ANATOMIA DE TALLO Y HOJA DE RAYLEYA BAHIENSIS CRISTOBAL (STERCULIACEAE)

por MARIA MERCEDES ARBO*

Con el propósito de acumular datos que aclaren la posición taxonómica de este nuevo género, aparentemente monoespecífico, se aprovechó el material de herbario disponible para analizar la estructura de tallo y hojas.

Para ello se hicieron cortes transversales, radiales y tangenciales de tallo (3-4 mm de diámetro) y cortes transversales de pecíolo y lámina a la altura del nectario, todos a mano alzada. Los cortes se colorearon siguiendo la técnica de Scala (1908): coloración diferencial con carmín bórico y verde de yodo. Se diafanizaron hojas con la técnica de Dizeo de Strittmatter (1973) y se colorearon con safranina o verde de yodo. También se utilizaron macerados de tallo y lámina foliar, que se realizaron con la técnica de Jeffrey (Johansen 1940: 104).

Las ilustraciones se hicieron con cámara clara en microscopio Wild M20 y M5, y fueron pasadas a tinta por Víctor Maruñak. Se dibujaron los esquemas utilizando los símbolos propuestos por Metcalfe y Chalk (1957).

Material estudiado: Rayleya bahiensis Cristóbal, Brasil, Bahía, Mucugé, Harley 18622 (CTES).

Tallo (Fig. 1, A)

En corte transversal se observa: 1) Epidermis, constituída por células cuadrangulares con paredes periclinales planas, cubierta por una cutícula gruesa.

- 2) Súber, originado a partir de las dos capas periféricas de la corteza; está formado por células de sección rectangular, 2-7 veces más largas que anchas. Las capas más externas acumulan abundante tanino.
- 3) Corteza, formada por células parenquimáticas de paredes gruesas,

^{*} Instituto de Botánica del Nordeste, C.C. 209, 3400 Corrientes, Argentina.

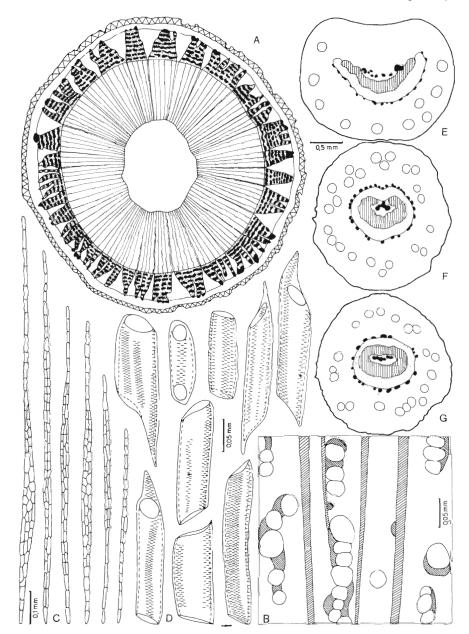


Fig. 1. A, corte transversal de tallo. B, sector del leño en corte transversal señalando la posición de vasos, parénquima axial y parénquima horizonta. C, radios parenquimáticos en corte tangencial. D, vasos en macerado de leño. E, pecíolo en corte transversal, región basal. F, región media. G, región apical.

con diminutos espacios intercelulares en los ángulos. No presenta esclereidas.

- 4) Floema, dispuesto en cordones de sección triangular, con la base apoyada sobre el cambium. Se observan estratos con grupos de fibras alternando con estratos sin fibras. Los radios medulares se ensanchan notoriamente en el floema, presentando sección triangular, con la base orientada hacia el exterior.
- 5) Xilema, formando un cilindro interrumpido por los radios medulares uni-triseriados. En el borde interno se observan restos, aparentemente, de floema interno.
- 6) Médula, formada por células parenquimáticas con paredes engrosadas, lignificadas, con puntuaciones simples muy notables.

Leño Fig. 1, B a D

Vasos: poro difuso, 70-80 vasos por mm², solitarios o dispuestos en filas radiales de 2-10 elementos, diámetro tangencial pequeño (50-72 μ m) a muy pequeño (15-50 μ m), longitud entre 35-395 μ m, placa de perforación simple, paredes terminales orientadas transversal u oblicuamente, a veces la inclinación tan marcada que el elemento presenta extremos aguzados y afilados, paredes laterales punteadas, puntuaciones intervasculares alternas, pequeñas, de abertura interna alargada, puntuaciones vasos-radios grandes, opuestas o dispuestas irregularmente. No se observa tilosis.

Parénquima axial: escaso, predominantemente paratraqueal, células ubicadas alrededor de los vasos o raramente aisladas, adosadas a los radios medulares. Cristales u otros contenidos celulares no observados.

Radios parenquimáticos: no estratificados, 1-3 seriados en la porción media, uniseriados en los extremos, de 0.5-1.3 mm de altura, en número de 13-20 por mm, heterocelulares, con filas de células rectangulares largas verticales alternando irregularmente con filas de células rectangulares cortas, verticales o procumbentes llenas generalmente de un contenido granuloso o con paredes muy engrosadas y lumen reducido redondeado.

Fibras: largas, de 0.5-1.3 mm de longitud, extremos muy aguzados, puntuaciones simples o semirrebordeadas agrupadas de 2 a 6, raramente aisladas

Hoja

Morfología y venación mayor: pecíolo cilíndrico, rugoso; lámina foliar ovada u oblongo-lanceolada, simétrica, borde aserrado. Venación prominente en ambas caras de la hoja, pero más en la abaxial. La vena media, muy marcada, presenta en la cara abaxial, muy cerca del pecíolo, un nectario elíptico a largamente ovado, de 3-5 x 0.6-1.2 mm, cuyo tamaño relativo aumenta notablemente en las hojas floríferas, mucho más pequeñas que las vegetativas. El nectario está ligeramente elevado sobre la superficie de la vena media, y presenta una serie de depresiones o cavidades en las que se alojan los pelos glandulares (Fig. 2, A).

En las hojas vegetativas las venas secundarias basales y el o los dos primeros pares de venas terciarias que parten de ellas, nacen todas en el punto de unión de la lámina con el pecíolo. Las siguientes venas secundarias (4-5 pares) nacen más arriba, formando con la vena media un ángulo de 70-75°, se curvan hacia el ápice, y se ramifican una o más veces antes del margen, terminando las ramas externas en los dientes en tanto que la interna finaliza por unirse con la vena secundaria superadyacente. En la porción inferior de la hoja, las venas terciarias se comportan de igual manera. Las venas terciarias que comunican la vena media con las venas secundarias, se curvan ligeramente hacia la base, pero en conjunto se disponen perpendicularmente a la vena media, especialmente en el tercio basal de la hoja. Forman generalmente un ángulo recto en su unión con la vena media.

Las hojas floríferas (Fig. 2, A) de tamaño notablemente menor, son dentadas sólo en la porción apical. Las venas secundarias, en número de 34 pares, forman con la vena media un ángulo más agudo, y se curvan hacia el extremo anastomosándose con las venas superadyacentes. Las venas terciarias no siguen un curso definido.

Epidermis (fig. 2, E y F). En la cara adaxial, las células epidérmicas propiamente dichas son poligonales en vista superficial, generalmente con

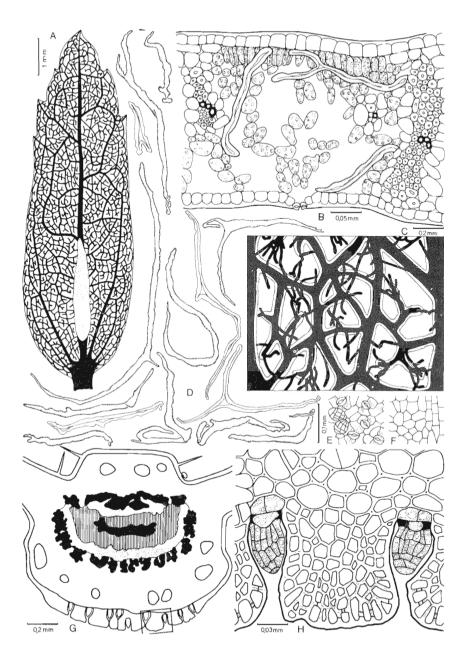


Fig. 2. A, hoja florífera diafanizada. B, corte transversal de lámina foliar. C, venación menor esquematizada en hoja diafanizada. D, esclereidas en macerado de lámina foliar. E, epidermis abaxial. F, epidermis adaxial. G, corte transversal de nervadura media a la altura del nectario. H, detalle del nectario mostrando la epidermis pluriestratificada y los pelos glandulares.

5-6 lados rectos. Las células que cubren las venas mayores son alargadas, generalmente rectangulares. La cutícula es lisa. En la cara abaxial, las células epidérmicas propiamente dichas son poligonales, con 5-8 lados rectos o curvos; las células que cubren las venas mayores y menores son rectangulares. Estomas restringidos a las aréolas, anomocíticos. Cutícula con ligeras estrías perpendiculares al eje mayor de los estomas en las células que los rodean; miden 20-30 x 20-25 μm.

Tricomas (Fig. 2, E). Hay pelos glandulares capitados esparcidos especialmente en la cara abaxial, formados por un pie unicelular y una cabeza subglobosa con cuatro estratos de células: los dos basales formados por ocho células, el tercero constituído por cuatro células y el último unicelular. Además hay pelos simples en el pecíolo y en las venas principales, especialmente en hojas jóvenes.

Venación menor (Fig. 2, C). Presenta venación menor anisodictia con vaina parenquimática y esclerénquima holoneural (Arbo 1977a: grupo 4 de *Byttneria*). Las aréolas son poligonales, de forma variada, generalmente con una vénula, a veces dos o ninguna. Las vénulas son numerosas, generalmente simples, rectas o curvas, a veces ramificadas, formadas por 1-2 filas de elementos traqueales espiralados o escalariformes.

Estructura interna.

Pecíolo (Fig. 1, E a G). Epidermis formada por células cuadrangulares o rectangulares, eje mayor radial, cara periclinal externa convexa, cutícula gruesa, no se observan estomas, a veces algunas células aisladas divididas periclinalmente; pelos simples o a veces estrellados y pelos glandulares capitados. Corteza formada por células parenquimáticas con paredes engrosadas, dejando diminutos espacios intercelulares en los ángulos; muchas células con contenido tanífero, numerosas bolsas de mucílago aparentemente lisígenas. En la porción basal del pecíolo el hacecillo de conducción forma un arco con la concavidad hacia arriba, cuyos extremos son notablemente incurvos. En la porción apical, el arco se cierra formando un hacecillo concéntrico. Hacia el extremo se origina un hacecillo secundario que pronto se divide en dos, o dos hacecillos, que inervarán la lámina foliar. Hay fibras perifloemáticas, cuya cantidad y grado de lignificación aumenta desde la base hacia el

ápice del pecíolo. La médula está formada por células parenquimáticas, muchas de las cuales tienen contenido tanífero; también se encuentran fibras.

Lámina foliar (Fig. 2, B). Espesor entre 240-390 µm. Epidermis adaxial constituída por células cuadrangulares o rectangulares, pared periclinal externa ligeramente curva, cubierta por una cutícula gruesa, pared periclinal interna plana. Epidermis abaxial ligeramente más delgada que la adaxial, células cuadrangulares o redondeadas, siendo la cutícula más gruesa que la adaxial. Los estomas sobresalen ligeramente sobre el nivel de la epidermis y la cutícula se adelgaza notablemente a su altura; células oclusivas con paredes periclinales notablemente engrosadas, ostíolo limitado externamente por un reborde cuticular.

Mesófilo dorsiventral, constituído por una sola capa de parénquima en empalizada cuyas células son cilíndricas, cortas, y numerosas capas de parénquima lagunoso cuyas células son redondeadas, elipsoidales o a veces de contorno irregular.

La vena media presenta un hacecillo prácticamente concéntrico (Fig. 2, G); el centro está ocupado por células esclerenquimáticas, y el floema presenta alrededor gruesos cordones de fibras. Alrededor del hacecillo se encuentra parénquima, con células de paredes engrosadas, y grandes bolsas de mucílago dispersas en todo el contorno. No hay colénquima subepidérmico.

Las venas más gruesas presentan extensiones de la vaina que llegan a ambas epidermis y están constituídas por numerosos elementos esclerenquimáticos. Las venas más finas presentan extensiones sólo hacia la epidermis adaxial, y las vénulas carecen de extensiones. La vaina fascicular es totalmente parenquimática, no hay células especializadas ni aún en las venas mayores. No se han observado cristales ni en la vaina ni en células del mesófilo. Todas las venas y vénulas están acompañadas por elementos esclerenquimáticos. En el macerado de lámina foliar se observan fibras típicas, fibroesclereidas y elementos intermedios.

Esclereidas (Fig. 2, D). Las esclereidas foliares de Rayleya caben en la categoría de fibroesclereidas: son elementos prosenquimáticos de $130\text{-}1000 \times 7\text{-}20~\mu\text{m}$, de longitud 5-40 veces mayor que la de las célu-

las oclusivas.

La forma de las esclereidas es muy variable, en general son poco ramificadas y muy retorcidas. Algunas no tienen brazos, y se curvan semejando ciertas letras como alfa, omega, gamma, C, L, U, o adoptan la forma de cayados o signos de interrogación. Otras tienen uno o ambos extremos brevemente bifurcados, o retorcidos en tirabuzón. Algunas tienen un brazo lateral de manera que adopta forma de T o Y. A veces tienen tres brazos más o menos radiales, de similar longitud.

Las paredes celulares son gruesas, de espesor uniforme, por lo que la amplitud del lumen depende del diámetro celular. A veces presentan espículas y el lumen tiene contenido granuloso. Las puntuaciones son simples y escasas.

Las esclereidas acompañan las venas y venillas y aún las vénulas, separándose de ellas para invadir el mesófilo (Fig. 2, C). En los cortes transversales se las encuentra atravesando el mesófilo en todas direcciones: vertical, oblícua y paradermal, extendiéndose incluso entre la epidermis y el mesófilo (Fig. 2, B).

Nectario (Fig. 2, G y H). Los nectarios foliares de Rayleya son multiaperturados (Arbo 1972). Están constituídos por un cojín de epidermis pluriestratificada, en el que se encuentran cavidades donde se hallan los pelos glandulares. El tejido epidérmico del nectario está formado por 8-10 capas de células con paredes engrosadas, las más externas a veces lignificadas. Pelos glandulares voluminosos, formados por una célula basal que muchas veces se divide anticlinalmente, una célula del cuello achatada, cuyas paredes tangenciales presentan engrosamientos periféricos de cutina, y la cara periclinal externa convexa a veces, y por una cabeza con 4-5 capas pluricelulares excepto la apical que parece ser unicelular. Las cavidades donde se alojan los pelos son de forma cilíndrica o tienen las paredes abovedadas, de manera que la abertura puede ser de menor diámetro que el interior de la cavidad. El parénquima subglandular está formado por células con paredes engrosadas que dejan pequeñísimos espacios intercelulares en los ángulos. No se han observado cristales.

En los nectarios de Rayleya, al igual que en los de Megatritheca y

varias especies de Ayenia y Byttneria, se han observado hongos epífilos.

Discusión

Según Cristóbal (1981) Rayleya pertenece a la tribu Byttnerieae, y dentro de ella, los géneros con los que está más relacionado son Byttneria y Ayenia. En la literatura consultada no se hallaron datos sobre la anatomía de tallo y leño de Byttneria y Ayenia, de manera que se compara Rayleya con los otros géneros de la tribu Byttnerieae (Metcalfe & Chalk 1957: 247-252).

La anatomía de tallo de Rayleya concuerda con la descripta para otros géneros de la familia. Los caracteres sobresalientes son: súber de origen subepidérmico, floema dispuesto en cordones triangulares y estratificado en el corte transversal, bolsas de mucílago y vasos con placa de perforación simple.

El tamaño de los vasos es similar al de Theobroma y Scaphopetalum, no así la disposición en filas radiales que se ha descripto en géneros de otras tribus. El número de vasos por mm² es bastante alto, a diferencia del hallado en Guazuma y Theobroma, a pesar de que en el último género los vasos tienen igual diámetro que en Rayleya. Las puntuaciones intervasculares se asemejan a las de Theobroma. Según Chattaway (Metcalfe & Chalk 1957: 252) el parénquima axial de las Byttnerieae es fundamentalmente apotraqueal, pero en Rayleya predomina el paratraqueal, con disposición semejante al de Eriolaena. Los radios medulares son tan altos como en Guazuma, Commersonia y Scaphopetalum. En cuanto a su composición celular los radios son típicamente heterocelulares, como en Scaphopetalum. En resumen, la estructura del leño se ajusta, en distintos aspectos, a lo hallado en los demás géneros de la tribu, excepto la disposición de los vasos, número por mm² y tipo de parénquima axial predominante, caracteres en los que no escapa, sin embargo, al espectro de variabilidad de la familia.

En lo que se refiere a nectario y venación menor, se dispone de información sobre *Byttneria* y *Ayenia*, de modo que en estos aspectos, la comparación con *Rayleya* puede llevarse a nivel específico.

La venación menor de Rayleya es anisodictia, igual a la de un grupo de especies de Byttneria, de las secciones Crassipetala, Byttneria y Urticifolia. Entre ellas las que más se asemejan son las de la sección Crassipetala, especialmente Byttneria obliqua. Las especies de la sección Byttneria, a pesar de tener también venación prominente en ambas caras de la hoja, se diferencian por tener aréolas de forma irregular, con vénulas muy ramificadas y mesófilo equifacial. Las especies de la sección Urticifolia se diferencian de Rayleya por la consistencia de la hoja, determinada en parte por la menor cantidad de esclerénquima que poseen.

Las esclereidas foliares son muy parecidas a las de *Byttneria coriacea*, aunque en *Rayleya* su forma es más simple y su longitud mayor.

Los nectarios de Rayleya son multiaperturados como en Ayenia, Megatritheca y muchas especies de Byttneria. Se asemejan especialmente a los de algunas especies de Byttneria, como B. obliqua y B. rhamnifolia.

La anatomía foliar de Rayleya es perfectamente coherente con la de Byttneria y Ayenia en los aspectos considerados. Los datos obtenidos confirman su parentesco con estos géneros, respaldando así su posición taxonómica.

Summary

This study was undertaken with the purpose of obtaining new data to clarify the taxonomic position of *Rayleya*, a new and apparently monotypic genus.

The paper describes stem anatomy, wood structure, leaf major and minor venation, epidermis, trichomes, petiole, mesophyll, nectaries and sclereids.

The salient features of stem anatomy are: cork of subepidermic origin, phloem arranged in triangular strands and stratified with fiber groups, mucilage cavities, vessels with simple perforations frequently arranged in radial groups, axial parenchyma scanty, rays heterogeneous 1-3 seriate.

Petiole supplied in the basal portion by a vascular bundle with the shape of an arc with strongly incurved ends; in the apical portion the bundle becomes a closed ring of xyiem and phloem with fiber strands around the phloem.

Mesophyll dorsiventral, with one layer of palisade tissue and several of spongy tissue. Venation raised above the general level of the blade. Midrib with a concentric bundle surrounded by strong fiber strands. Larger veins have bundle sheath extensions towards both epidermis, minor veins have extensions only towards adaxial epidermis, veinlets lack extensions. Minor venation is anisodictious with holoneural sclerenchyma and parenchymatous bundle sheath. Sclerenchyma follows all veins and veinlets, and also invades the areoles crossing them in all directions. Fibersclereids are very long and twisted, usually with very few arms.

Nectaries are multiapertured, with glandular hairs sunken in a cushion of multilayered epidermis.

The genera which show greater affinity with Rayleya are Byttneria and Ayenia. There are comparative data on foliar anatomy about these genera, but unfortunately there is no information about stem anatomy and wood structure. Rayleya nectaries, minor venation and sclereids are very similar to that of certain species of Ayenia and Byttneria, that is to say that the data provided by the anatomical study confirm the natural relations among these genera.

Bibliografía

Arbo, M.M. 1972. Estructura y ontogenia de los nectarios foliares del género Byttneria (Sterculiaceae). Darwiniana 17: 104–158.

1973. Los nectarios foliares de Megatritheca (Sterculiaceae). Darwiniana 18: 272–276.

1977a. Venación foliar menor en Byttneria (Sterculiaceae). Bonplandia 3(15): 211–268.

1977b. Esclereidas foliares en Byttneria coriacea Britton

- (Sterculiaceae). Darwiniana 21(1): 42-48.
- Cristóbal, C. L. 1976. Estudio taxonómico del género *Byttneria* Löefling. Bonplandia 4: 1–482.
- ----- 1981. Rayleya, nueva Sterculiaceae de Bahía-Brasil. Bonplandia 5(8): 43-50.
- ----- & Arbo, M.M. 1971. Sobre las especies de Ayenia (Sterculiaceae) con nectarios foliares. Darwiniana 16(3): 603-612.
- Dizeo de Strittmatter, C.G. 1973. Nueva técnica de diafanización. Bol. Soc. Argentina Bot. 15(1): 126-129.
- Gregory, M. 1980. Wood identification: an annotated bibliography. IAWA Bull. n.s. 1(1-2): 3-41.
- Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. Amer. J. Bot. 60: 17-33.
- Johansen, D. 1940. Plant microtechnique. New York.
- Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1957. Anatomy of the dicotyledons. 2 vols. Oxford. 1: 242-252.
- Scala, A. 1908. La técnica de doble coloración diferencial en histología vegetal. Rev. Mus. La Plata 2a. ser. 15(3): 221-225.