

ESTUDIO DE LA ANATOMIA FOLIAR DE LAS ESPECIES ESPAÑOLAS DEL GENERO ISOETES L.

C. PRADA

Departamento de Botánica, Facultad de Biología,
Universidad Complutense, Madrid

(Recibido el 26 de junio de 1979)

Resumen. Se estudia la anatomía foliar de 8 especies españolas del género *Isoetes* L. y se describen los caracteres anatómicos más sobresalientes.

Summary. Leaf anatomical characters of taxonomic importance of 8 Spanish species of the genus *Isoetes* L. are presented.

INTRODUCCION

En la sistemática del género *Isoetes*, algunos caracteres anatómicos de los esporofilos han sido utilizados ocasionalmente por autores como GRENIER & GODRON (1856), PFEIFFER (1922), MAIRE (1952), WANNTORP (1970) y otros, concretamente los estomas y fascículos fibrosos subepidérmicos. El trabajo más reciente que de una manera específica trata este tema es el de HALL (1971). El planteamiento y la terminología que emplea este autor nos ha servido de base para la realización del presente estudio.

MATERIAL Y METODOS

El material examinado procede en su mayor parte de recolecciones propias efectuadas durante los dos últimos años en diversos puntos de la geo-

grafía peninsular y que se conserva en el herbario del Jardín Botánico de Madrid (MA). Sólo en el caso de *Isoetes durieui* ha sido necesario emplear material seco de herbario, ya que no se ha podido localizar este taxón en las diferentes herborizaciones.

Con el material fresco procedimos a su fijación en formalín-propionol-alcohol durante un tiempo mínimo de 18 horas (JOHANSEN, 1968) y posteriormente fue deshidratado e incluido en parafina; el material seco de herbario se trató con potasa al 2,5 % en caliente, conservándolo después en alcohol al 50 % (CARLQUIST, 1978), antes de proceder a su deshidratación e inclusión en parafina.

En todos los casos se realizaron cortes a nivel de la parte media de la hoja, entendiéndose por hoja el extremo estéril distal de esporofilos maduros, de modo que los resultados expuestos en el Cuadro I puedan ser comparables. Los cortes histológicos se colorearon siguiendo la técnica clásica de tinción doble en safranina y verde brillante (JOHANSEN, 1968).

RESULTADOS

En el género *Isoetes* las hojas son pequeñas, liguladas, de forma acicular, estrechándose gradualmente hacia el ápice; la longitud varía entre 5 y 80 cm.; según las especies.

En sección transversal, la forma de la hoja (Lám. I, figs. 1-3) puede ser más o menos circular (*I. lacustris* e *I. echinospora*), semicircular (*I. velata*), triangular (*I. durieui*) o bien trapezoidal (*I. longissima* e *I. histrix*). En *I. histrix* la hoja suele presentar un saliente en el centro de la cara abaxial, debido al gran desarrollo que alcanza en esa zona el fascículo fibroso subepidérmico.

En todas las especies del género la hoja está atravesada longitudinalmente por cuatro lagunas o cámaras aeríferas rodeando la estela; de trecho en trecho estas lagunas están interrumpidas por tabiques transversales dispuestos de manera alterna. Las células que constituyen los tabiques son de contorno lobulado en la mayor parte de los taxones examinados, variando de unos a otros el grado de lobulación; estas células se ponen en contacto entre sí precisamente a través de los lóbulos y dejan unos poros cuya forma nos ha parecido que tiene cierto valor taxonómico. Así, en especies como *I. velata* e *I. lacustris* los poros son claramente triangulares (Lám. I, fig. 5 y Lám. II, fig. 1), mientras que en el resto de los taxones tienen un aspecto

Taxones	Tabiques de las cámaras aeríferas			Haz vascular	Colénquima	Epidermis		
	Contorno células	Superficie	Forma poros	N.º de canales por haz	Fascículos (*)	Papilas	Engrosamientos	Estomas (*)
<i>I. asturicense</i>	lobulado	lisa	redondeada	uno	+	sí	no	+
<i>I. delilei</i>	lobulado	espinosa	redondeada	tres	+++	no	sí	++
<i>I. durieui</i>	no lobulado	lisa	carece	tres	++	no	no	+++
<i>I. echinospora</i>	lobulado	lisa	redondeada	uno	—	no	no	—
<i>I. bistrix</i>	no lobulado	lisa	carece	uno a cuatro	++	sí	no	+++
<i>I. lacustris</i>	muy lobulado	espinosa	triangular	uno	—	no	sí	—
<i>I. longissima</i>	lobulado	lisa	redondeada	uno	+	no	no	—
<i>I. velata</i>	muy lobulado	lisa	triangular	uno	+++	sí	no	+

CUADRO I.—Caracteres anatómicos de las hojas de *Isoetes*. (*) — indica ausencia de este carácter; +, ++ y +++ indican menor o mayor grado de desarrollo de este carácter.

redondeado (Lám. I, fig. 6). En *I. bistris* e *I. durieui* las células del tabique no son de contorno lobulado sino liso, de forma aproximadamente ovalada (Lám. I, fig. 4), no diferenciándose claramente del resto de las células del mesofilo.

Aparte de las células del tabique y de los poros, hemos observado que tiene interés la existencia en la superficie de estas células de unas prolongaciones espiniformes que son especialmente abundantes en la zona de contacto entre los lóbulos. Este carácter lo presentan *I. lacustris* e *I. delilei*, siendo en este último las prolongaciones de mayor grosor (Lám. II, fig. 1).

Dentro de la hoja existe un único haz vascular colateral en continuación con el rastro foliar originado en el cilindro central (SMITH, 1955). En el lado adaxial de la hoja se observan unos vasos anillados formados por traqueidas de paredes engrosadas, que en sección transversal se distinguen claramente por su característica forma poligonal, por el engrosamiento de sus paredes y porque se tiñen débilmente de rosa con safranina (Lám. II, figs. 3 y 4). En el interior del haz vascular se encuentran uno o varios tubos, según las especies, a los que HALL (1971) denomina canales intrastelares. Según este autor, los canales no son de origen lisógeno ni esquizógeno, ya que poseen una discreta pared que no está lignificada ni presenta bandas de espesamiento en sección longitudinal; estos canales no poseen contenido vivo ni mucílago, pero están llenos de agua y su misión es probablemente la de actuar como vasos xilemáticos (Lám. II, figs. 4 y 5).

El mesofilo a los lados de las cámaras aeríferas puede ser totalmente parenquimatoso como ocurre en *I. lacustris* e *I. echinospora*, o presentar un número variable de cordones longitudinales constituidos por células de paredes engrosadas a los que se ha denominado fascículos hipodérmicos (ROUY, 1912), filamentos periféricos (PFEIFFER, 1922), fascículos fibrosos periféricos (MAIRE, 1952) o filamentos fibrosos (HALL, 1971) (Lám. III, figs. 1 a 3). Dichos cordones se sitúan siempre inmediatamente por debajo de la capa de células epidérmicas. En *I. bistris* e *I. durieui* hemos comprobado la existencia de cuatro fascículos fibrosos subepidérmicos muy desarrollados, que se disponen uno en el centro de la cara abaxial de la hoja y el resto en tres grupos en los extremos y centro de la cara adaxial (Lám. I, fig. 2). En *I. velata* e *I. delilei* aparecen numerosos fascículos dispersos por todo el contorno de la hoja (Lám. I, fig. 1). En *I. asturicense* e *I. longissima* los fascículos están constituidos por un número reducido de células con las paredes poco engrosadas. Estos cordones multicelulares tienen como misión fortalecer la periferia de la hoja. SMITH (1955) considera que son de naturaleza escler-

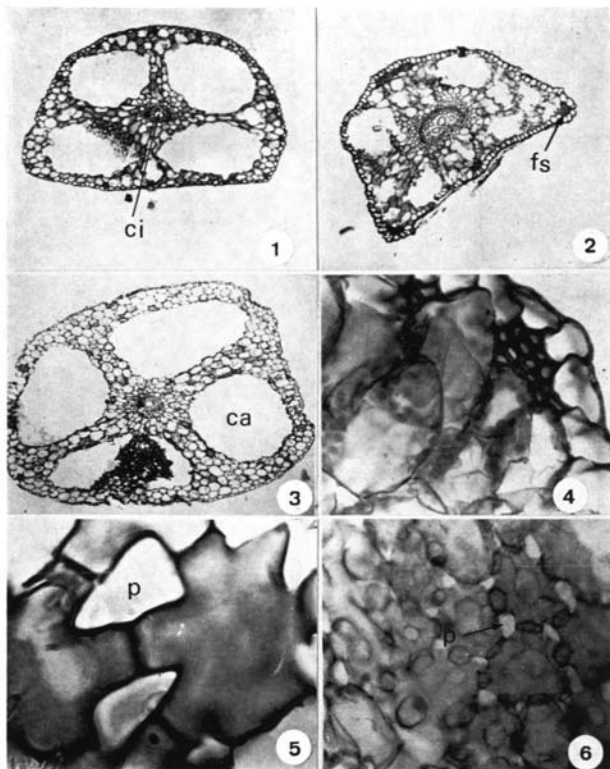


LÁMINA I.—Secciones transversales de esporofilos de *Isoetes*. Fig. 1, *I. velata* (x 20). Fig. 2, *I. bistris* (x 20). Fig. 3, *I. lacustris* (x 20). Fig. 4, *I. bistris* (x 400). Fig. 5, *I. velata* (x 1.000). Fig. 6, *I. echinospora* (x 400). ca, cámaras aeríferas; ci, canales intrastelares; fs, fascículos fibrosos subepidérmicos; p, poros.

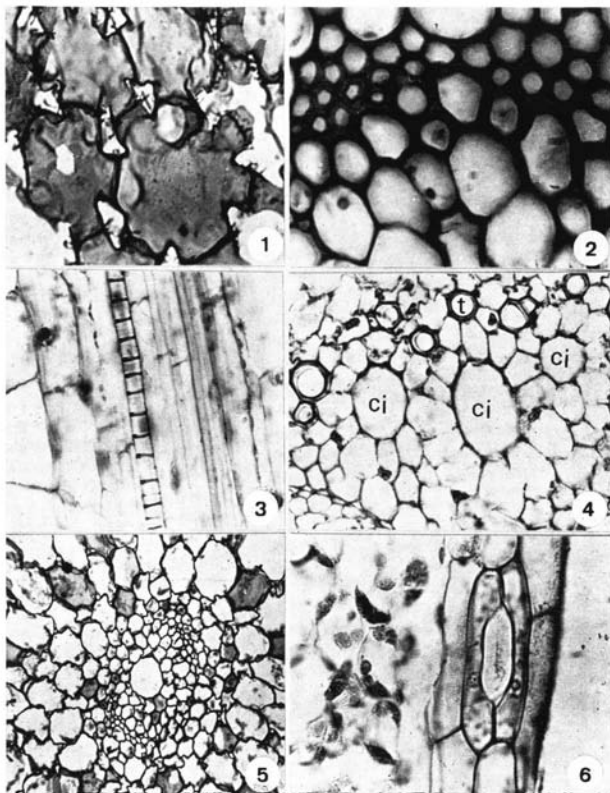


LÁMINA II.—Secciones de esporofilos de *Isoetes*. Fig. 1, *I. lacustris* (x 400). Fig. 2, *I. bistris* (x 1.000). Fig. 3, *I. echinospora* (x 400). Fig. 4, *I. delilei* (x 400). Fig. 5, *I. lacustris* (x 100). Fig. 6, *I. bistris* (x 400). 3 y 6, secciones longitudinales; las demás, secciones transversales. ci, canales intrastelares.

renquimática pero, al no tener las paredes lignificadas, HALL (1971) piensa que más bien debe tratarse de un tejido colenquimático.

En cuanto a la epidermis, está constituida por una sola capa de células, y tiene interés desde el punto de vista taxonómico la presencia de estomas (Lám. II, fig. 6) y las características de la cutícula, que puede ser lisa o presentar diminutas papilas fácilmente observables en sección transversal, o bien examinando con el microscopio óptico la superficie de la epidermis (Lám. III, figs. 1 y 6). En *I. lacustris* e *I. delilei* se aprecia un engrosamiento de la cutícula en la zona de contacto entre las células epidérmicas; este carácter no se ha observado en el resto de los taxones estudiados (Lám. III, fig. 5).

DISCUSION

En los taxones de hábitat terrestre los estomas son muy abundantes; asimismo, presentan unos fascículos fibrosos subepidérmicos notablemente desarrollados, formados por células de paredes muy engrosadas distribuidas normalmente en cuatro cordones a lo largo de la hoja, que contribuyen a aumentar la resistencia mecánica frente al medio. En general, poseen más de un canal intrastelar y las células que constituyen los tabiques no se diferencian claramente de las células del mesofilo. En este grupo de taxones se sitúan *I. histrix* e *I. durieui*.

En las especies anfibias se ha observado la presencia de estomas, aunque menos frecuentes que en el grupo anterior. Existe una gradación en cuanto al número de fascículos fibrosos subepidérmicos, siendo escasos y de pocas células en las especies que viven normalmente sumergidas o que soportan un período corto de desecación, como ocurre en *I. asturicense* e *I. longissima*, mientras que en *I. velata* e *I. delilei* son más numerosos y formados por mayor número de células. En el último taxón citado se ha observado también que existen tres canales intrastelares, mientras que en el resto de las especies anfibias sólo aparece uno. Esto pudiera estar relacionado con el hábitat más seco de esta planta, ya que *I. delilei* se sitúa en la parte periférica de las charcas donde suele aparecer junto con *I. velata*, que vive en las zonas de más profundidad de agua, teniendo que soportar por tanto un período más largo de sequía.

En el grupo de los *Isoetes* acuáticos no se han encontrado estomas ni fascículos fibrosos subepidérmicos (*I. lacustris* e *I. echinospora*).

Las células del tabique en los dos últimos grupos de especies mencionadas son de contorno lobulado. Hemos podido observar que existen también células de forma similar en las hojas de otras plantas que conviven con los *Isoetes* de hábitat anfibio o acuático, como por ejemplo en especies de los géneros *Juncus* y *Sparganium*. La presencia de prolongaciones espiniformes en la superficie de estas células, al igual que la forma de los poros que dejan entre sí, son caracteres evidentemente constantes y en ellos no se ha podido apreciar ninguna relación clara con las características del medio ecológico.

A la vista de los resultados obtenidos, consideramos que puede ser útil el empleo de estos caracteres en la diagnosis sistemática del género, para lo cual hemos confeccionado la siguiente clave, que permite determinar los taxones comentados. Para el manejo de esta clave es conveniente utilizar material fresco siempre que se pueda, ya que con el material de herbario el tratamiento se hace más complicado y algunos caracteres se observan con dificultad.

Clave anatómica

1. Células del tabique de contorno lobulado	2
Células del tabique de contorno liso	7
2. Superficie de las células del tabique lisa	3
Superficie de las células del tabique espinosa	6
3. Poros triangulares	I. velata
Poros redondeados	4
4. Fascículos fibrosos subepidérmicos y estomas ausentes	I. echinospora
Fascículos fibrosos subepidérmicos poco desarrollados y estomas escasos	5
5. Epidermis con papilas cuticulares	I. asturicense
Epidermis sin papilas cuticulares	I. longissima
6. Poros de los tabiques triangulares; un canal intrastelar	I. lacustris
Poros de los tabiques redondeados; tres canales intraestelares	I. delilei
7. Epidermis con papilas cuticulares; uno a cuatro canales intrastelares	I. histrix
Epidermis sin papilas cuticulares; tres canales intrastelares	I. durieui

APENDICE

Relación de las muestras estudiadas

Isoetes asturicense (Lainz) Lainz: Asturias: Laguna de Arbas, Leitariegos, Prada (MA 208965).

Isoetes delilei Rothm.: Cáceres: Carretera de Cáceres a Trujillo, a 7 Km. de Trujillo, Pardo (MA 208970). Río Ayuela, Cubas & Prada (MA 208964).

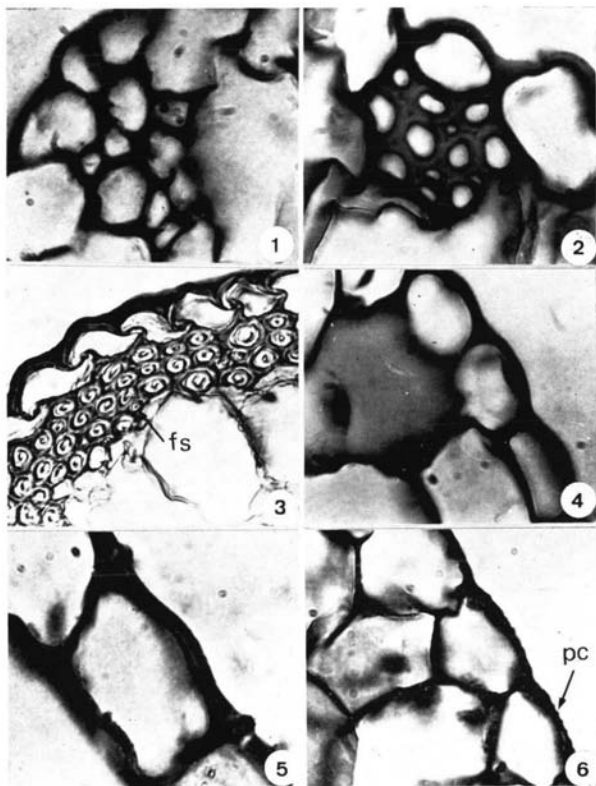


LÁMINA III.—Secciones transversales de esporofilos de *Isoetes*. Fig. 1, *I. longissima* (x 1.000). Fig. 2, *I. velata* (x 1.000). Fig. 3, *I. durieui* (x 1.000). Fig. 4, *I. velata* (x 1.000). Fig. 5, *I. lacustris* (x 1.000). Fig. 6, *I. asturicense* (x 1.000). 1-6, microfotografías ópticas. fs, fascículos fibrosos subepidérmicos; pc, papilas cuticulares.

- Isoetes durieui* Bory: Barcelona: La Roca del Vallés, *Montserrat* (JACA). Gerona: Cadaqués, *Soulié* & al. (MA 2361).
- Isoetes echinospora* Dur.: Andorra: Lagos de Pessons, *Pardo & Prada* (MA 208968). Soria: Sierra de Urbión, Laguna Helada, *Alonso & Prada* (MA 208956).
- Isoetes histrix* Bory: Badajoz: Carretera de Badajoz a Alburquerque, *Pardo* (MA 208966). Cáceres: Carretera de Jaraicejo a Plasencia, antes del cruce a Serradilla, *Prada* (MA 208957); Río Búrdalo, *Prada* (MA 208958). La Coruña: Alrededores de la Torre de Hércules, *Prada* (MA 208960). Huelva: Reserva Biológica de Doñana, Caño de la Fuente del Duque, *Prada* & al. (MA 208961).
- Isoetes lacustris* L.: Pirineo Oriental: Lac Long, La Bouillouse, *Pardo & Prada* (MA 208969).
- Isoetes longissima* Bory: La Coruña: Río Mandeo, Teijeiro, *Prada* (MA 208971). Lugo: Río Miño, a su paso por Rábade, *Prada* (MA 208963).
- Isoetes velata* A. Br.: Cáceres: Carretera de Cáceres a Trujillo, a 7 Km. de Trujillo, *Pardo* (MA 208955). Huelva: Reserva Biológica de Doñana, Laguna del Navazo del Toro, *Castroviejo* & al. (MA 208967)

BIBLIOGRAFIA

- CARLQUIST, S. (1978) Vegetative anatomy and systematics of Grubbiaceae. *Bot. Not. (Lund)* **131**: 117-126.
- GRENIER, C. & D. A. GODRON (1856) *Flore de France, ou description des plantes qui croissent naturellement en France et Corse* **3**. Paris.
- HALL, J. B. (1971) Observations on *Isoetes* in Ghana. *Bot. Journ. Linn. Soc.* **64**: 117-139.
- JOHANSEN, D. A. (1968) *Plant Microtechnique*. New York & London.
- MAIRE, R. (1952) *Flore de l'Afrique du Nord* **1**. Paris.
- PFEIFFER, N. (1922) Monograph of the Isoetaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* **9** (2): 79-232.
- ROUY, G. (1912) *Flore de France ou description des plantes qui croissent spontanément en France, en Corse et en Alsace-Lorraine* **13**. Paris.
- SMITH, G. M. (1955) *Botânica Criptogâmica* **2**. Lisboa.
- WANNTORP, H. E. (1970) The genus *Isoetes* in South West Africa. *Svensk. Bot. Tidskr.* **64**: 141-157.