, y por debajo de esta placa estomática, un área parenquimática que, en forma de "radio", interrumpe el cilindro continuo de estereoma subepidérmico (esclerénquima) que se encuentra en esta etapa en el estado de células madres de fibras (lámina 1, C, esquema en corte del raquis; G, H e I, área en diversos estados de maduración).

El parénquima de ese "radio" no es homogéneo, sino que se presenta diferenciado en dos zonas: un parénquima flojo subepidérmico con células juveniles de contorno globoso y aproximadamente isodiamétrico, en el cual se presentan claros indicios de divisiones en diferentes planos (lámina 1, G), que aumentan progresivamente hacia el interior de esa zona (a-1 en lámina 4, esquema 1), y un parénquima interno formado por grandes células de contorno subcircular a irregular, similares a las corticales y con caracteres de adultas (a-2 en lámina 4, esquema 1). Las células de a-1 presentan grandes núcleos y citoplasma denso, y responden rápidamente a las coloraciones vitales. Entre a-1 y a-2 se observa una tendencia a mantener una "línea" de divisiones anticlinales, de modo que una o dos (finalmente una) capas celulares se orientan más o menos claramente en el límite, indicando así la posición futura de la capa generadora del tejido de relleno, de la lenticela.

La etapa que se ha descrito brevemente es la que podría ser considerada la fase juvenil de la lenticela. Se encuentra en los circinos y persiste a veces en las frondes en despliegue, encontrándose también en las porciones apicales de los raquis de las frondes ya desarrolladas.

Los cambios morfológicos más rápidos corresponden a la epidermis, cuya maduración se opera ya en los circinos y cuyos estomas son activos y funcionales a unos pocos centímetros del ápice de los mismos. Esto es lógico, no sólo por tratarse de órganos jóvenes en crecimiento sino porque, debido a la capa de mucílago humectante, protector y aislante que suele recubrir los circinos, el intercambio gaseoso debe necesariamente intensificarse.

El área parenquimática subyacente también es fisiológicamente muy activa, como lo indican las características morfológicas y afinidades tintóreas de sus células. En los cortes seriados efectuados se observan frecuentes planos de divisiones, anticlinales y periclinales, en general irregulares, en el área correspondiente a las cámaras hipostomáticas (lámina 1, G, H). Se puede establecer que, como resultado de esta actividad

mitótica del parénquima subepidérmico, se terminan delimitando dos capas de comportamiento citológico diferente (p-1 y p-2 en lámina 4, esquema 2). En la zona llamada p-2 las divisiones continúan durante cierto tiempo, después que las mismas han cesado en p-1. Las divisiones progresan hacia adentro y se delimita una capa (cg en lámina 4, esquema 2), cuyas células de aspecto endodermoide tienen paredes delicadas y muestran esporádicas divisiones exclusivamente anticlinales. En ciertos casos se puede observar (haciendo cortes seriados muy delgados, de cerca de 7  $\mu$ ) que esta capa suministra células hacia arriba, hacia el área correspondiente a p-2.

El final de la etapa juvenil de esta estructura podría estar dado aproximadamente por la aparición efectiva de esta capa generadora fisiológicamente activa y con carácter de meristema transitorio, que se autoperpetúa discretamente y produce, además, células de reemplazo en el área parenquimática inmediatamente suprayacente.

#### **Secciones transversales seriadas de las frondes desplegadas juveniles y de las frondes adultas**

Las secciones seriadas de las lenticelas de las porciones apicales del raquis muestran mínimas variaciones del esquema 2, de la lámina 4.

Hacia la porción del raquis correspondiente a las pinnas medianas se observan dos fenómenos externos notables: la intensificación de la coloración castaña de las áreas circunscriptas, y la degradación de la epidermis con hundimiento parcial respecto del nivel del tejido adyacente.

La coloración castaña se debe, como ya se comentó, a la fuerte tanificación y suberificación creciente de las paredes de las células parenquimáticas del "radio", cuyas paredes dan las reacciones específicas para taninos y suberinas.

La sección transversal de esta fase de la lenticela (lámina 4, esquema 5) muestra la constante actividad de la capa generadora, la cual produce un domo parenquimático cuyas células basales, globosas y aproximadamente isodiamétricas, presentan paredes finas y abundante contenido citoplasmático. Las células distales del mismo tejido, en cambio, presentan citoplasma parcialmente contraído, creciente engrosamiento de las paredes celulares y progresiva suberificación de las mismas.

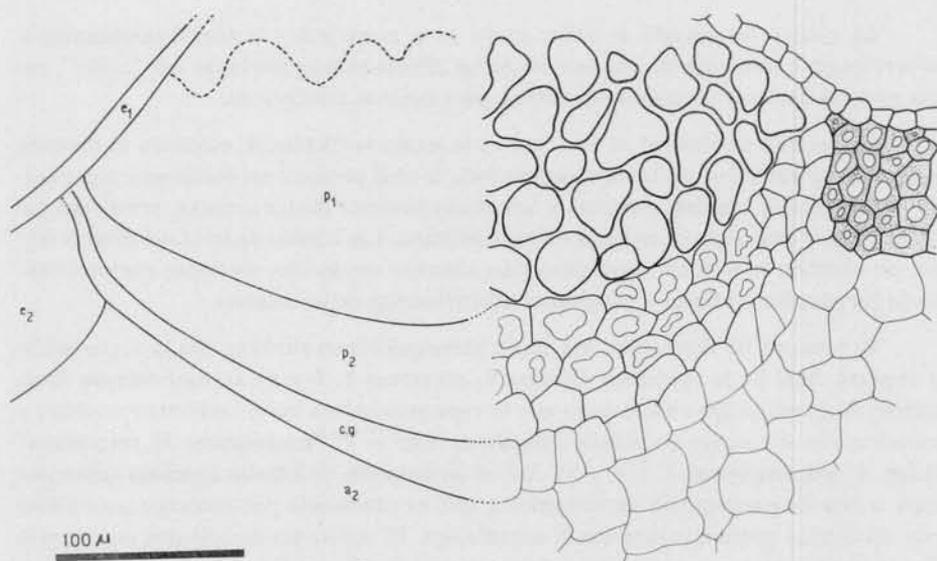
El proceso de formación del domo parenquimático culmina con la degradación y ruptura final de la epidermis (lámina 4, esquemas 2, 3 y 5), la cual colapsa finalmente. El parénquima en contacto con la capa generadora tiene caracteres juveniles y presenta aún divisiones en planos irregulares: éste es el "parénquima de reemplazo" (Lám. 4, p-1, esquemas 2, 3, 4 y 5). Así, el parénquima de relleno descansa sobre una capa o faja de parénquima de reemplazo, que es producido por una capa generadora con divisiones predominantemente anticlinales. El tejido producido por esa capa se divide irregularmente en distintos planos, produciendo células que reemplazan hacia afuera, las células muertas del parénquima suberificado del domo lenticelar en con-

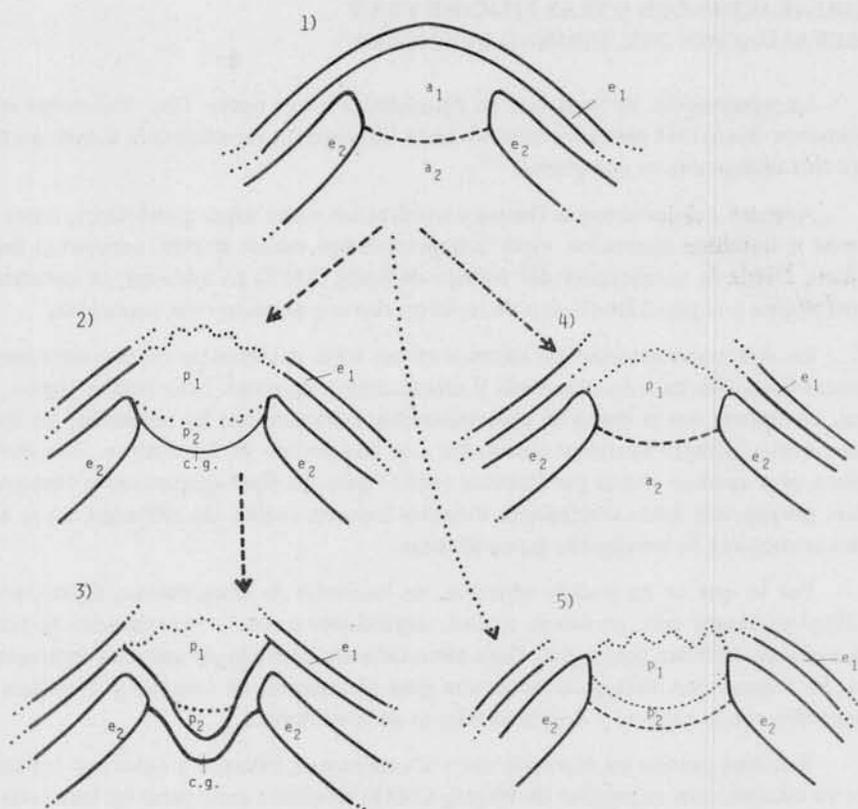
tacto con el aire.

De acuerdo al análisis ontogenético anterior, las etapas de desarrollo de una lenticela de *Blechnum chilense* pueden ser sintetizadas de la siguiente forma:

- a) *Etapa juvenil*: presencia de una placa estomática sobreelevada en activo intercambio gaseoso, combinada con un domo parenquimático igualmente activo, cuya vitalidad se manifiesta por las numerosas divisiones de sus células, morfológica y fisiológicamente juveniles, y con el principio de la delimitación topográfica de una capa generadora (lámina 4, esquemas 1 y 2).
- b) *Etapa adulta*: evidencia de una pérdida gradual de la funcionalidad estomática por tanificación y suberificación progresiva del parénquima de relleno, y crecimiento del domo lenticelar por actividad meristemática de la capa generadora, que forma constantemente parénquima de reemplazo.
- c) *Etapa madura*: acumulación de parénquima engrosado y suberificado en el domo lenticelâr (tapón suberoso) y cancelción de la función de aereación de la lenticela y de la función meristemática de la capa generadora.

La capa generadora cesa en su función meristemática cuando el parénquima engrosado oblitera por completo el domo lenticelar (base del raquis y pecíolos). En algunos casos se ha observado un engrosamiento de la capa generadora en forma similar a una endodermis, y sus paredes dan débiles indicios de hallarse suberificadas.





REFERENCIAS:

- $a_1$  : PARENQUIMA SUBEPIDERMICO CON DIVISIONES INCIPIENTES  
 $a_2$  : PARENQUIMA CORTICAL  
 c.g. : CAPA GENERADORA  
 $e_1$  : EPIDERMIS  
 $e_2$  : ESTEREOMA  
 $p_1$  : PARENQUIMA PROGRESIVAMENTE ENGROSADO (RELLENO DE LA LENTICELA)  
 $p_2$  : PARENQUIMA DE REEMPLAZO

-----> ETAPAS OBSERVADAS EN LOS CASOS EN QUE NO HAY REEMPLAZO DEL  $p_1$ . EL ESQUEMA (4) PARECE REPRESENTAR LA ETAPA FINAL EN LAS LENTICELAS DE CYATHEACEAE.

.....> ETAPAS OBSERVADAS EN LOS CASOS EN QUE SE FORMA  $p_2$  PERO NO CAPA GENERADORA, Y EN LOS CUALES EL  $p_1$  ES REEMPLAZADO POR ACTIVIDAD MERISTEMATICA DEL PARENQUIMA ORIGINAL DEL DOMO  $a_1$ . EL ESQUEMA (5) PARECE REPRESENTAR LA ETAPA FINAL EN MARATTIACEAE

-----> ETAPAS OBSERVADAS EN BLECHNUM CHILENSE, DONDE APARECE UNA CAPA GENERADORA DISCRETA, QUE COINCIDEN APROXIMADAMENTE CON LAS DE UNA LENTICELA ANGIOSPERMICA. (2 Y 3).

## COMPARACION CON OTRAS FILICOPHYTA Y REEVALUACION DEL TÉRMINO LENTICELA

La observación de lenticelas en Filicophyta no es nueva. Hay menciones relativamente frecuentes sobre las mismas en la bibliografía especializada si bien no hay estudios ontogenéticos completos.

Aunque ocasionalmente fueron consideradas como áreas glandulares, bases de yemas o bulbillos abortados, estas interpretaciones tienen interés meramente anecdótico. Desde la publicación del trabajo de Stahl (1873) en adelante, la naturaleza morfológica y el papel fisiológico de las lenticelas son ampliamente conocidos.

La alta concentración de estomas en las áreas epidérmicas correspondientes a futuras lenticelas ha sido observada y citada muy a menudo. Esto resulta lógico, ya que, cualquiera sea la etapa de especialización alcanzada por las lenticelas, las áreas estomáticas siempre aparecen vinculadas a la fase juvenil de las mismas. Una excepción a esto aparece citada por Potonie (1881) para las *Ophioglossaceae* y *Osmundaceae*, grupos con áreas estomáticas notables bajo las cuales, sin embargo, no se forman estructuras de ventilación especializadas.

Por lo que se ha podido observar, las lenticelas de *Marattiaceae*, *Cyatheaceae* y *Plagiogyriaceae* son, en estado adulto, depresiones ovales o redondeadas de tamaño variable, rellenas con tejido flojo abundantemente provisto de espacios intercelulares. Se forman por debajo de zonas con gran abundancia de estomas y culminan su desarrollo con la ruptura y desprendimiento de la epidermis.

Estudios previos en *Marattiaceae* y *Cyatheaceae*, llevados a cabo por los autores ya citados, con excepción de Hannig (1898) tienden a considerar las lenticelas de estos grupos como equivalentes con las de las plantas superiores, basándose principalmente en su efectividad fisiológica. La ausencia de una capa generadora hizo que Hannig (op. cit.) las llamara "áreas de ventilación".

En *Marattiaceae* y *Plagiogyriaceae* se ha podido constatar que las lenticelas no presentan, efectivamente, una capa generadora. Las células del área hipostomática dan origen a un tejido laxo por divisiones irregulares. La maduración de estas lenticelas sin capa generadora es más rápida que en aquellas que la poseen. Son funcionales en la etapa de prefoliación, es decir, mientras la hoja permanece plegada, alcanzando la maduración no bien la hoja desplegada alcanza su total aptitud fotosintética.

Las áreas similares observadas en *Cyatheaceae* también están provistas, en etapas juveniles, de gran cantidad de estomas agrupados en zonas circunscriptas de forma más o menos elíptica. En estado adulto la epidermis se rompe rápidamente y las células de relleno son libres y sueltas como en una lenticela típica. Eventualmente caen, dejando, como en *B. chilense*, notorios huecos de color negruzco. Pero en *Cyatheaceae* los huecos no se rellenan en forma regular, ni a partir de una capa generadora ni, como sucede en *Marattiaceae* y *Plagiogyriaceae*, grupos en los cuales las célu-

las caídas son reemplazadas por otras formadas a partir del parénquima subyacente.

Ogura (1972) describe someramente estructuras similares a las áreas de ventilación, llamándolas ocasionalmente lenticelas, pero proponiendo designarlas "pneumatóforos" o "aeróforos". Es necesario hacer notar que ambos términos no son sinónimos. Pneumatóforo es un órgano complejo, una raíz secundaria especializada, provista de lenticelas, geotrópicamente negativa. Se trata de una estructura vinculada con la aereación, obviamente, pero no homóloga de una lenticela. Estos órganos son llamados comúnmente "raíces respiratorias", nombre que se dirige directamente al significado original del término griego (Niebakken 1962). Aeróforo, el segundo término propuesto por Ogura, también proviene del griego y podría ser traducido aproximadamente como "que es portador de aire" (Font Quer, 1970; Niebakken, 1962). Da una idea más clara sobre la naturaleza general de las lenticelas. Sin embargo, aquí se ha venido usando ese término por considerárselo apropiado. Perdida rápidamente la connotación "glandular" que De Candolle le diera, se ha venido usando durante más de un siglo con un significado morfológico y fisiológico inconfundible.

Las razones para adoptarlo en sentido amplio no son meramente el producto de una actitud conservadora.

Como el conocimiento de las estructuras morfológicas de *Filicophyta* es en muchos casos relativamente reciente, la terminología usada proviene, en la mayor parte de los casos, del campo angiospérmico, o bien se adopta una terminología enteramente nueva, que no siempre es rápidamente aceptada. Pocos autores han evaluado los problemas morfológicos con criterios comparativos o filogenéticos, y el concepto de homología se aplica con escasa frecuencia.

Cuando se trata con las lenticelas angiospérmicas, se entiende por tales aquellas estructuras vinculadas con el intercambio gaseoso de órganos adultos (por lo general tallos, testa de algunas semillas, pericarpio de ciertos frutos) que atraviesan capas aislantes o protectoras (peridermis, cubiertas seminales, etc.). Este tipo de lenticela presenta, por lo común, un tejido de relleno producido generalmente por divisiones de las células subestomáticas, y es por medio de tales divisiones que las lenticelas se forman en sus etapas iniciales.

La etapa juvenil observada en *B. chilense* es perfectamente homologable con la de una lenticela típicamente angiospérmica. Las divisiones de las células subestomáticas progresan hacia la corteza y determinan, por planos de división más o menos definidos en sentido anticlinal, la formación de una capa ("capa generadora", "felógeno de la lenticela") que contribuirá a su vez a formar más tejido de relleno.

En los grupos de *Filicophyta* observados las áreas estomáticas se encuentran sobre zonas parenquimáticas que presentan el aspecto de "radios medulares" amplios que conectan la epidermis con los tejidos parenquimáticos internos (corteza, médula) y que interrumpen el cilindro de estereoma periférico que normalmente se encuen-

tra en raquis y pecíolos. Estos domos de aereación se comportan fisiológicamente como lenticelas, ya sea que el parénquima de relleno de los mismos sea reemplazado o no por parénquima activo o por acción meristemática de una capa generadora autoperpetuante.

Las frondes de estos grupos cuentan, por lo tanto, con un sistema de ventilación o aereación efectivo, consistente, básicamente, en una superficie de alta concentración estomática y un parénquima formado por células dispuestas laxamente, que en etapas juveniles son activas. En casi todos los casos se han observado divisiones irregulares o indicios "a posteriori" de tales divisiones. Con la única excepción de *B. chilense*, no se ha observado una capa generadora discreta, cuya actividad, en forma similar al felógeno de una lenticela, contribuya al reemplazo de las células del tejido de relleno que van cayendo.

Para finalizar, se reitera que se ha considerado conveniente el uso del término lenticela en sentido amplio. Ya sea que se encuentre o no una capa generadora autoperpetuante, se considera que se trata siempre de estructuras homólogas que se comportan como lenticelas típicas. El término "área de ventilación", acuñado por Hannig, parece inapropiado, ya que por su vaguedad puede ser incluido dentro del término lenticela. Las etapas de desarrollo de un área de ventilación y una lenticela coinciden, excepto en el aspecto concerniente a la formación de una capa generadora.

El siguiente cuadro comparativo de tales etapas aclarará más esta idea:

	Lenticela	área de ventilación
etapa juvenil	<ul style="list-style-type: none"> <li>- área estomática sobreelevada activa.</li> <li>- parénquima subyacente con divisiones irregulares en diferentes planos.</li> <li>- tendencia a concentrar las divisiones en una capa meristemática anticlinal.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- ídem</li> <li>- ídem</li> <li>- no (divisiones siempre irregulares, sin formación de capa generadora)</li> </ul>
etapa adulta	<ul style="list-style-type: none"> <li>- degradación de la epidermis.</li> <li>- crecimiento del domo parenquimático por actividad de la capa generadora.</li> <li>- suberificación progresiva del tejido parenquimático en contacto con el exterior.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- ídem</li> <li>- crecimiento del domo parenquimático por divisiones irregulares del mismo tejido en las capas más profundas, pero sin capa generadora definida. El reemplazo celular puede tener lugar o no.</li> <li>- ídem</li> </ul>
etapa madura	<ul style="list-style-type: none"> <li>- epidermis ausente.</li> <li>- domo lenticelar suberificado (cancelación de la función de aereación)</li> <li>- obliteración (a veces suberificación de la capa generadora)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- ídem</li> <li>- formación de un "tapón suberoso" que determina el final fisiológico de la lenticela.</li> </ul>

De acuerdo con lo establecido sintéticamente en el cuadro anterior, la idea de este trabajo es considerar, tanto a las lenticelas como a las áreas de ventilación, como estructuras homólogas con diferente grado de especialización, y optar, para definir las y referirse a ellas, por el primero de tales términos.

## CONSIDERACIONES FILOGENÉTICAS

En *Filicophyta* se presentan lenticelas morfológicamente variadas en cuanto a la presencia o ausencia de una capa generadora y en cuanto al reemplazo o no del parénquima de relleno de las mismas.

La evolución particular en *B. chilense* sigue etapas similares a las correspondientes de una lenticela angiospérmica, mientras que en *Marattiaceae*, *Cyatheaceae* y *Plagiogyriaceae* falta la capa generadora y puede producirse o no reemplazo celular en el domo.

La presencia de una capa generadora tiene importancia fisiológica cuantitativa y no cualitativa. No afecta la función lenticelar en sí, sino que tiene influencia en la prolongación de la vitalidad de la lenticela y su efectividad por mayor tiempo, probablemente en relación con el tiempo de despliegue de la fronde y la plena adquisición de su capacidad fotosintética.

Es muy probable que el área de ventilación sea una etapa en la semofilesis de las lenticelas de *Filicophyta*. Ya se trate de áreas de ventilación sin o con reemplazo del parénquima, o de domos con capa generadora, la función es la misma y la homología aparece suficientemente clara.

Las etapas semofiléticas de las lenticelas filicofíticas no se presentan todas en todos los grupos observados, excepto en *B. chilense*, donde sí es dado observarlas en todos los niveles de especialización y homologarlas, consecuentemente, con una lenticela "típica" de las plantas vasculares superiores.

En forma esquemática, pero sin etapas hipotéticas, la semofilesis propuesta y las etapas finales de grupos menos especializados se pueden observar en la lámina 4.

## SUMARIO Y SÍNTESIS

Se llevó a cabo un estudio ontogenético completo de las lenticelas de *Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett., comparándolas con estructuras similares de otras *Filicophyta*, como las presentes en *Marattiaceae*, *Cyatheaceae* y *Plagiogyriaceae*.

De acuerdo con el análisis efectuado, las lenticelas de *Filicophyta* se han considerado homólogas de las presentes en plantas superiores, habiéndose optado por el uso lato del término lenticela, desechándose otros por considerárselos incorrectos o

inapropiados o excesivamente generalizadores.

Las etapas de desarrollo de las lenticelas de *B. chilense* son similares a las de cualquier lenticela angiospérmica. Las mismas se inician con la aparición temprana de un área estomática circunscripta, de gran actividad fisiológica en el circino y en las frondes en despliegue. Esta etapa es similar en todos los grupos de *Filicophyta* observados.

El reemplazo de las células del domo lenticelar por acción de una capa especializada parece ser la etapa más avanzada en la semofilisis de estas estructuras, pero la serie semofilética descrita no se completa en todos los grupos estudiados, algunos de los cuales carecen de reemplazo celular en el domo lenticelar (*Cyatheaceae*) o dicho reemplazo es llevado a cabo por el parénquima del domo (*Marattiaceae*, *Plagiogyriaceae*) con la consecuente reducción del tiempo de vida de la lenticela pero no de su capacidad fisiológica de aereación.

Mientras *B. chilense* presenta todas las etapas semofiléticas probables, otros grupos permanecen en estados menos especializados morfológicamente, es decir, presentan menor complejidad estructural en sus lenticelas.

La función de aereación es obvia en todos los casos. En las etapas juveniles de la fronde la alta concentración estomática, que es siempre indicio de una futura lenticela en los grupos estudiados, está claramente relacionada con el intercambio gaseoso, necesariamente incrementado cuando, como en el caso de los circinos de *B. chilense*, se trata de órganos jóvenes generalmente cubiertos de una capa humectante, protectora y aislante de mucílago.

La cancelación de la función de intercambio gaseoso de la placa estomática coincide generalmente con el desarrollo foliar y el creciente perfeccionamiento de su capacidad fotosintética.

El desarrollo común de un estereoma en raquis y pecíolos también es un factor importante en la necesidad de aereación de los ejes, y conduce a la aparición de áreas especializadas que reemplacen las placas estomáticas juveniles para mantener constante el intercambio gaseoso. El cilindro de estereoma presente en *B. chilense* está interrumpido desde su ontogenia más temprana en las áreas donde habrán de desarrollarse lenticelas. Lo mismo sucede en los casos en que las lenticelas son menos especializadas (*Marattiaceae*, *Cyatheaceae*, *Plagiogyriaceae*).

El valor sistemático de estas estructuras no parece desdeñable: en *Blechnaceae* solamente se han observado hasta ahora en *B. chilense*, y son muy claras tanto en material fresco como herborizado. En las especies estudiadas de las tres familias citadas arriba sucede lo mismo. Las lenticelas de *Marattiaceae* son más grandes que las de *Plagiogyriaceae*, pero pueden, en ambos casos, verse claramente a "ojo desnudo". Las lenticelas de *Blechnaceae* y *Cyatheaceae* pueden ser muy grandes (depresiones ahusa-

das de hasta 1.5 cm en las áreas basales de los pecíolos). También en estos casos se ven con claridad sin aumento artificial.

## AGRADECIMIENTOS

Deseo dejar constancia de mi agradecimiento al Dr. David Lellinger, U.S. Nat'l Herbarium, por haberme hecho accesible una parte substancial de bibliografía, sin la cual la realización de este trabajo hubiera sufrido serios inconvenientes. Agradezco también a la Lic. Virginia Dubarbier de Natoli (CONICET) por la cuidadosa transcripción de las ilustraciones.

## BIBLIOGRAFIA

- COSTERUS, J. C. 1875. *Sur la nature des lenticelles et leur distribution dans le regne vegetal.* *Arch. Néerl. Sci. Exact. Nat. Ser. I*, 10: 385-400.
- DE CANDOLLE, A. L. P. P. de. 1825. *Ann. Sc. Nat. Ser. I*, 7: 5.
- FONT QUER, P., 1970. *Diccionario de Botánica. Ed. Labor.*
- FOSTER, A. S. 1934. *The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissue. Stain. Tech.* 9: 91-92.
- FRYNS-CLAESSENS, E. & W. VAN COTTEM. 1973. *A new classification of the ontogenetic types of stomata. Bot. Rev.* 39(1): 71-138.
- GURR, E. 1968. *The rational use of dyes in biology.* London.
- HABERLANDT, G. 1965. *Physiological Plant Anatomy. Today and Tomorrow's Book Agency, New Dehli-5, India.*
- HANNIG, E. 1898. *Über die Staubgrübchen an der Stämmen und Blattstielen der Cyatbeaceen und Marattiaceen. Bot. Zeit.* 56, Abt. 1, 9-33.
- HOLTUM, R. E., 1979. *The morphology and taxonomy of Angiopteris (Marattiaceae), with description of a new species. Kew Bull.* 32 (3): 587-594.
- NIEBAKKEN, O. E. 1962. *Greek and Latin in Scientific Terminology. The Iowa State University Press, Iowa.*
- OGURA, Y. 1972. *Comparative Morphology of the Vegetative Organs of the Pteridophyta. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart.*
- POTONIE, H. 1881. *Anatomie der lenticellen der Marattiaceen. Jahrb. Köning. Bot. Gart. Berlin I* : 307-309.
- SASS, J. E. 1940. *Elements of Plant Microtechnique. McGraw-Hill Co., New York & London.*
- STAHL, E. 1873. *Entwicklungsgeschichte über die Anatomie der Lenticellen. Bot. Ztg.*
- de VRIESE, W. U. & P. HARTING. 1853. *Monographie des Marattiacees. Arnz. Leiden & Düsseldorf.*

## ABSTRACT

This paper is a complete ontogenetic study of the lenticels developed in fronds

of *Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett. It is supplemented with a morphological comparison with similar structures present among other families of *Filicophyta* (*Marattiaceae*, *Cyatheaceae*, *Plagiogyriaceae*).

After reviewing the development of the term lenticel, it can be concluded that many other terms have been used that point to the same kind of structures in most cases. It is proposed to neglect them, using "lenticel" sensu lato from now on.

The comparative morphological study of lenticels allows for the statement that they are homologous between the *Filicophyta* and the *Higher Plants*.

Lenticels of *Blechnaceae*, *Marattiaceae*, *Cyatheaceae* and *Plagiogyriaceae* have been arranged into a semophyletic series based on comparative studies. No hypothetical phases have been required to complete and/or help to explain the homologous series.

Finally, there is a brief comment on the taxonomical value of these structures.

## INDICE DE LAMINAS

### Lámina 1

Lenticelas juveniles en *Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett.: A—B, posición de la lenticela juvenil en el circino; C, esquema de la posición de la misma en corte transversal del raquis; D—F, área estomática en diferentes estados de maduración; G—H, área estomática en corte transversal; I, área con estomas en detalle. En D, x: célula madre de las oclusivas y xx: célula anexa mesógena.

### Lámina 2

Lenticelas en *Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett.: A—B, posición de la lenticela en la fronde en despliegue y porciones apicales del raquis de frondes jóvenes desplegadas; C, epidermis de la lenticela; D, epidermis foliar vecina a la del domo lenticelar; E, epidermis caulinar vecina a la del domo lenticelar; F, epidermis de la lenticela en la cual se observa por transparencia el tejido del relleno engrosado subyacente; G, corte transversal en F.

### Lámina 3

Lenticela madura en *Blechnum chilense* (Kaulf.) Mett., en corte transversal; e1: epidermis; e2: esclerénquima; p1: parénquima de relleno de la lenticela; p2: parénquima de reemplazo; cg: capa generadora.

### Lámina 4

Semofilesis de las lenticelas de algunas *Filicophyta*.