

El estereoma en el involucre de la tribu Anthemideae (Asteraceae): interpretación morfológica, funcional y sistemática.

ANIBAL G. AMAT*

* Cátedras de Botánica I y II, Facultad de Ciencias Exactas, Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Misiones, Argentina. Félix de Azara 174, (3300) Posadas, Misiones, Argentina.

Resumen: Se estudia la presencia de estereoma o capa fibrosa en 43 especies pertenecientes a 20 géneros de la tribu Anthemideae (Asteraceae), el que se encuentra en 31 especies; las otras veinte especies carecen de él, o presentan estructuras anómalas. Se describen dos tipos de estereoma: continuo y discontinuo, de acuerdo con su distribución en la filaria. La lignina es el principal componente de las células engrosadas. Se proporciona una interpretación del rol mecánico del estereoma en la biología del capítulo. Se discute el significado sistemático de los caracteres del estereoma: que permiten separar las *Cotuleae* de los restantes grupos naturales de la tribu (el complejo *Chrysanthemum*, el grupo *Artemisia*, el conjunto *Anthemis* y el complejo de géneros africanos), y confirman la separación del complejo *Chrysanthemum* en géneros independientes. Además se confirman las afinidades antatómicas entre *Argyranthemum* y *Chrysanthemum* s.s.

The stereome in the phyllarie of the tribe Anthemideae (Asteraceae): morphologic, functional and systematic interpretation

Summary: The occurrence of stereome or fibrous layer in 43 species belonging 20 genera of the tribe Anthemideae (Asteraceae) was studied: It is present in 31 species; in 12 another species, it can either be absent or present anomalous structures. Two types of stereome are described: continuous and discontinuous, according to its distribution in the phyllarie. Lignin is the main chemical component of the thickening cells. An interpretation of the mechanical role of the stereome in the capitulum biology is given. The systematic significance of the stereome characters is discussed:

PALABRAS CLAVES: Asteraceae; Compositae; Anthemideae; estereoma; anatomía sistemática.

KEY WORDS: Asteraceae; Compositae; Anthemideae; stereome; systematic anatomy.

it permits to separate the Cotuleae from the remaining groups (the Chrysanthemum complex, the Artemisia group, the Anthemis assemblage and the African complex) of the tribe, and it confirms the segregation of the Chrysanthemum complex into independent genera. Anatomical affinities between Argyranthemum and Chrysanthemum s.s. are also confirmed.

Introducción

El estudio del estereoma o capa fibrosa ha merecido escasa atención hasta el presente, pese a tratarse de una particular estructura histológica que alcanza una singular diversificación en los órganos florales de las Asteraceae. Dormer (1) analizó su ocurrencia en las anteras de varias especies de la familia y Drury (2) y Hilliard y Burt (3), aplicaron al tratamiento taxonómico de la tribu Inuleae; su presencia en el involucre de la tribu Anthemideae no ha sido profundizado hasta el momento.

En el presente trabajo se aborda el estudio de las características que el estereoma presenta en las filarias de 43 especies pertenecientes a 20 géneros de la tribu Anthemideae, se establece la naturaleza química de los engrosamientos, se discute su relación probable con la biología del involucre y se postula su valor sistemático correlacionándolo con caracteres morfológicos, carpológicos, cariológicos y fitoquímicos.

Materiales y métodos

Se estudió material de herbario del Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de La Plata (LP) y del Museo de Botánica y Farmacognosia Carlos Spegazzini de la Facultad de Ciencias Exactas de la U.N.L.P. (LPE) así como ejemplares frescos que fueron luego depositados en el herbario antes citado (LP), previstos de su correspondiente número de recolección. El material fue diafanizado según la técnica de Dizeo (4). Con la finalidad de establecer la naturaleza química de los engrosamientos de la capa fibrosa se practicaron las reacciones histoquímicas del clorioduro zíncico, del iodo-ioduro de potasio en presencia de ácido sulfúrico y el test del floroglucinol (5). Los transcortes fueron efectuados con micrótopo y navaja manuales. Las observaciones se practicaron con un microscopio Leitz Wetzlar; SM-LUX y los esquemas se realizaron con cámara clara.

Material examinado. *Abrotanella diemii* Cabr.: Diem 956 (TYPUS!LP). *Abrotanella emarginata* (Cass.) Cassini: Castellanos s.n. (LP Q69224); Goodall 619 (LP); Moore 1921 (LP); Moore 2834 (LP). *Abrotanella linearifolia* A. Gray: Moore 1976 (LP). *Abrotanella trichoachaenia* Cabr.: Donat s.n. (TYPUS!LP). *Achillea ageratum* L.: B. Stientia s.n. (LP 930561); Nicora 793 (LP). *Achillea millefolium* L.: Ruíz Leal et Roig

15005 (LP); Cabrera 19210 (LP); González 168 (LP). *Anacyclus radiatus* Loisel.: Liberato 37 (LP). *Anthemis arvensis* L.: Legrand 370 (LP); Borja s.n. (LP); Thellung 1193 (LP). *Anthemis austriaca* Jacq.: Weber s.n. (LP 024806). *Anthemis cotula* L.: Amat 187, 259 et 277 (LP). *Anthemis ruthenica* Bieb.: Aellen s.n. (LP 024826); Aellen s.n. (LP 024827).

Anthemis tinctoria L.: Henn 124 (LP). *Argyranthemum frutescens* (L.) Sch.Bip.: Cabrera 228 (LP); Cabrera 2753 (LP). *Artemisia abrotanum* L.: Cabrera 5113 (LP); Ruiz Leal 25966 (LP). *Artemisia absinthium* L.: Cabrera 2639 (LP); Burkart 9480 (LP); Cabrera 5096 (LP); Abbiatti 4302 (LP). *Artemisia copa* Phil.: Cabrera 8747 (LP); Cabrera 8793 (LP); Cabrera 22549 (LP). *Artemisia magellanica* Sch.Bip.: Lechler 1253 (TYPUS! B, no visto; Fototipo: LP); Burkart 14350 (LP); Ruiz Leal 25397 (LP); Cabrera 23209 (LP). *Artemisia mendozana* DC.: Cabrera 17943 (LP); Cabrera 17962 (LP). Cabrera 17996 (LP); *Artemisia verlotorum* Lamotte: Burkart 561 (LP); Cabrera 866 (LP); Cabrera 2064 (LP). *Artemisia vulgaris* L.: Cabrera 9899 (LP); Pedersen 4961 (LP). *Centipeda elatinoidea* (Less.) Benth. et Hook. ex Hoffmann: Dawson y Schwabe 2498 (LP); Gunckel 15565 (LP). *Cotula australis* (Sieb. ex Spreng.) Hooker f.: Cabrera 22589 (LP); Zardini 218 (LP). *Cotula coronopifolia* L.: Cabrera 946 (LP); Zardini 214 (LP); Tur 1712 (LP). *Chamaemelum mixtum* (L.) All.: Rosengurtt B 1913 (LP); Liberato 41 (LP); Proyecto Ventania 904 (LP). *Chamaemelum nobile* (L.) All.: Conegliaro s.n. (LP); LPE 48; LPE 393. *Chrysanthemum coronarium* L.: Boelcke 3924 (LP); Zöllner 1139 (LP). *Chrysanthemum segetum* L.: Shersmith 5455 (LP); Pedersen 9778 (LP). *Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.: Amat 688 (LPE). *Leucanthemum maximum* (Ramond) DC.: Amat 564 (LPE). *Leucanthemum vulgare* Lam.: Cabrera 2648 (LP); Tweedie 273 (LP); Stuessy 1729 (LP). *Lonas annua* (L.) Vines et Druce: St. Lager s.n. (LP 060903). *Matricaria matricarioides* (Less.) Porter: Cabrera y Job 352 (LP); Cabrera 6111 (LP); Moore y Goodall 61 (LP); Amat 145, 146 et 147 (LP). *Matricaria perforata* Mérat: Burkart 19877 (LP); Ruiz Leal 26598 (LP). *Matricaria recutita* L.: González 395 (LP); Amat 71, 72, 166, 248 et 258 (LP). *Otanthus maritimus* (L.) Hoffmanns. et Link: Aellen s.n. (LP 000220). *Plagiocheilus tanacetoides* Haenk. ex DC.: Cabrera 18563 (LP); Burkart 30202 (LP); Krapovickas y Cristóbal 26777 (LP). *Santolina chamaecyparissus* L.: Krapovickas y Cristóbal 20558 (LP); Cabrera 22879 (LP). *Soliva macrocephala* Cabr.: Cabrera 2219 (TYPUS! LP); Cabrera 7217 (LP). *Soliva sessilis* Ruiz et Pavón: Pfister s.n. (LP). *Soliva stolonifera* (Brot.) Loudon: Cabrera 2181 (LP). Cabrera 2316 (LP). *Tanacetum corymbosum* C.H. Schultz: Lejeune et Courtois s.n. (LP 899057); Pedersen 6748 (LP); *Tanacetum parthenium* (L.) Sch.Bip.: Cabrera 23201 (LP); González 440 (LP); Amat 177 (LP). *Tanacetum vulgare* L.: Cabrera 10193 (LP); Conticello et De la Sota 3 (LP).

Resultados y discusión

El estereoma es la porción engrosada de la filaria, que ocupa habitualmente

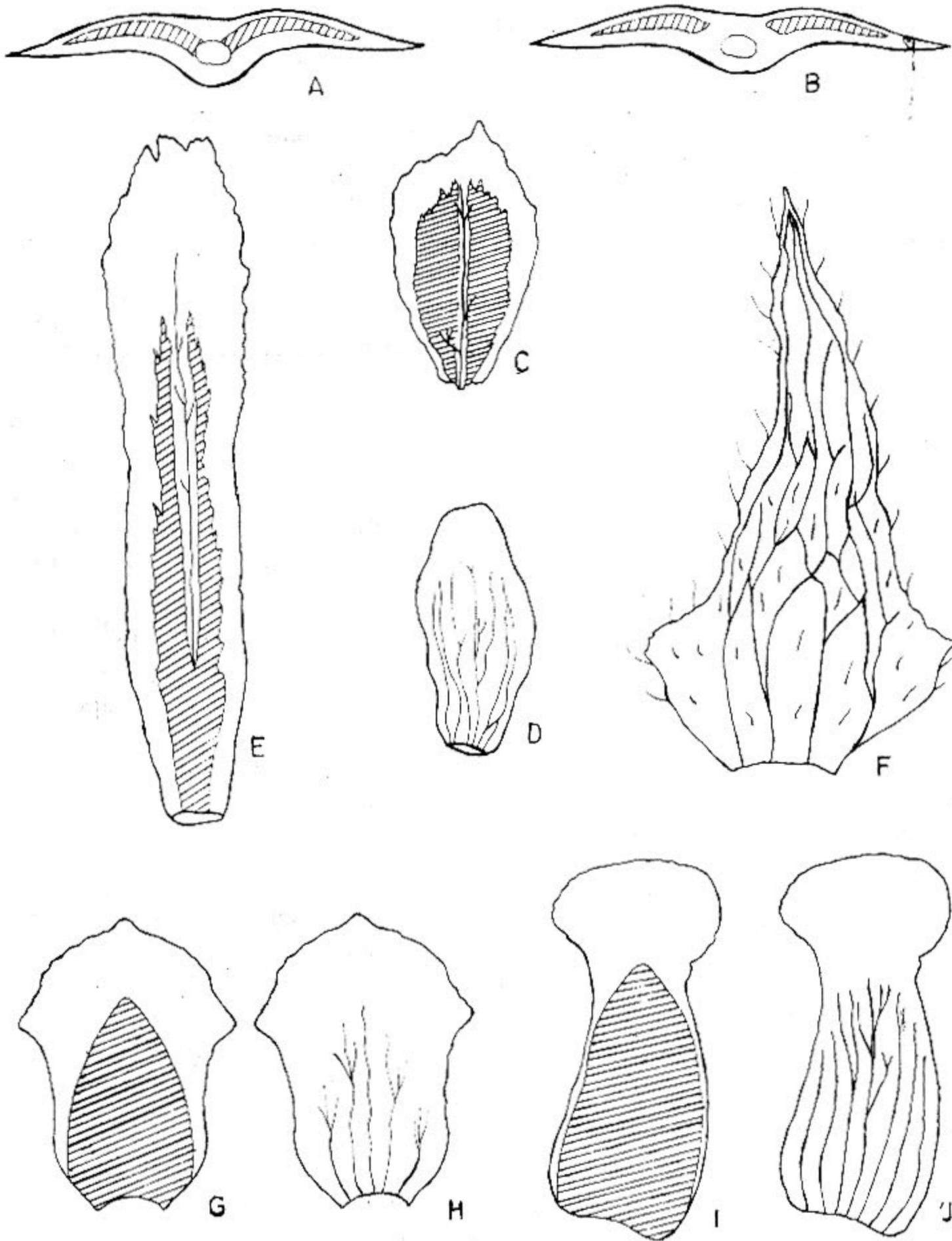


FIGURA 1
Distintos tipos de estereoma en filarias de Anthemideae

A: Transcorte idealizado de filaria con estereoma continuo. B: transcorte con estereoma discontinuo. C Filaria de *Matricaria matricarioides* (estereoma discontinuo). D: Filaria de *Cotula australis* (sin estereoma). E: Filaria de *Leucanthemum vulgare* (estereoma discontinuo). F: Filaria de *Soliva sessilis* (sin estereoma). G-J: Filarias con estereoma continuo y nervaduras múltiples: G-H: *Argyranthemum frutescens* ; I-J: *Chrysanthemum segetum*.

las porciones basal y central de la misma. El resto de la filaria corresponde en ese caso a las áreas marginales escariosas (fig. 1: a, b, c). Desde el punto de vista histológico, el estereoma de las filarias de las Anthemideae se halla constituido por un tejido altamente diferenciado, formado por células prismáticas a fusiformes, con pared secundaria de grosor conspicuo y extremos generalmente aguzados, que disponen su eje mayor en forma paralela al de la bráctea.

Las reacciones histoquímicas practicadas evidenciaron en todos los casos estudiados la naturaleza lignínica de los engrosamientos. Estos engrosamientos forman costillas que se proyectan hacia el lumen celular en forma perpendicular a la superficie de la bráctea y, eventualmente, cordones o barras de conexión que pueden extenderse a lo largo de las paredes anticlinales, de las periclinales o de ambas.

Dormer (1) encontró que en las anteras de las Asteraceae los engrosamientos de las células que conforman la capa fibrosa pueden disponerse en todo el contorno celular ("capa fibrosa de tipo radial"), en las paredes anticlinales ("capa fibrosa de tipo polarizado") o en las paredes periclinales ("tipo transicional"). En las filarias de las Anthemideae estudiadas en el presente trabajo sólo se halla presente el tipo radial, que parece ser característico para la tribu.

El estereoma puede ser **monoestratificado** o **pluriestratificado**. En el último caso las sucesivas capas se proyectan hacia el mesófilo de la bráctea, que generalmente es de estructura dorsiventral, con un parénquima laxo hacia la superficie abaxial y un parénquima de tipo columnar hacia la adaxial.

La posición de la capa fibrosa es habitualmente subepidérmica, aunque en el área media de la filaria suele dirigirse hacia la nervadura y en ese caso pueden observarse entre una y seis capas de parénquima clorofiliano entre la epidermis y el estereoma. La epidermis de las filarias es siempre uniestratificada.

En las filarias externas se observa mayor desarrollo del estereoma, en detrimento de las regiones escariosas de la misma. Su magnitud se reduce hacia las series internas, concomitantemente con un incremento de las regiones escariosas.

De acuerdo con su distribución, el estereoma puede ser **continuo** o **discontinuo**. En el primer caso las capas fibrosas se extienden sin interrupción por todo el mesófilo de la filaria, incluso por sobre la nervadura media de la misma, aunque en ocasiones puede estar representada en dichos puntos por células que exhiben un grado menor de diferenciación (Fig. 1: a, g, i). En el caso del estereoma discontinuo, se interrumpe a ambos lados de la nervadura central, quedando confinado a las zonas centrales del mesófilo; dicha interrupción puede observarse en visión superficial de la filaria como una franja más clara o incolora, sin células engrosadas, que rodea a la nervadura, efecto que se ve reforzado por la existencia de una vaina parenquimática que rodea al haz vascular (Fig. 1: b, c, e).

En ningún caso el estereoma llega hasta el margen de las filarias, pues siempre se interrumpe lateral y apicalmente para dar lugar a las zonas escariosas marginales que, con sus diversas variantes, son características para la tribu.

La tabla 1 establece el tipo de estereoma presente en las especies estudiadas.

Treinta y una de ellas (el 72%) poseen estereoma perteneciente a alguno de los dos tipos reseñados; 19 especies (44,18%) poseen estereoma de tipo continuo y 12 especies (27,90%) presentan estereoma discontinuo, valores que podrían llevar a considerar a estos tipos de estereoma como patrones básicos de la tribu.

Un cierto número de especies, aproximadamente el 30%, se aparta notoriamente de los dos grupos antes reseñados y han sido clasificadas como atípicas en la tabla 1. Se trata en todos los casos de géneros y especies originarios del hemisferio sur, en las que el patrón estructural de las filarias resulta considerablemente divergente, tanto por la presencia de estructuras no convencionales con respecto a la capa fibrosa, como por la existencia de numerosas venas secundarias que no conciben con el patrón característico de la tribu, consistente en una única vena media escasa o nulamente ramificada.

TABLA 1
Los diversos tipos de estereoma presentes en las especies estudiadas
(* indica ausencia del mismo)

Continuo	Discontinuo	Atípico
<i>Achillea ageratum</i>	<i>Artemisia abrotanum</i>	<i>Abrotanella diemii</i>
<i>Achillea millefolium</i>	<i>Artemisia absinthium</i>	<i>Abrotanella emarginata</i>
<i>Anacyclus radiatus</i>	<i>Artemisia copa</i>	<i>Abrotanella linearifolia</i>
<i>Anthemis arvensis</i>	<i>Artemisia mendozaana</i>	<i>Abrotanella trichoachaenia</i>
<i>Anthemis austriaca</i>	<i>Artemisia velorum</i>	<i>Artemisia magellanica</i>
<i>Anthemis cotula</i>	<i>Artemisia vulgaris</i>	<i>Centipeda elatinoides*</i>
<i>Anthemis ruthenica</i>	<i>Dendranthema morifolium</i>	<i>Cotula australis*</i>
<i>Anthemis tinctoria</i>	<i>Leucanthemum maximum</i>	<i>Cotula coronopifolia</i>
<i>Argyranthemum frutescens</i>	<i>Leucanthemum vulgare</i>	<i>Plagiocheilus tanacetoides*</i>
<i>Chamaemelum mixtum</i>	<i>Matricaria matricarioides</i>	<i>Soliva macrocephala</i>
<i>Chamaemelum nobile</i>	<i>Matricaria perforata</i>	<i>Soliva sessilis*</i>
<i>Chrysanthemum coronarium</i>	<i>Matricaria recutita</i>	<i>Soliva stolonifera</i>
<i>Chrysanthemum segetum</i>		
<i>Lonas annua</i>		
<i>Otanthus maritimus</i>		
<i>Santolina chamaecyparissus</i>		
<i>Tanacetum corymbosum</i>		
<i>Tanacetum parthenium</i>		
<i>Tanacetum vulgare</i>		

No se han hallado evidencias de estereoma en las especies estudiadas pertenecientes a los géneros *Centipeda*, *Cotula* (Fig. 1: d) y *Plagiocheilus*, como así tampoco en *Soliva sessilis* (Fig. 1: f). *Soliva macrocephala* presenta un estereoma profundamente fenestrado, con interrupciones correspondientes a cada nervadura, mientras *Soliva stolonifera* posee una capa fibrosa sumamente particular, desarrollada en capas superpuestas con diferente orientación relativa. Las especies de *Abrotanella* solamente presentan elementos fibrosos asociados a los haces vasculares, a modo de vaina. *Artemisia magellanica* presenta nervaduras múltiples y estereoma fenestrado. Este grupo de especies requiere estudios morfológicos más profundos, que se encuentran actualmente en realización (6).

Las observaciones efectuadas llevan a considerar al estereoma como un tejido altamente especializado en la función mecánica y estrechamente vinculado al rol que el involucre desempeña en la fisiología del capítulo. Burt (7) considera que la continuidad del involucre durante las diversas fases de la inflorescencia implica que cumple funciones en todas ellas, protegiendo los botones florales o las flores maduras durante la noche o el tiempo desfavorable, favoreciendo la atracción de polinizadores, protegiendo a los frutos en desarrollo y facilitando la expulsión de los frutos maduros o bien su encierro y dispersión. Según el criterio del autor, la mayoría de estos procesos se basan en movimientos de las filarias que necesariamente implican la participación de un tejido mecánico como la capa fibrosa.

Los mecanismos involucrados requerirían un estudio experimental exhaustivo, pero no sería desacertado suponer que la estructura básica de las filarias puede aportar alguna explicación considerable. Observaciones practicadas en *Matricaria recutita* por el autor demostraron que el estereoma se origina muy tempranamente en la ontogenia del capítulo. La presión ejercida por las flores en crecimiento provocaría su apertura y la exposición de las mismas.

La presencia de un mesófilo fotosintetizador en las filarias, por otra parte, sugiere que los cambios en la turgencia celular de los perénquimas originan una tensión que se transmite a la capa fibrosa, motivando de esta forma el movimiento del involucre. De ser correcta, dicha suposición podría extrapolarse para explicar, al menos parcialmente, el proceso rítmico de apertura y cierre de los capítulos de ciertas Asteraceae.

Los resultados obtenidos en el estudio de estereoma en la tribu Anthemideae permiten afirmar que este constituye un valioso carácter sistemático no considerado hasta el presente. En primer lugar, permite la separación de los taxa estudiados en tres grupos perfectamente definidos, observándose que no existen especies de una misma entidad genérica que pertenezcan a distintos grupos, a excepción de *Artemisia magellanica*, que merecería una consideración independiente, acorde con la sistemática del género, objeto de controversias.

Los datos obtenidos refuerzan la evidencia de la artificialidad del criterio adoptado por Lessing (8) al dividir a la tribu Anthemideae en dos subtribus, Anthemideae y Chrysanthemieae, sobre la base de la presencia o ausencia de

páleas, corroborando por otra parte los tratamientos taxonómicos modernos basados en grupos evolutivos, como el de Heywood y Humphries (9). Si bien todas las especies con estereoma discontinuo carecen de páleas, el estereoma continuo se observa tanto en géneros paleáceos como en géneros con receptáculo desnudo.

Los caracteres del estereoma justifican positivamente el desmembramiento del complejo *Chrysanthemum* en varios géneros independientes, ya que existen significativas diferencias entre *Leucanthemum* y *Dendranthema* por un lado (con estereoma discontinuo) y *Argyranthemum*, *Chrysanthemum* s.s. y *Tanacetum* por otro (con estereoma continuo) (Fig. 1: e, g, i). Por otra parte el patrón estructural de las filarias indica estrechas afinidades entre las especies estudiadas de *Argyranthemum* y *Chrysanthemum* s.s. debido a la presencia de nervaduras múltiples en sus brácteas involurales; ello concuerda con las observaciones carpológicas, ya que estos géneros se diferencian del resto de los taxa que componen el complejo *Chrysanthemum* por la posesión de cipselas heteromórficas sin modificaciones pericárpicas (9).

Lo atípico del estereoma y la presencia de nervaduras múltiples en las filarias de los géneros *Abrotanella*, *Centipeda*, *Cotula*, *Plagiocheilus* y *Soliva* confirmarían la hipótesis que las *Cotuleae* deben ser consideradas como un grupo independiente dentro de las *Anthemideae*, tanto por su origen austral como por las significativas diferencias biológicas y fitoquímicas con los restantes elementos de la tribu.

Utilizando los más efectivos marcadores químicos sistemáticos de la tribu, los poliacetilenos, Greger (10) ha encontrado que los géneros originarios del hemisferio austral difieren marcadamente del resto de los géneros que componen la tribu *Anthemideae*, originarios del hemisferio norte. Para los géneros *Centipeda*, *Cotula* y *Soliva*, números cromosómicos poco frecuentes avalan esta suposición (9).

Asimismo se ha sugerido, sobre la base de caracteres fitoquímicos (10), que el grupo *Tanacetum-Artemisia-Dendranthema* constituiría el stock más primitivo de *Anthemideae*, a partir del cual habrían evolucionado *Achiella*, *Anthemis*, *Anacyclus*, *Otanthus* y *Tripleurospermum*; el complejo *Leucanthemum-Chrysanthemum* y los géneros *Lonas* y *Santolina* podrían haberse originado a partir de *Tanacetum*, mientras *Chamaemelum* y *Matricaria* podrían constituir una progresión a través de *Anthemis*. De ser así, la aparición de los distintos tipos de estereoma, continuo y discontinuo, podría haberse verificado varias veces a lo largo del proceso evolutivo, sin perjuicio del significado taxonómico que actualmente posee.

Referencias bibliográficas

1. Dormer, K.J. (1962) *New Phytol.* 61: 150-153.
2. Drury, D.G. (1966) *Amer. J. Bot.* 53:828-833
3. Hilliard, O.M. y Burt, B.L. (1981) *J. Linn. Soc. Bot.* 82: 181-232
4. Dizeo, O.G. (1973) *Bol. Soc. Argent. Bot.* 15: 126-129

5. Jensen, W.A. (1962). **Botanical histochemistry. Principles and Practice.** W.H. Freeman and Co., San Francisco, pp. 202-205.
6. Amat, A.G. **Patrón estructural de las filarias en especies del grupo Cotuleae (Asteraceae: Anthemideae).** En preparación.
7. Burt, B.L. (1977) **Aspects of diversification in the capitulum.** En: Heywood, V.H.; Harborne, J.B.; Turner, B.L. (eds.) **The Biology and Chemistry of the Compositae.** Academic Press, London, Cap. 3.
8. Lessing, C.F. (1832) **Synopsis Genera Compositarum** Págs. 247-269.
9. Heywood, V.H. y Humphries, C.J. (1977). **Anthemideae-Systematic Review.** En: Heywood, V.H.; Harborne, J.B. y Turner, B.L. (eds.) **The Biology and Chemistry of the Compositae.** Academic Press, London, cap. 31.
10. Greger, H. (1977) **Anthemideae-Chemical Review.** En: Heywood, V.H.; Harborne, J.B. y Turner B.L. (eds.) **The Biology and Chemistry of the Compositae.** Academic Press, London, cap. 32.