

Contribución al estudio anatómico foliar de las crasuláceas canarias

por

AGUEDA CABALLERO y M. SOLEDAD JIMENEZ

RESUMEN

Se describe la estructura anatómica foliar en 18 especies pertenecientes a la familia *Crassulaceae*, distribuidas en los géneros *Aeonium*, *Aichryson*, *Monanthes* y *Greenovia*, todas endémicas de las Islas Canarias. Se relaciona, además, la estructura interna foliar con el hábitat xerofítico de estas plantas y, en definitiva, con su fisiología.

ABSTRACT

A contribution to the leaf anatomy studies of canarian crasuláceas.

The leaf anatomy of 18 species, belonging to the family *Crassulaceae*, distributed in the genera *Aeonium*, *Aichryson*, *Monanthes* and *Greenovia*, all endemic of the Canary Islands, is described. It is mentioned, also, the relationships between the internal structure of the leaf and the xerophytic habitat of these plants and, at last, its physiology.

El presente trabajo viene a ser como una continuación de un estudio previo hecho por nosotros sobre *Aeonium holochrysum* (CABALLERO, 1975); en él ya acusamos la escasez de publicaciones que acerca de las crasuláceas existe. Concretamente sobre la estructura anatómico-histológica foliar sólo hemos encontrado lo siguiente:

DAUPHINE y HAMET (1911) estudian anatómicamente el género *Kalanchoe*, y más tarde, en 1913, DAUPHINE lo hace sobre el género *Cotyledon*.

En 1927, KEAN realiza un estudio morfológico y fisiológico en varias

crasuláceas, haciendo hincapié sobre su sistema vascular e hidatodos, encontrando solamente diferencias en cuanto al número de trazas que penetran en la hoja y en el número y distribución de aquellos, respectivamente.

YARBROUGH, en 1933, estudia la estructura foliar de *Bryophyllum calycinum*, observando hidatodos en los extremos de los haces vasculares.

Por último, ROST, en 1969, hace un profundo estudio sobre las vasculación e hidatodos de *Crassula argentea*, señalando además el contenido taninífero.

Las crasuláceas son plantas suculentas, con unas 1.500 especies distribuidas en su mayoría por las regiones cálidas y templadas del Viejo y Nuevo Mundo. En su mayoría poseen un hábitat peculiar, es decir, son generalmente plantas rupícolas, de naturaleza xerofítica, si bien no suelen ser xerófilas extremadas.

La taxonomía de la familia es, en general, problemática debido, de una parte a la dificultad de la desecación de sus ejemplares en herbarios y, de otra a la gran variabilidad de las poblaciones, aumentada por la relativa frecuencia de híbridos que suelen ocurrir, lo cual obliga a afinar mucho a la hora de la determinación específica.

A pesar de todo, hay monografías bastante completas, como lo es, en nuestro caso, la de PRAEGER (1932), obra de consulta indispensable para todo tipo de trabajo sobre estas plantas. Existen además otros trabajos de interés, tales como los de BURCHARD (1929) sobre ecología, los de LEMS (1960) sobre evolución, los recientes de VOGGENREITER sobre geobotánica, los de UHL (1961, 1963) sobre citotaxonomía, además de descripciones nuevas y revisiones taxonómicas como las de BRAMWELL (1974) entre otras.

Hemos seleccionado parte de las especies pertenecientes al «Grupo Sempervivum» de PRAEGER existentes en la isla de Tenerife; dicho grupo está constituido por los géneros *Aeonium*, *Aichryson*, *Monanthes* y *Greevenovia*.

El género *Aeonium*, de acuerdo con la descripción de PRAEGER está formado por subarbustos erectos, la mayoría ramificados y perennes, ocasionalmente no ramificados y monocárpicos, o bien plantas de naturaleza casi herbácea, de tallos cortos que se ramifican a ras del suelo. De hojas alternas, enteras, suculentas, formando rosetas sésiles o con un pequeño pedúnculo, de forma obovada o espatulada. El borde de las mismas puede ser cartilaginoso-ciliado, peloso o papiloso. PRAEGER (1932) agrupa las especies de este género en cinco secciones (*Canariensia*, *Megalonium*, *Holochrysa*, *Urbica* y *Goochia*), establecidas aludiendo a caracte-

ísticas de forma y tamaño de las hojas, características del borde de las mismas y formas de crecimiento.

El género *Aichryson* ha sido recientemente revisado por BRAMWELL (1968) y está constituido por plantas de naturaleza herbácea, con un ciclo vegetativo de uno a tres años, y un par de excepciones de tipo subarbusitivo que algunos autores (LEMS, 1960) relacionan con la sección *Goochia* del género *Aeonium*. Sus plantas normalmente están ramificadas de una manera falsamente dicotómica. De hojas alternas, algo suculentas, ligeramente arrosietadas, tan anchas como largas y pecioladas; de márgenes enteros o ligeramente ondulado-aserradas, glabras o pelosas.

Las especies del género *Monanthes* constituyen un grupo de pequeñas plantas herbáceas o subarbusitivas, de hojas generalmente grisáceas, alternas o raramente opuestas, enteras, la mayoría muy gruesas.

En cuanto a las especies del género *Greenovia* son, de acuerdo con LEMS (1960), parecidas a algunas del género *Aeonium*, concretamente a las de la sección *Canariensia*, diferenciándose de éstas en su morfología floral. Son plantas pequeñas, de naturaleza herbácea, con tallo muy corto, brotes laterales normalmente junto a la roseta primaria. Sus hojas, enteras son glaucas, glabras, suculentas y con margen mayormente hialino.

El interés de estudiar estas plantas es debido, de una parte, a la ausencia total de estudios anatómicos en estos géneros y, de otra, a su hábitat tan particular que, como veremos, se refleja en su estructura.

MATERIALES Y MÉTODO

Se estudiaron hojas, completamente desarrolladas, de las siguientes especies, cedidas la mayoría de ellas por el Departamento de Botánica de la Universidad de La Laguna:

Género *Aeonium*: Sección *Canariensia*. *A. cuneatum* Webb & Berth., *A. tabuliforme* (Haw.) Webb & Berth. y *A. canariense* (L.) Webb & Berth.

Sección *Holochrysa*. *A. holochrysum* Webb & Berth.

Sección *Urbica*. *A. haworthii* (Salm-Dyk) Webb & Berth. y *A. ciliatum* (Wild.) Webb & Berth.

Sección *Goochia*. *A. smithii* (Sims) Webb & Berth., *A. spathulatum* (Hornem.) Praeger, *A. lindleyi* Webb & Berth. y *A. sedifolium* (Webb) Pit. & Proust.

Género *Aichryson*: *A. laxum* (Haw.) Bramwell, *A. punctatum* (Chr. Sm.) Webb & Berth. y *A. pachycaulon* Bolle.

Género *Monanthes*: *M. laxiflora* (DC.) Bolle, *M. anagensis* Praeger y *M. brachycaulon* (Webb & Berth.) Lowe.

Género *Greenovia*: *G. aurea* (Chr. Sm.) Webb & Berth. y *G. aizoon* Bolle.

Se utilizaron técnicas standart para preparar el material. Este fue fijado en F. A. A., deshidratado en series crecientes de etanol y alcohol butílico normal e incluido en parafina de 53 - 56° C. Se realizaron cortes transversales seriados a toda la hoja cuando ésta era de pequeño tamaño o bien a varias zonas (base, centro y ápice) cuando era muy grande. Asimismo se efectuaron secciones longitudinales y paradermales. Todos los cortes fueron hechos a 20 micras. A continuación se procedió a su tinción con safranina-verde rápido (JOHANSEN, 1940). Para observar la venación foliar se utilizó la técnica de aclarado de SHOBE y LERSTEN (1967) modificada para crasulaceas por Rost en 1969. La determinación de los taninos se realizó mediante dos tests, el del sulfato férrico y la reacción nitrosa, ambos descritos por JENSEN (1962). Finalmente el tejido epidérmico fue observado separando éste de los restantes tejidos foliares y procediendo a su tinción mediante el método de la Hematoxilina-Pardo Bismark de PURVIS (1966).

RESULTADOS

EPIDERMIS

La epidermis del género *Aeonium* se caracteriza por poseer células que, vistas en sección transversal son, en general, pequeñas y regulares en forma y tamaño, existiendo algunas variaciones en las especies. Así:

Encontramos que en *A. canariense*, *A. cuneatum*, *A. tabuliforme*, *A. haworthii* y *A. ciliatum* es de células muy pequeñas (Lám. 1 A, C y D) con las paredes anticlinales de un tamaño mucho menor que las periclinales, mostrando así un aspecto aplastado; su cutícula es fina. En *A. holochrysum* y *A. spathulatum* las células epidérmicas son algo mayores, sus membranas anticlinales no son tan pequeñas, con lo que su sección es cuadrangular; de cutícula algo más gruesa. Por último, *A. sedifolium*, *A. lindleyi* y *A. smithii* presentan irregularidades en el tamaño de las células epidérmicas; la cutícula en las dos primeras especies es muy fina, y en *A. spathulatum* y *A. smithii* es más gruesa y con rugosidades.

El género *Aichryson* posee las células epidérmicas grandes y con las paredes tangenciales externas redondeadas alternando con otras pequeñas y de paredes planas. La cutícula es fina, pero en *A. pachycaulon* y *A. punctatum* muestra pequeñas estrías. En las especies estudiadas obser-

vamos un mayor tamaño de las células epidérmicas de la superficie adaxial con respecto a las localizadas abaxialmente (Lám. 3 E).

La máxima irregularidad en cuanto al tamaño y forma de la epidermis es encontrada en el género *Monanthes*, donde puede observarse que muchas de las células epidérmicas sobresalen en gran manera, mostrando una cutícula normal (Lám. 2 I).

El género *Greenovia* se caracteriza por poseer una cutícula diferente a las anteriormente descritas, es muy gruesa y con estrias muy pronunciadas dando un aspecto papiloso a la epidermis, la cual, en *G. aurea* es de paredes tangenciales externas redondeadas. Es de notar, tanto en *G. aizoon* como en *G. aurea* la presencia de taninos en casi todas las células epidérmicas, las cuales son además de paredes gruesas (Láms. 1 G y 2 C).

Lo descrito hasta aquí es referente a la epidermis de ambas superficies foliares pero, al variar notablemente ésta en los márgenes vamos a describirlos a continuación:

Las especies del género *Aeonium*, a excepción de *A. canariense*, *A. lindleyi* y *A. sedifolium*, cuyas células marginales son iguales al resto de las epidérmicas, poseen cilios que varían en estructura según las especies:

— en *A. cuneatum*, *A. haworthii*, *A. ciliatum*, *A. holochrysum* y *A. tabuliforme* se presentan en una sola fila marginal y son en forma de garfio (Lám. 2 F), con protoplasto vivo, de gruesas membranas que no llegan a lignificarse, cubiertos por una cutícula y unicelulares, salvo en *A. tabuliforme* en donde son bicelulares.

— en *A. spathulatum* y *A. smithii* son en forma de burbuja, unicelulares, de paredes menos gruesas y, que en *A. smithii* (Lám. 2 A) la mitad de las células se hunden en el mesofilo; se encuentran en número de dos o tres filas, no estando perfectamente alineadas en el margen.

— las especies del género *Aichryson*, excepto *A. laxum*, muestran en el margen un número variable de células, hasta seis en *A. pachycaulon* y tres en *A. punctatum*, algo mayores que el resto y esféricas, con su mitad hundida de manera similar a lo observado en *Aeonium smithii* (Lámina 3 E).

La hoja del género *Monanthes* al poseer una forma globosa no muestra márgenes diferenciados.

El margen de las especies de *Greenovia* estudiadas es de células colenquimatosas, de paredes gruesas y casi todas con taninos (Lám. 2 C).

Con respecto a los estomas las hojas son anfigmáticas y su número es aproximadamente igual en ambas superficies, excepto en las especies

del género *Aichryson* donde son mucho más abundantes en la superficie abaxial. Los estomas son del tipo anisocítico, es decir las células oclusivas están rodeadas de tres células adyacentes, una de las cuales es más pequeña que las otras dos. En una vista transversal las células oclusivas son pequeñas y muestran un espesamiento a modo de cuernecillo en el borde externo de su membrana frontal; hacia el interior dejan una pequeña cámara, aunque en las especies de *Aichryson* y *Monanthes* estudiadas, así como en *Aeonium sedifolium*, *A. spathulatum*, *A. smithii* y *A. lindleyi* es algo mayor y alargada en el sentido paralelo a la epidermis, siendo compartida con frecuencia una de ellas por más de un estoma (Lám. 1 F), carácter que es más frecuente en el género *Monanthes*. Es de notar la presencia de taninos en las células adyacentes de los estomas de *Aeonium canariense* (Lám. 1 E), *A. tabuliforme* y *A. cuneatum*, y a veces en *A. holochrysum* y *A. lindleyi*. En el género *Greenovia* los estomas son poco abundantes.

TRICOMAS

Las hojas de las crasuláceas estudiadas, con muy pocas excepciones, se caracterizan por estar cubiertas por un indumento peloso cuyo tamaño, forma y abundancia varían notablemente de unas especies a otras. En general son tricomas pluricelulares, de cabeza glandular y presentes en ambas superficies foliares.

En *Aeonium canariense*, *A. lindleyi*, *A. smithii* y *Aichryson taxum* (Lámina 2 B) son muy largos, muy abundantes, biseriados, de cabeza pequeña y a menudo con taninos, siendo sus paredes algo más gruesas en *Aeonium canariense*. En *Greenovia aizoon* (Lám. 2 D) son análogos pero de un tamaño algo menor y en menor número. Dicho tamaño es aún menor en *Aeonium holochrysum*, *A. sedifolium*, *A. haworthii*, *Aichryson pachycaulon* y *A. punctatum* (Lám. 2 E y H) y los tricomas menos abundantes en las tres últimas especies. Las especies del género *Monanthes* (Lám. 2 G e I) estudiadas muestran tricomas algo diferentes ya que prácticamente no tienen pie, son uniseriados y además se presentan hundidos en la epidermis, carácter que es más acusado en *M. laxiflora*; en *M. brachycaulon* son algo mayores, de paredes finas y de escaso contenido.

MESOFILO

El mesofilo normalmente es acuífero, de células grandes, redondeadas, altamente vacuoladas y quedando en muchas de ellas el protoplasto en

posición parietal, de paredes delgadas dejando entre ellas pequeños espacios intercelulares que pueden reducirse casi por completo a medida que se llenan de agua.

En algunas especies, concretamente *Aeonium holochrysum*, *A. haworthii*, *A. ciliatum* y *A. lindleyi*, hacia las superficies foliares, las células son de menor tamaño y se disponen más compactamente. Dicha estructura se convierte en una hipodermis típica que a veces puede ser de varias capas, con muchas de sus células taniníferas en *A. cuneatum*, *A. tabuliforme* y *A. canariense* (Lám. 1 A y C). En *A. spathulatum*, *A. sedifolium* y *A. smithii* las células son muy irregulares, habiendo una tendencia hacia la empalizada bajo la epidermis adaxial en las dos últimas especies, pero siendo más acusada en *A. smithii*. Paralelamente, *A. haworthii* presenta hacia el haz filas de cuatro o cinco células cuadrangulares que se disponen compactamente (Lám. 1 D).

Las hojas de las especies de *Aichryson* poseen una parénquima acuífero de células más pequeñas que las descritas para *Aeonium* y con los cloroplastos distribuidos por toda la célula, no relegados a los márgenes celulares. En *Aichryson pachycaulon* hay una ligera tendencia a la disposición en empalizada hacia el lado adaxial, disposición que en *A. laxum* (Lám. 1 B) es típica, con parénquima en empalizada de dos a cuatro capas.

Las especies del género *Monanthes* estudiadas muestran un mesofilo cuyas células son grandes, de paredes sinuosas, que dejan pequeños espacios. No hay una disposición en empalizada si bien en *M. laxiflora* (Lámina 1 H) se observa hacia la zona apical, una empalizada en los márgenes y lado superior.

En *Greenovia aizoon*, como vemos en la Lámina 1 G, se observa hacia la superficie adaxial una o dos capas de células que forman una pequeña empalizada.

Hay abundantes taninos en *Aeonium cuneatum*, *A. tabuliforme*, *A. canariense* y *A. lindleyi*, estando en los tres primeros más abundantes en la hipodermis y en las células de menor tamaño, sin embargo en *A. lindleyi* se encuentran además dispersos en el mesofilo. La localización de estos compuestos en *A. sedifolium*, *A. spathulatum* y *A. smithii* es diferente pues se sitúan en las glándulas taniníferas (idioblastos) presentes en la subepidermis del envés foliar, de células grandes y dispuestas en filas longitudinales (Lám. 3 G); dichas glándulas son observables externamente en las dos últimas especies. En *A. holochrysum*, *A. haworthii* y *A. ciliatum* la localización de los taninos es dispersa, abundando más en la subepider-

mis; en las dos primeras especies se observa además en el envés de la base y centro foliares un grupo de varias filas de células de naturaleza glandular (Lám. 3 F e I) como las descritas anteriormente, pero situadas más profundamente. En *Aichryson pachycaulon* y *A. punctatum* no se han observado taninos en las células del mesofilo, sin embargo, su abundancia es notable en *A. laxum* (Lám. 1 B). No se observan estos compuestos en el mesofilo de las especies de *Monanthes* estudiadas.

Los compuestos taniníferos están asociados estrechamente al sistema vascular en la mayoría de estas plantas.

VASCULARIZACIÓN

La vascularización en los cuatro géneros estudiados es de tipo reticulado y cerrado; los haces vasculares principales en la base foliar emiten, en una dirección oblicuamente apical, ramificaciones, las cuales se anastomosan a modo de red, no acabando ningún haz libremente y existiendo un sistema marginal de venas que acogen a los hacecillos en su recorrido hasta el hidatodo apical. Por ello, en secciones transversales se observan haces dispersos en el mesofilo, lo que no sucede en las especies del género *Aichryson* ni en *Monanthes brachycaulon*, donde toda la nerviación se dispone en la línea media foliar.

El número de haces encontrados en la zona basal de la hoja varía de unas especies a otras, habiendo generalmente uno central mayor y varios menores a cada lado, situados todos en el plano medio foliar. Hay casos, tales como *Aeonium canariense*, *A. cuneatum* y *A. smithii*, en que además hay hacecillos muy pequeños dispersos en medio de estos haces principales. En las especies de *Monanthes* solo se observa un haz basal. En el género *Aichryson*, *Aeonium lindleyi* y *A. sedifolium* solo hay uno o dos laterales.

Los haces vasculares son colaterales, sin embargo la base foliar de *Aeonium canariense*, *A. lindleyi* y *A. haworthii* muestra haces pericribales (Lám. 3 D), con el floema rodeando al xilema, aunque a un nivel superior se hacen colaterales al perder los elementos del lado adaxial en sus ramificaciones.

Aunque no hay una vaina del haz típica y netamente visible se observa siempre una capa uniseriada de células rodeando a los tejidos vasculares de las venas; las venas más pequeñas carecen de estas estructuras. Dicha vaina del haz es usualmente conspicua puesto que casi siempre algunas o todas las células contienen depósitos taniníferos.

Los haces vasculares, en la base foliar, van siempre acompañados de

colénquima, formando un casquete más o menos ancho, situado abaxialmente al haz y que, en las venas pericribales, le rodea totalmente. Una estructura intermedia la poseen *Aeonium smithii*, *A. sedifolium* y *A. spathulatum*. Este colénquima se caracteriza por la presencia de depósitos taniníferos en sus células, depósitos que incluso a veces se encuentran en los elementos conductores. La máxima cantidad de colénquima rodeando al haz vascular se encuentra en *Monanthes laxiflora* (Lám. 3 B) donde más que hablar de casquete se diría que ocupa toda la zona central de la base de la hoja, con células más grandes y con abundantes taninos. Por el contrario en las especies del género *Aichryson* y en *Monanthes anagensis* y *M. brachycaulon* la cantidad de colénquima es mínima y de células muy pequeñas.

HIDATODOS

Es un hecho constante en todas las hojas de las crasuláceas estudiadas la presencia de un hidatodo en el ápice foliar, existiendo más de uno en *Aichryson pachycaulon* y *A. punctatum*, localizados éstos en las crenulaciones marginales de estas hojas (Lám. 3 E).

Los hidatodos situados en el extremo apical de la hoja constan de un tejido epitémico de forma esférica y compuesto de células parenquimatosas, de paredes delgadas y organizadas libremente, dejando espacios intercelulares mayores en la zona más próxima a la epidermis; este tejido está generalmente rodeado de taninos (Lám. 3 A) los cuales pueden incluso introducirse en él. *Aeonium canariense*, *A. tabuliforme* y *A. cuneatum* poseen un epitema pequeño. Los hidatodos situados en el ápice están asociados con los extremos de las venas, generalmente tres, las cuales a este nivel solo están formadas por elementos traqueales. Este sistema trímero está constituido por los últimos elementos de la vena media y por los haces marginales ya descritos, pudiendo ocurrir ésto de diversas maneras:

- en la mayoría de los casos cada vena llega libremente al epitema (Lám. 3 A).

- en *Monanthes anagensis* las venas laterales se fusionan con la central en un punto común al epitema.

- en *Monanthes laxiflora* y *M. brachycaulon* los haces laterales se fusionan con el central resultando de esta fusión un sólo haz cuyas traqueidades, a un nivel superior, se ponen en contacto con el epitema.

- en el caso de los hidatodos laterales el haz marginal emite traqueidas las cuales riegan el epitema.

El tejido epitémico se pone en contacto con el exterior a través de uno a seis «poros de agua» situados en una pequeña depresión abierta hacia el envés foliar, salvo en *Aeonium sedifolium* y en *Aichryson laxum* (Lám. 3 C) en donde se sitúa en el mismo extremo apical. Dicha depresión es más pronunciada en *Aeonium sedifolium* y las paredes de las células epidérmicas que limitan esta cavidad están lignificadas, al igual que ocurre en *Monanthes brachycaulon*.

DISCUSION

Las especies estudiadas, correspondientes a cuatro géneros diferentes, muestran en cuanto a su estructura interna grandes analogías ya que, al ser todas ellas plantas que por su carácter rupícola están sometidas a eventuales o temporales condiciones de sequía, tienen una estructura xerofítica que se manifiesta principalmente en la succulencia de sus hojas, siendo, por ello, en todas carácter común el desarrollo de un mesofilo acuífero, lo que concuerda con los estudios realizados por KEAN (1927) para otras crasuláceas y por ROST (1969) para *Crassula argentea*.

Todas las especies poseen una cubierta cérea externamente a la cutícula foliar (EGLINTON y col., 1962); dicha cutícula varía en grosor y estructura de unas especies a otras, estructura que es típica de plantas xeromórficas, evitando con ello la transpiración cuticular. La transpiración a través de los estomas es impedida gracias a que los pequeños estomas poseen un cuernecillo en su pared frontal externa, permitiendo así un cierre totalmente hermético.

Es de destacar la presencia frecuente de pelos, a excepción de muy pocas especies (*Aeonium cuneatum*, *A. ciliatum*, *A. tabuliforme* y *Greenovia aurea*), siendo observados incluso en algunas que han sido descritas por PRAEGER (1932) como glabras (las especies de *Monanthes*) debido a que solo pueden observarse en cortes microscópicos, ya que su localización es profunda en la epidermis y el tamaño diminuto.

Otro carácter a tener en cuenta es la continua presencia de taninos, que se sitúan característicamente en la epidermis (*Greenovia aurea* y *G. aizoon*), rodeando al epitema del hidatodo, asociados a los elementos conductores, en la hipodermis e incluso a veces en las células del mesofilo; esta distribución nos conduce a pensar que estos compuestos taniníferos constituyen un mecanismo de la planta para evitar la desecación foliar, de igual modo que FAHN (1969) lo interpreta para *Quercus* y *Pistacia*. La ausencia de taninos en el mesofilo de las especies de *Monanthes* estudiadas podría ser debido a que viven en lugares más húmedos. Los compuestos

taniníferos han sido observados también en otras crasuláceas (DAUPHINE y HAMET, 1911; KEAN, 1927 y ROST, 1969) al igual que en otras familias afines a ésta (*Saxifragaceae*) por STERN y col. (1970) y por STERN (1974), con una localización similar.

Un sistema vascular ampliamente ramificado, si bien con haces en general pequeños, asegura la transmisión del agua con facilidad y rapidez a todas las células del mesofilo.

Existen además en estas plantas otros detalles estructurales que van en función de la forma de la hoja, tales como el número de haces basales, el cual está en relación con la forma de la base foliar, siendo en las especies pecioladas menor y en las de base ancha muy grande. Hay también una continua presencia, en todas las especies, de un colénquima asociado a los haces vasculares principales en dicha zona basal. El margen de *Greenovia* descrito por PRAEGER como «hialiano» no es otra cosa que un fuerte colénquima presente en esta zona. La estructura marginal en muchas de las otras especies, provista de cilios en forma de garfios o de burbujas, es de células de paredes engrosadas y sin lignificar, que podrían interpretarse como una estructura más de adaptación al xerofitismo, al igual que la presencia de tricomas en la mayoría de las especies.

El mesofilo, como ya hemos dicho, está destinado a la acumulación de agua, por lo que no se presenta una dorsiventralidad, con la excepción de las especies del género *Aichryson* estudiadas, así como *Aeonium haworthii* y *Monanthes laxiflora*, donde apreciamos la presencia de un parénquima en empalizada más o menos diferenciado en el lado adaxial.

El hecho de que la succulencia, para ser efectiva, deba ser acompañada de baja transpiración nos permite interpretar la presencia de un hidatodo en todas las hojas, o más de uno en *Aichryson pachycaulon* y *A. punctatum*, como una estructura que asegura una nutrición mineral adecuada, ya que la gutación viene a ser la válvula de seguridad que limita la turgescencia de los tejidos sin interrumpir la absorción radical necesaria para dicha nutrición. Este punto de vista es sugerido por ROST (1969) en otra crasulácea (*Crassula argentea*) y por FREI-WISSLING (1941), STOKING (1956), KRAMER (1956) en general.

En resumen, de todo lo expuesto podemos, una vez más, asegurar que, en nuestro caso, las características anatómicas, morfológicas y fisiológicas son una fuerte expresión del ambiente y están especialmente influenciadas por el factor agua.

AGRADECIMIENTO

Queremos expresar nuestra gratitud al Departamento de Botánica de la Universidad de La Laguna por proporcionarnos muchos de los ejemplares utilizados en este trabajo.

(Recibido le 15 de Septiembre de 1976)

Laboratorio de Anatomía Vegetal
«Luis Recalde»
Departamento de Fisiología Vegetal
Facultad de Ciencias
Universidad de La Laguna - Tenerife

EXPLICACION DE LAS LAMINAS

LÁMINA 1

- A. *Aeonium cuneatum*: vista transversal; obsérvense las células epidérmicas aplastadas así como la hipodermis llena de taninos.
- B. *Aichryson laxum*: sección transversal mostrando en la superficie adaxial varias capas de parénquima en empalizada típico.
- C. *Aeonium canariense*: en esta sección transversal podemos ver una hipodermis de células muy pequeñas.
- D. *Aeonium haworthii*: corte transversal donde se observan las células epidérmicas aplastadas. El mesofilo adaxial muestra sus células dispuestas formando una especie de empalizada.
- E. *Aeonium canariense*: estoma en sección transversal donde se observan las células adyacentes con taninos.
- F. *Monanthes laxiflora*: observamos dos estomas y una sola cámara subestomática.
- G. *Greenovia aizoon*: la mayoría de las células epidérmicas tienen taninos. Nótese en esta sección transversal foliar la tendencia de las células del mesofilo superior a formar una empalizada.
- H. *Monanthes laxiflora*: sección longitudinal mostrando un parénquima en empalizada.

LAMINA 2

- A. *Aeonium smithii*: observamos las células marginales en forma de burbuja semihundida en el mesofilo.
- B. *Aeonium canariense*: tricoma muy largo; células epidérmicas regulares.
- C. *Greenovia aizoon*: margen foliar colenquimatoso.

- D. *G. aizoon*: tricoma.
- E. *Aeonium spathulatum*: tricoma con un pie muy pequeño.
- F. *Aeonium holochrysum*: célula marginal en forma de garfio.
- G. *Monanthes laxiflora*: tricoma con un pie muy pequeño y hundido en la epidermis.
- H. *Aeonium sedifolium*: tricomas semejantes a los de *A. spathulatum*.
- I. *Monanthes anagensis*: tricoma hundido en la epidermis, ésta con células muy irregulares.

LAMINA 3

- A. *Aeonium ciliatum*: hidatodo apical; se observa un suministro vascular trímero; tanto los vasos como el hidatodo están rodeados de taninos.
- B. *Monanthes laxiflora*: haz vascular basal con mucho colénquima.
- C. *Aichryson laxum*: hidatodo que acaba en el mismo extremo apical.
- D. *Aeonium canariense*: haz vascular basal pericribal; acompañado de fuerte colénquima.
- E. *Aichryson punctatum*: hidatodo lateral.
- F. *Aeonium holochrysum*: glándulas taniníferas internas; observamos también el colénquima abaxial del haz vascular central.
- G. *Aeonium spathulatum*: glándulas taniníferas situadas en la subepidermis que sobresalen externamente.
- H. *Aeonium sedifolium*: glándulas taniníferas situadas en la subepidermis pero que no sobresalen externamente.
- I. *Aeonium holochrysum*: igual que en F pero en sentido longitudinal.

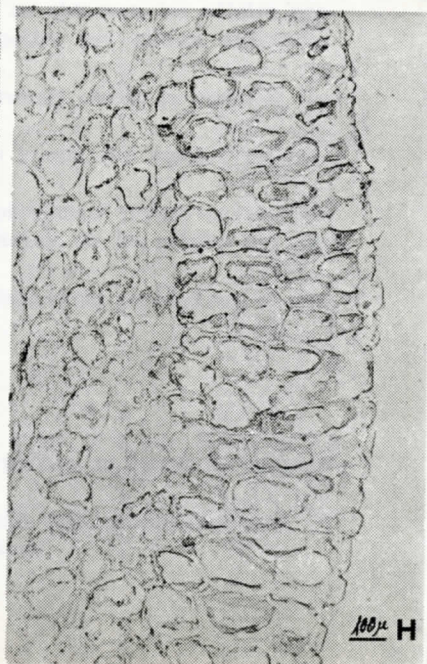
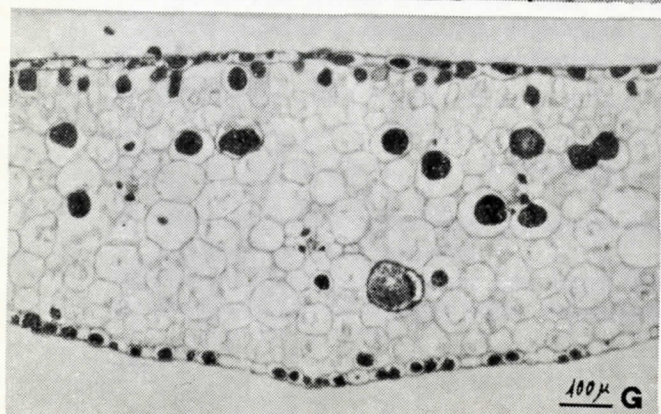
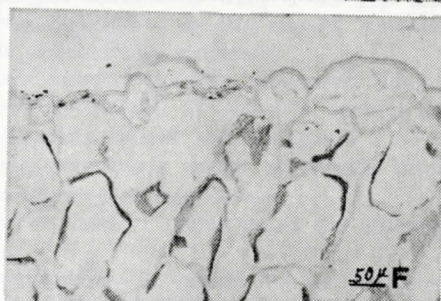
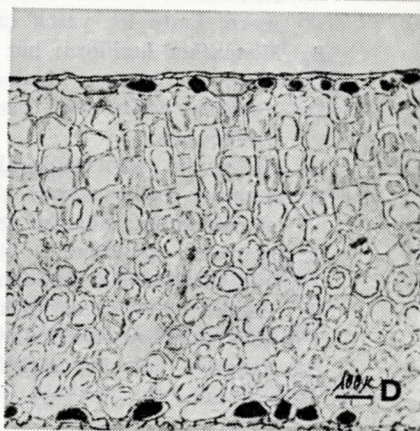
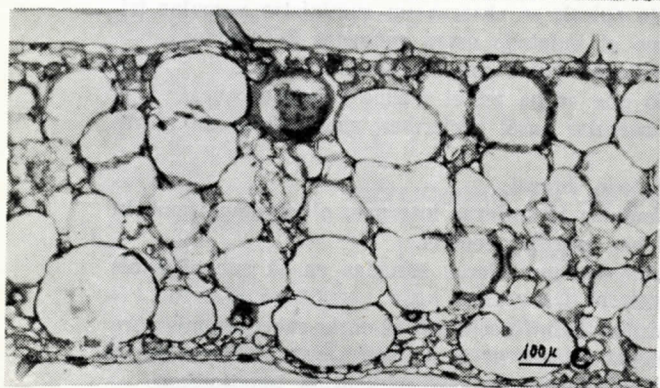
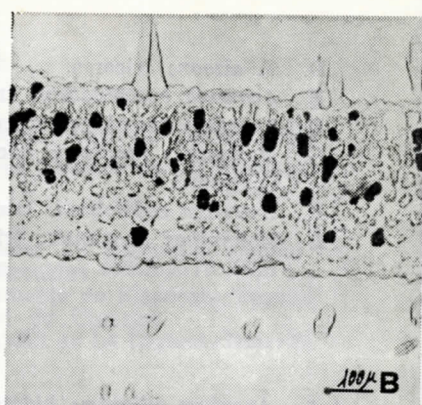
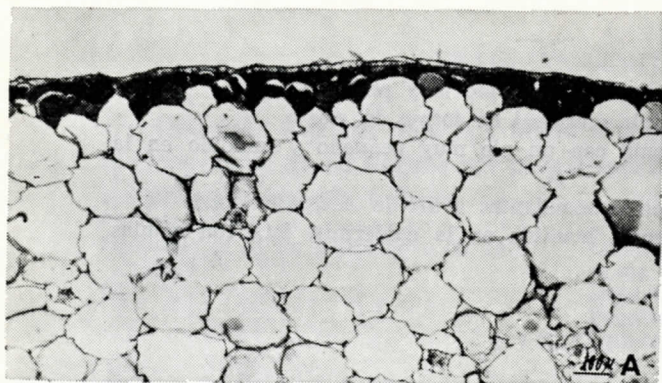


Lámina 1.

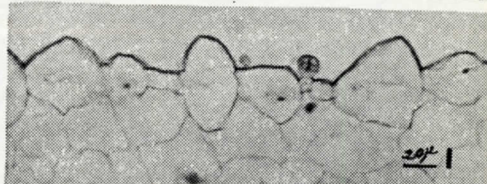
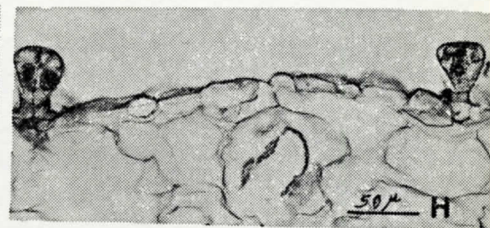
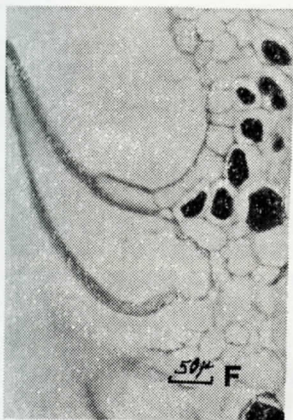
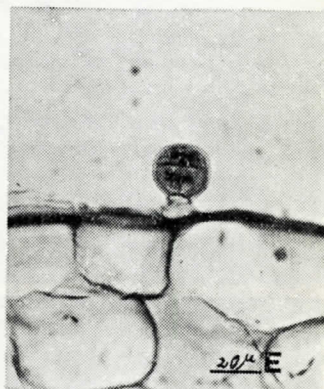
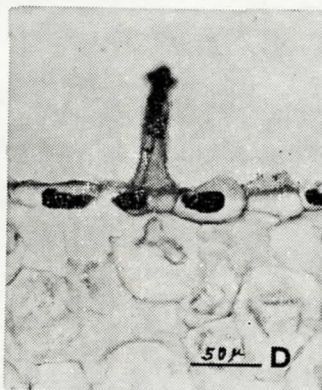
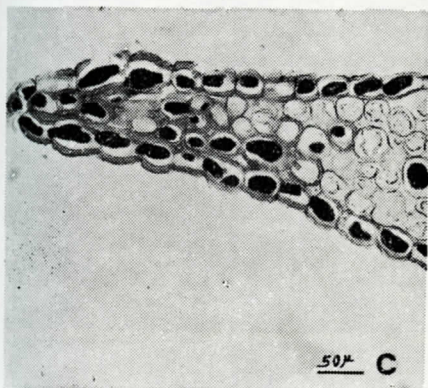
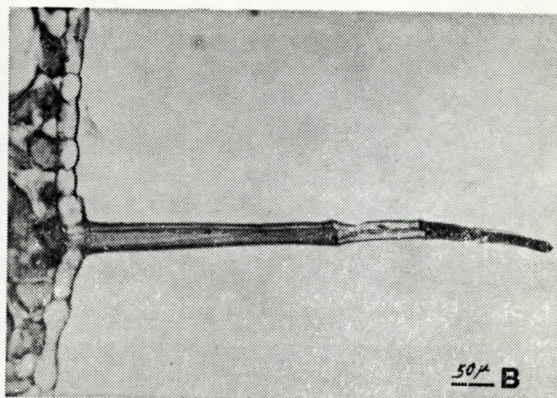
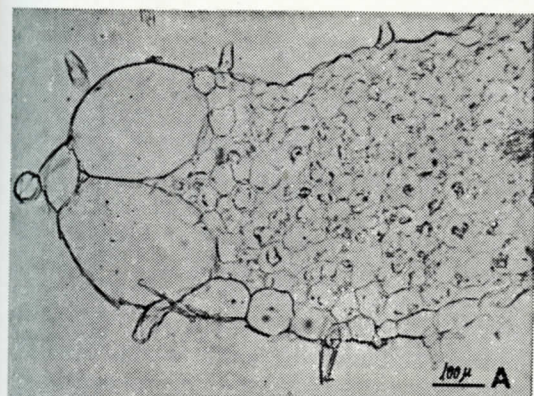


Lámina 2.

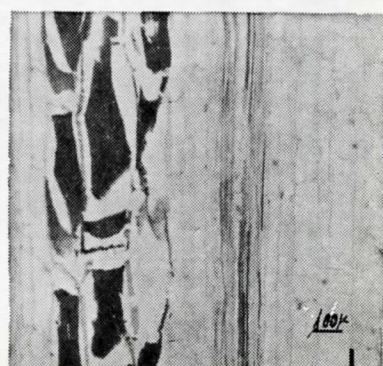
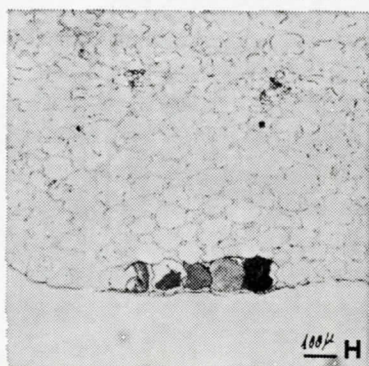
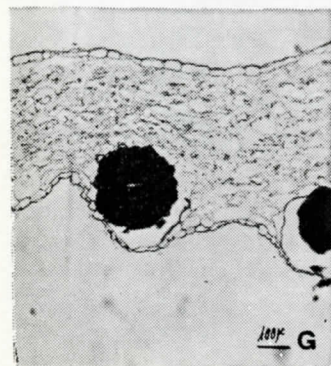
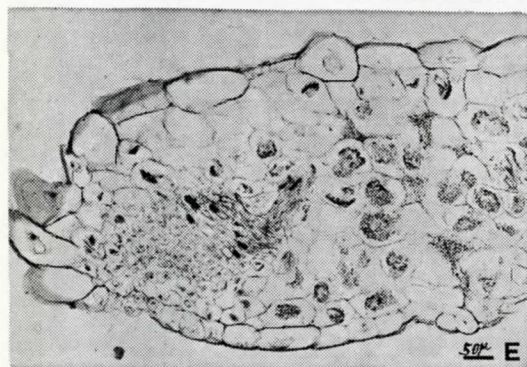
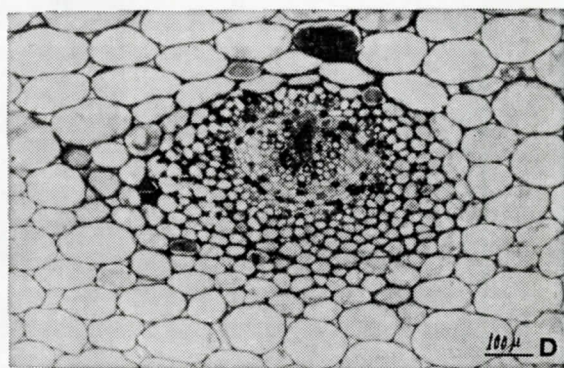
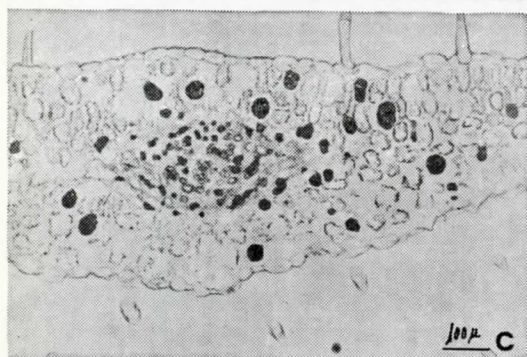
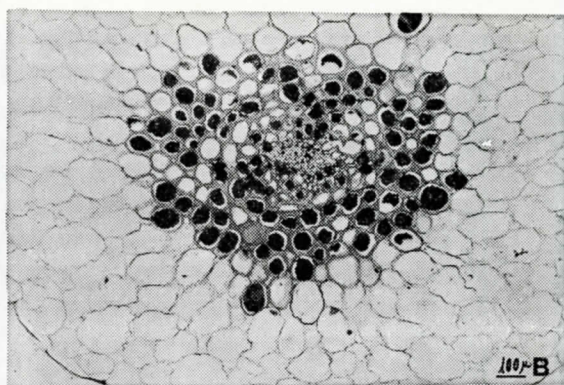
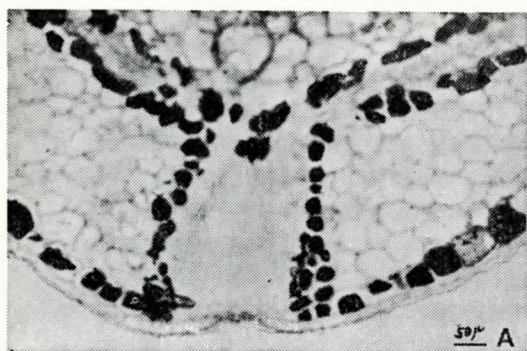


Lámina 3

BIBLIOGRAFIA

- BRAMWELL, D. (1968). Notes on the taxonomie and nomenclature of genus *Aichryson*. *Bol. I. N. I. A.* 29, 59, págs. 203-213.
- BRAMWELL, D. (1970). Generic delimitation in the *Sempervivum* Group. a numerical approach. *Nat. Cact. Succ. Journ.* 25, págs. 50-51.
- BRAMWELL, D. (1974). *Wild flowers of the Canary Islands*. Ed. Aula de Cultura del Excmo. Cabildo Insular de Tenerife.
- BURCHARD, O. (1929). Beitrage zur Okologie und Biologie der Kanarenpflanzen. *Bibliotheca Botanica* 98, 262 págs.
- CABALLERO, A. (1975). Contribución al estudio anatómico-histológico del género *Aeonium*: *A. holochrysum* WEBB & BERTH. Tesis. Universidad de La Laguna (inédita).
- DAUPHINE (1913). Description anatomique de quelques especes du genre *Cotyledon*. *Ann. Sci. nat. ser. 9*, 17, págs. 225-232.
- DAUPHINE y HAMET (1911). Contribution a l'etude anatomique du genre *Kalanchoe*. *Ann. Sci. nat. ser. 9*, 14, págs. 195-219.
- EGLINTON, G., GONZÁLEZ, A. G., HAMILTON, R. J. y RAPHAEL, R. A. (1962). Hydrocarbon constituents of wax coating of plant leaves: A taxonomy survey-*Phytochemistry* 1, págs. 89-102.
- FAHN, A. (1969). *Plant anatomy*. Pergamon Press. London.
- FREI-WISSLING, A. (1941). Die guttation als allgemeine Erscheinung. *Ber Schweiz. bot. Ges.* 51 : 321.
- JENSEN, W. A. (1962). *Botanical histochemistry*. Freeman. New York.
- JOHANSEN, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. Mac Graw-Hill. Book Company. New York.
- KEAN, CH. I. (1927). The morphology and physiology of the leaves of some *Crassulaceae*. *Trans. Bot. Soc. Edinb.* 29, págs. 96-104.
- KRAMER, P. J. (1956). Physical and physiological aspects of water absorption. Págs. 124-159. In RUHLAND (ed.), *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Vol. 3. Springer-Verlag. Berlin.
- LEMS, K. (1960). Botanical notes on the Canary Islands. II. The evolution of plant forms in the Islands: *Aeonium*. *Ecology* 41, págs. 1-17.
- PRAEGER, L. R. (1932). An account of the *Sempervivum* Group. Re-impr. Vol. I. *Plant Monogr. Repr. Lenre*, 265 págs.
- PURVIS, M. J. COLLIER, O. C. and WALLS, D. (1966). *Laboratory Techniques in Botany*. Butterworths. London.
- ROST, T. L. (1969). Vascular pattern and hydathodes in leaves of *Crassula argentea* (*Crassulaceae*). *Bot. Gaz.* 130, 4, págs. 267-270.
- SHOBE, W. R. and LERSTEN, N. R. (1967). A technique for clearing and staining gymnosperm leaves. *Bot. Gaz.* 128, págs. 150-152.
- STERN, W. L. (1974). Comparative anatomy and systematics of woody *Saxifragaceae*. *Escallonia. Bot. J. Linn. Soc. London* 68, págs. 1-20.
- STERN, W. L., SWEITZER, E. M. and PHIPPS, R. E. (1970). Comparative anatomy and systematics of woody *Saxifragaceae*. *Ribes. Bot. J. Linn. Soc. London* 63, I, págs. 215-237.

STOCKING, C. R. (1956). Guttation and bleeding. Págs. 489-502. In RUHLAND (ed.). Handbuch der Pflanzenphysiologie. Vol. 3. Springer-Verlag. Berlín.

UHL, C. H. (1961). Some cytotaxonomic problems in the *Crassulaceae*. *Evolution* 15, págs. 375-377.

UHL, C. H. (1961). The chromosomes of the Sempervivoideae (*Crassulaceae*). *Am. J. Bot.* 48, págs. 114-123.

UHL, C. H. (1963). Chromosomes and phylogeny of the *Crassulaceae*. *Cactus and Succ. Journ.* 35, págs. 80-84.

VOGGENREITER, V. (1974). Geobotanische Untersuchungen an der natürlichen Vegetatum der Canareninsel Tenerife.

YARBROUGH, J. A. (1932). Anatomical and developmental studies of the foliar embryos of *Bryophyllum calycinum*. *Am. J. Bot.* 19, págs. 443-453.

YARBROUGH, J. A. (1934). History of leaf development studies of *Bryophyllum calycinum*. *Am. J. Bot.* 21, págs. 467-482.