

Estudio anatómico y morfológico de *Gunnera insignis* (Oerst.) A. DC.

Doris Fernández Herrera

Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

(Recibido para su publicación el 16 de agosto de 1983)

Abstract: *Gunnera insignis* (Oerst.) A. DC. is a monogeneric plant which inhabits very moist zones between 1,000 and 2,400 m with a mean temperature between 14 and 17 °C. Under these conditions it is considered a pioneer species, primarily because of its symbiotic association with the nitrogen-fixing algae of the genus *Nostoc*. Its gigantic leaves may reach 2 m in diameter. The genus is composed of 30 species, two of which are found in Costa Rica: *Gunnera insignis* and *Gunnera talamancana*. Due to its peculiar morphologic characteristics, this plant would be better placed in the family Gunneraceae instead of in the family Halorrhagaceae where it is presently located.

El género *Gunnera* está constituido por 30 especies, de las cuales dos se encuentran en Costa Rica, *G. talamancana* y *G. insignis*. *Gunnera insignis* (Oerst.) A. DC. habita en zonas húmedas entre 1.000 y 2.400 m. sobre el nivel del mar, cuya temperatura oscila entre 14^o y 17^o C. El desarrollo y estructura de sus órganos vegetativos y reproductivos ha sido muy poco estudiados por investigadores anteriores (Kellerman, 1881; Standley, 1937; Weber y Mora, 1958). El presente trabajo es una contribución para un mejor conocimiento estructural y morfológico de *Gunnera*.

MATERIAL Y METODOS

El material estudiado procede de plantas jóvenes y adultas de *Gunnera insignis* (Oerst.) A. DC., colectadas en las cercanías del Volcán Irazú y del Cerro de la Muerte a 1950 m y en Las Nubes de San Isidro de Coronado a 1660m. Para el estudio anatómico se fijó el material en F.A.A. (Johansen, 1940), se deshidrató con alcohol butílico terciario y se infiltró los tejidos en parafina. Una vez infiltrado el material, se prepararon cortes de 10 a 15 μ m de grosor con un micrótopo rotatorio rápido y se tiñó las secciones con safranina-hematoxilina verde rápido, se fijó y se montó las láminas en Bálsamo del Canadá. Para el estudio de la vasculatura de hojas, escuámulas y estípulas, se sometió el

material al proceso de diafanización durante 25 días. Para tal efecto se usó KOH al 5% , se deshidrató el material en alcoholes etílicos de diferente gradación, se tiñó con safranina y se montó en Bálsamo del Canadá. También se efectuaron secciones transversales y paradermales de las hojas.

Para el estudio del sistema vascular del tallo se efectuaron series de secciones de 15 μ m de grosor que permitieron determinar los cambios del sistema vascular a lo largo del eje longitudinal del tallo. Este material se observó y fotografió con la ayuda de una microscopio Nikon; la película empleada para este efecto fue Panatomic X.

Para el estudio de las muestras con el microscopio de rastreo se fijó con glutaraldehído al 4% en un amortiguador de cacodilato de sodio 0,05 M, pH 7,0 durante 12 horas a 23 °C o en FAA., durante 48 horas. Después de la fijación, el material se deshidrató mediante series de etanol y se transfirió a una solución 1:1 de acetato de amilo y etanol absoluto y luego acetato de amilo. Los especímenes se sonicaron durante 2 ó 3 segundos en un sonicador Sharp UT-52 para eliminar impurezas y las secciones se llevaron hasta el punto de secado crítico con CO₂ , en una secadora Hitachi HCP -1. Se montaron los cortes en soportes de aluminio, empleando una cinta de doble superficie adhesiva y pintura de plata. Se colocaron en un cobertor iónico EIKO

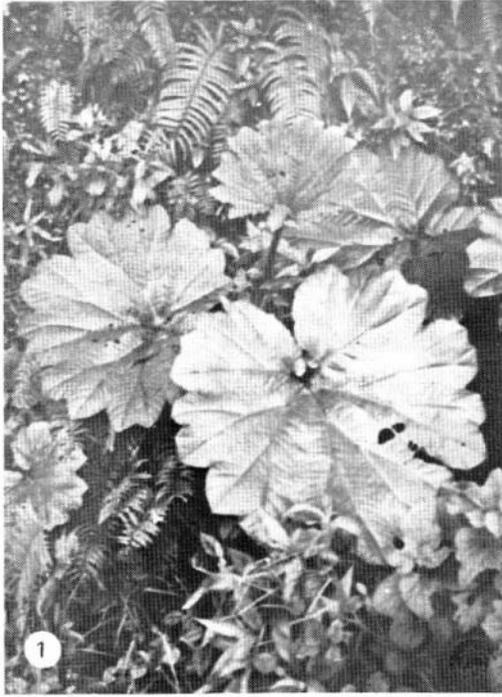


Fig. 1. Fotografía de *Gunnera insignis* (Oerst.) A.DC.

modelo IB -3, en donde se cubrieron con una película de oro; luego se procedió a observar el material en un microscopio electrónico de rastro Hitachi HHS -2R. Las fotografías se tomaron con película Verichrome Pan Kodak VP-120.

RESULTADOS

Gunnera insignis es una hierba de gran tamaño, rizomatosa, de hojas grandes que forman una espiral sobre el corto tallo aéreo (Fig. 1). Algunas yemas axilares de las hojas basales se desarrollan como estolones que producen nuevos tallos aéreos a diferentes distancias. El pecíolo de la hoja es largo, resistente, canaliculado, pubescente y tiene además, algunas emergencias de trecho en trecho, en especial, cerca del extremo distal. La base de la hoja es estipulada; la lámina foliar es casi redonda, de base truncada y márgenes lobulados, usualmente puntiagudos. Su diámetro puede sobrepasar dos metros. Mezclados en las hojas se observan numerosas escuámulas. La inflorescencia es un escapo grueso, de crecimiento determinado, pubescente, abruptamente agudo, de 30 a 40

cm de largo y 14 a 16 cm de ancho. El raquis es cilíndrico, pubescente y carnoso, y las bracteolas son subovadas-trianguulares, de ápice denta-serrado y pubescente; la talla de estas estructuras es de 12 a 15 mm de longitud. Las flores son hermafroditas, sésiles, glabras de apenas 2 mm de longitud; el ovario es ínfero, ovoide, atenuado en el ápice, redondeado y el estilo es bifurcado y crasulado desde la base, cilíndrico y pubescente. Los sépalos son denteforme-trianguulares, de base callosa y permanentes, los pétalos están ausentes. Los estambres muestran un filamento muy breve y anteras suborbiculares. El fruto es una baya poco jugosa, ovoidea, de ápice agudo, coronado con los sépalos.

Estructura del tallo: En sección transversal, el tallo presenta una epidermis de células alargadas que se desprenden fácilmente; estas células contienen sustancias fenólicas no identificadas que posiblemente corresponden a taninos. En la corteza, interior a la epidermis, se encuentra gran cantidad de colénquima, con espacios intercelulares muy pequeños. En el citoplasma de estas células se observan inclusiones citoplásmicas mucilaginosas. La región proximal del tallo de la plántula muestra un anillo vascular en el centro (eustela), rodeado de un parénquima con numerosos espacios intercelulares; en las células de este tejido se observan numerosas inclusiones y cristales en forma de drusas.

Con frecuencia, este tejido es invadido por colonias de *Nostoc* que al aumentar en tamaño rompen el plasmalema y la pared celular de la célula invadida, formando amplios espacios intercelulares de origen rexígeno. Al llenarse de algas estos espacios, las células que los circundan son comprimidas lateralmente.

Sistema vascular del tallo; En la plántula, la base del tallo presenta una protostela ligeramente elíptica de la que se origina una pequeña traza para cada cotiledón.

Las cuatro primeras hojas producidas después de los cotiledones tienen una traza y una laguna. La quinta hoja tiene tres trazas y una laguna. Las trazas laterales se fusionan a la central al atravesar la corteza. En hojas superiores, las trazas mayores emiten ramificaciones secundarias que se dirigen hacia el pecíolo o a las estípulas. Más adelante, las hojas producidas son multilacunares y multitraza y algunas de las

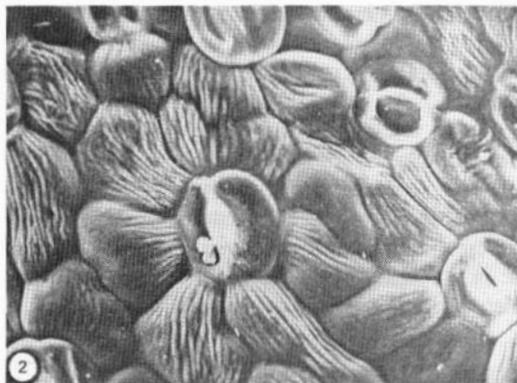


Fig. 2. Vista general de la cara adaxial de la lámina mostrando los engrosamientos de la cutícula y estomas. X 1000.

trazas describen un giro alrededor del tallo en su recorrido vertical antes de penetrar la hoja. Las trazas foliares laterales emiten ramificaciones que abastecen las estípulas. Las escuámulas que muestran vasculatura se suplen de ramificaciones menores derivadas de los haces caulinares, lo que complica más el sistema vascular del tallo. Estos factores, unidos al acortamiento, casi pérdida, de entrenudos, que acorta el tallo y promueve la aglomeración de las hojas, hacen casi imposible interpretar el sistema vascular caulinar ya desarrollado.

Cerca de la base del tallo se desarrollan algunas yemas axilares que forman un rizoma grueso y corto o estolones de rápido crecimiento que desarrollan tallos aéreos a cierta distancia de la planta.

Batham (1943) dice que los estolones tienen 2 anillos de floema que incluyen al xilema, el interno orientado en forma inversa.

Estructura de la lámina: El corte transversal de una hoja de *G. insignis* muestra una epidermis formada por 2 capas de células en la superficie adaxial. Bajo la epidermis se observa un mesofilo de 4 a 5 capas celulares de grosor; cada célula contiene numerosos cloroplastos, un núcleo y a veces inclusiones. Internamente, este mesofilo se continúa con un parénquima esponjoso que se interrumpe cerca de los haces vasculares, las células son de forma estrellada y el número de cloroplastos es menor. La epidermis abaxial es simple y está cubierta por una fina cutícula; en la cara adaxial la cutícula no es uniforme y es más gruesa (Fig. 2).

La hoja es anfiestomática; los estomas son del tipo de los vanunculáceos y su número es

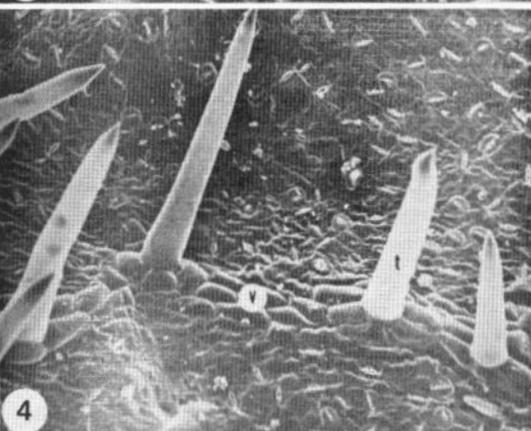
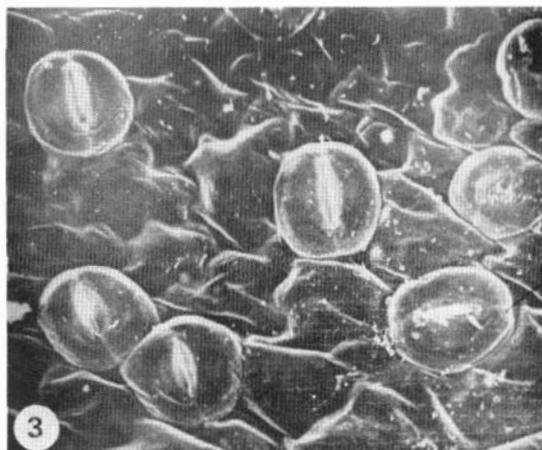


Fig. 3. Detalle de estomas de *Gunnera* en la cara abaxial de la lámina. X 1000.

Fig. 4. Vista general de la lámina mostrando numerosos estomas en la cara abaxial. t: tricomas, v: vena X 300.

mucho mayor en el envés; usualmente, se elevan sobre la superficie de las areolas. En éstas es frecuente observar tricoma unicelulares largos y multicelulares biseriados (Fig. 3). Estos tricomas se localizan adaxial y abaxialmente. También es frecuente observar en las areolas, adaxialmente, pequeñas estructuras rojizas o blancuzcas aparentemente glandulares, de función desconocida. En la superficie abaxial, sobre las venas se ven pequeñas protuberancias que se endurecen hacia la madurez.

Pecíolo de una hoja muy joven: La sección transversal del pecíolo de *G. insignis* muestra una epidermis uniseriada, cubierta por una cutícula gruesa. Los estomas son del tipo ranunculáceo y presentan una cámara estomática

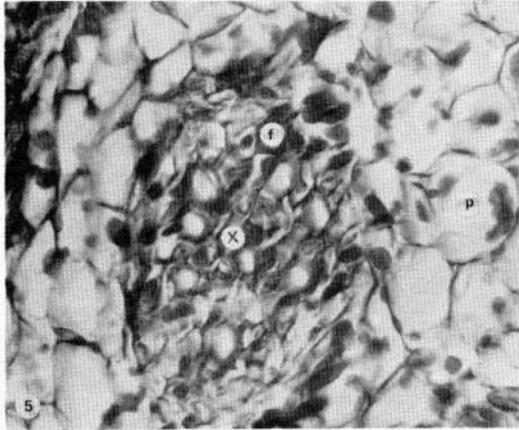


Fig. 5. Haz vascular anficribal de un pecíolo. x: xilema f: floema, P: parénquima X. 1000

muy pequeña; en algunos casos las células oclusivas se elevan sobre el nivel de la epidermis. Hay tricomas largos unicelulares y multicelulares de pared gruesa; algunos presentan contenido granular en el citoplasma. La base del tricoma es multicelular. Bajo la epidermis se observa una región de colénquima angular en varias capas, con paredes no muy gruesas. Inmediatamente hacia la región central del pecíolo se localiza el parénquima que está formado de células polihédricas de gran tamaño, uninucleadas de paredes muy delgadas, con espacios intercelulares triangulares, muy bien definidos; con frecuencia las células presentan formación de cristales en forma de drusas. Dispersos en el parénquima se encuentran idoblastos que contienen mucílago, y en algunos casos se observa la ruptura de sus paredes para formar una cavidad más grande.

El tejido vascular forma un anillo interno de varios haces vasculares (3 a 6) que alterna con un anillo externo formado por haces más pequeños. Los haces son anficribales y presentan elementos traqueales anulares, helicoidales y a veces reticulados (Fig. 5).

En la base del pecíolo se localizan unas estructuras, posiblemente glandulares, en general cubiertas por una masa diluida de mucílago.

Estructura de la raíz: La raíz del género *Gunnera* es de tipo fibroso. En una sección transversal se observa: peridermis, seguida de exodermis que rodea a una corteza de células compactas isodiamétricas con abundantes amiloplastidios. En la capa más interna de la corteza hay una endodermis poco diferenciada que

presenta células de pasaje intercaladas. Los tejidos vasculares ocupan un cilindro central (protostela) con protoxilema exarco y metaxilema endarco que alterna con floema, rodeándolos se encuentra un periciclo de dos o tres capas que lo separan de la endodermis.

Las raíces laterales salen a partir del periciclo de una de las proyecciones del xilema; presenta un crecimiento endógeno que rompe los tejidos de la corteza y la epidermis. Tiene una caliptra bien definida desde el principio.

DISCUSION

El género *Gunnera* se caracteriza por la peculiar morfología que le permite vivir en un ambiente semiacuático; *Gunnera insignis* (Oerst.) A. DC. es una especie que representa bien las adaptaciones y peculiaridades estructurales que definen el género. Así en esta especie, se encuentran presentes características típicas de las plantas acuáticas, como escuámulas y estructuras glandulares varias. Las escuámulas son numerosas, de forma y tamaño variado y no son morfológicamente definibles sin un estudio previo acerca de su naturaleza; protegen al primordio foliar y permiten acumular mucílago alrededor, manteniendo un ambiente húmedo y pegajoso que evita la entrada de insectos.

Las estructuras glandulares, de amplia distribución en láminas foliares, pecíolos y tallos, secretan agua y mucílago que mantienen un micro ambiente húmedo en las cercanías de la lámina foliar. Las glándulas secretoras de agua pueden considerarse, además, como estructuras con un grado amplio de evolución independiente.

El mucílago, abundante en las diferentes partes de esta planta, contiene gran cantidad de carbohidratos, proteínas y colonias de *Nostoc*. Esta alga verde-azulada también se encuentra en el tallo, en la base de los pecíolos y en las raíces mayores. Esta asociación de *Gunnera* con cianofíceas representa un ejemplo de simbiosis, en el que las algas pueden aprovechar el lugar y la humedad y la planta a su vez probablemente aprovecha el nitrógeno del alga.

Las hojas de *Gunnera insignis*, en las cuales la lámina foliar puede alcanzar hasta 2,40 m de diámetro (R. L. Rodríguez, 1979, Com. per.), representa otra adaptación ambiental. Muchos de los ejemplares de esta especie habitan en cañadas y lugares con cierta limitación de luz y gran humedad. Una lámina foliar de

buen tamaño facilita la captura de la luz y la transpiración.

En esta investigación se demuestra que el sistema vascular del tallo es una auténtica eustela y no un sistema poliestélico como proponen Metcalfe y Chalk (1965) y Batham (1943). *G. insignis* es una planta herbácea por lo que no hay presencia de xilema secundario; éste, innecesario en un ambiente tan húmedo, se pierde evolutivamente.

La eustela, bien definida en las pequeñas plántulas, se vuelve más compleja conforme la planta crece por las siguientes razones: a) acortamiento de entrenudos; b) aumento de diámetro producido por la proliferación de parénquima que produce un tallo corto succulento; c) producción de estolones en las hojas inferiores y producción de raíces adventicias; d) desarrollo creciente de hojas multilacunares desde su base.

La formación de estolones y raíces adventicias complica la estructura del sistema vascular y dificulta su comprensión. La producción de inflorescencias laterales y la dificultad de observar ciertos haces oscurecidos por vecinas colonias de *Nostoc* pueden hacer que el sistema vascular parezca aún más complejo.

Contrario a lo que afirma Schindler (1905), las flores de *Gunnera insignis* presentan estigmas plumosos y no rudimentarios. Esta característica, más la presencia de anteras de gran tamaño, sugieren la posibilidad de una polinización anemófila; sin embargo el encontrar insectos en el mucílago, plantea la posibilidad de una polinización entomófila, aunque es más factible pensar que éstos han sido atraídos por alguna sustancia componente del mucílago.

Basándose en la morfología descrita, se puede afirmar que *Gunnera insignis* es una planta *sui generis* difícil de relacionar con la mayoría de las familias cuya afinidad ha sido sugerida anteriormente (Petersen, 1889; Hallier, 1905; Hutchinson, 1969; Thorne, 1968) por lo cual se recomienda ubicarla dentro de la familia Gunneraceae, como lo propuso Wettstein (1935).

AGRADECIMIENTOS

Durante todo este estudio, el Dr. Rafael Lucas Rodríguez fue un guía y colaborador constante, a su memoria dedico este trabajo. Agradezco también a la Dra. Eugenia Flores V., su amplia y desinteresada ayuda.

RESUMEN

El género *Gunnera* está constituido por 30 especies, de las cuales dos se encuentran en Costa Rica: *Gunnera talamancana* y *Gunnera insignis*. *Gunnera insignis* (Oerst.) A. DC. es una planta monogénica que habita en zonas húmedas entre 1.200 y 2.400 m de altura sobre el nivel del mar, con temperaturas entre 14 y 17 °C, a orillas de carreteras, de ríos o riachuelos, en paredones, en cañadas protegidas del viento y en potreros húmedos. En estas condiciones es una especie pionera en la sucesión ecológica, en buena parte debido a su asociación simbiótica con las algas fijadoras de nitrógeno del género *Nostoc*. Tiene un sistema vascular definido en forma de eustela, hojas anfistomáticas con numerosos tricomas, pecíolos largos con estructuras en la base que secretan mucílago. Las raíces son fibrosas, protostélicas, con una endodermis típica. Contrario a las especies venezolanas, sus hojas gigantesca pueden tener hasta 2 m de diámetro, que los campesinos utilizan como sombrillas improvisadas, y de ahí su nombre popular de "s sombrilla de pobre". Anteriormente esta planta se ubicó en la familia Halorrhagaceae, pero por sus características morfológicas peculiares estaría mejor ubicada en la familia Gunneraceae.

REFERENCIAS

- Batham, E. J. 1943. Vascular anatomy of New Zealand Species of *Gunnera*. Trans. Roy. Soc. N. Z., 73: 209-216.
- Hallier, H. 1905. Provisional scheme of natural (Phylogenetic) system of flowering plants. New Phytol., 4: 151-162.
- Hutchinson, J. 1969. Evolution and Philogeny of Flowering Plants. Academic Press. London. 717 pp.
- Johansen, D.A. 1940. Plant Microtechnique. Mc Graw-Hill. New York. 523 pp.
- Kellermann, W. A. 1881. Die Entwicklungsgeschichte Der Blütte von *Gunnera chilensis*. Lam. Diss. Zürich, 23 pp.
- Metcalfe, C.R., & L. Chalk. 1965. Anatomy of the Dicotyledons, Vol. I. Oxford. Clarendon Press. 723 pp.
- Petersen, O. G. 1889. Hallorrhagidaceae. p. 226-237. In Prantl. A. Engler. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3(7): 226-237.

Schindler, A. K. 1905. Halorrhagaceae. p. 1-133.
In A. Engler. Das Pflanzenreich 23: 1-133.

Standley, P. C. 1937. Flora de Costa Rica. Field
Museum of Natural History, Chicago, Part II. pp.
401-780.

Thorne, R. F. 1968. Synopsis of a putatively phyloge-
netic classification of the flowering plants. *Aliso*,
5: 57-66.

Weber, H. & L. E. Mora. 1958. Zur Kenntnis der
Gattung. *Gunnera* L. in Costa Rica. Beitr. Biol.
Pflanzen (Alemania). 34: 467-477.

Wettstein, R. 1935. Handbuch der Systematischen
Botanik, 4a ed. Leipzig und Wien, Deuticke.