JUNTA PARA AMPLIACIÓN DE ESTUDIOS E INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

TRABAJOS DEL MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES

SERIE BOTÁNICA, NÚM. 19.

SOBRE LA ESTRUCTURA DE LA EPIDERMIS FOLIAR DE LAS "SELAGINELLA"

UNA NUEVA DISPOSICIÓN ESTRUCTURAL PARA LA ABSORCIÓN DE AGUA POR LOS ÓRGANOS AÉREOS DE LAS PLANTAS

POR

SALUSTIO ALVARADO

CON OCHO FIGURAS

(Publicado en 1.º de mayo.)

MADRID

1925

José Molina, impresor.—Teléf. 315-J.

Aplicando la *primera variante* del método tano-argéntico de Achúcarro y Río-Hortega al estudio de ciertas especies de *Selaginella*, he tenido ocasión de descubrir algunas particularidades de la fina estructura de estas plantas que estimo conveniente dar a conocer.

En la presente comunicación, a la que seguirán otras, trataremos de un dispositivo estructural observado en la epidermis de las hojas de *S. Martensi* y *S. Kraussiana* [1], destinado, según nuestra opinión, a la absorción de agua de lluvia y rocío. El tal dispositivo es interesante, en primer lugar, por representar una modalidad nueva entre las muchas que pueden ofrecer las plantas para procurarse agua por sus órganos aéreos, y, en segundo lugar, por el papel importante que debe jugar en la fisiología y ecología de esos interesantes vegetales.

El estudio de las *Selaginella* me fué propuesto por mi maestro, el profesor Haberlandt, durante mi estancia como pensionado por la Junta para Ampliación de Estudios e Investigaciones científicas en el «Pflanzenphysiologischen Institut» de la Universidad de Berlín, del que es Director. En aquel centro, primero, y en el «Pflanzenphysiologischen Institut» de la Universidad de Munich, que dirige el profesor Goebel, después, dimos término a este trabajo. En ambos establecimientos se me dispensó

---

[1] Con toda seguridad podemos afirmar que ese mismo dispositivo se encontrará también en otras muchas *Selaginella*, desde luego en *S. serpens*, de qué más adelante hablaremos.

la más afectuosa acogida y se puso a mi disposición liberalmente, una mesa de trabajo, microscopios y cuanto material necesitamos para realizar nuestros estudios. Me complazco en testimoniar públicamente mi agradecimiento tanto a esos ilustres maestros como a la Junta para Ampliación de Estudios. Al Prof. Goebel en especial debo agradecer también muchas ideas que me ha sugerido y que he aprovechado en el curso del presente trabajo.

I

TÉCNICA

Los hallazgos que en este trabajo describiremos han sido logrados mediante la primera variante del método tano-argéntico de Achúcarro y Río-Hortega. Las piezas, fijadas en formol al 10 por 100 durante algunos días, fueron después incluídas en celoidina, y los cortes, muy finos, tratados como de ordinario. Como la marcha de este método ha sido descrita numerosas veces, remitimos al lector a los trabajos citados en la adjunta nota [1].

Nos limitaremos a consignar aquí las siguientes observaciones. Los preparados que nos han servido para realizar el presente estudio estaban destinados a la investigación del condrioma y los cloroplastos de esas plantas, por lo cual elegimos los vértices vegetativos de los tallos, los cuales, por otra parte, son las regiones más a propósito para obtener cortes suficientemente finos a

---

[1] Río-Hortega (P.) «Nuevas reglas para la coloración constante de las formaciones conectivas por el método de Achúcarro.» *Trab. del Lab. de Invest. biol. de la Universidad de Madrid*, tomo XIV (1916).

Alvarado (S.) «Plastosomas y leucoplastos en algunas fanerógamas.» *Trab. del Mus. Nac. de Ciencias Nat. de Madrid.* Ser. Bot. núm. 13 (1918), y *Trab. del Lab. de Invest. biol. de la Universidad de Madrid*, tomo XVI (1918).—«Sobre el estudio de la célula vegetal con el método tano-argéntico.» *Bol. de la R. Soc. Españ. de Hist. Nat.*, tomo XVIII (1918).—«Die Entstehung der Plastiden aus Chondriosomen in den Paraphysen von Mnium cuspidatum.» *Ber. d. Deut. Bot. Ges.*, Bd. XLI (1923).

causa de ser las partes más tiernas del vegetal. La penetración del fijador la logramos mediante el empleo de una trompa de vacío, y la inclusión de las piezas se llevó a cabo después de muchísimos días de sumersión en soluciones de celoidina de consistencia paulatinamente creciente, pues dicha substancia penetra con gran dificultad y lentitud en los tejidos de estas plantas.

Excusado es decir que empleamos también en nuestras observaciones material fresco para estudiar en vivo, así como cortes coloreados por los métodos corrientes en histología vegetal.

El material empleado (*S. Martensi* y *S. Kraussiana*) procede del jardín del «Pflanzenphysiologischen Institut» de la Universidad de Berlín y del «Botanischen Garten» de Munich.

II

DESCRIPCIÓN

La anatomía de las hojas de las *Selaginella* ha sido ya estudiada con detalle por varios autores, principalmente por HARVEY GIBSON (3). Como en el presente trabajo solamente vamos a referirnos a la epidermis, nos limitaremos a dar aquí una idea de su estructura.

Aparte de las células estomáticas, de los pelos y de los idioblastos, la epidermis de las *Selaginella* se compone de dos tipos de células: las células epidérmicas de la cara biológicamente superior de las hojas, que tienen forma de timbal, con la parte convexa mirando al mesófilo, y que vistas de frente tienen contorno prácticamente poligonal, y las células epidérmicas de la cara biológicamente inferior, que son paralelepípedas, y en vista frontal muestran contorno prácticamente rectangular. Ambas clases de células poseen cloroplastos, pero como ha mostrado HABERLANDT (6) son muy diferentes los de las unas de los de las otras.

Lo primero que llama la atención al observar de frente y sin teñir, tanto una epidermis como la otra, es el contorno extraordinariamente sinuoso de las líneas de juntura de sus células a nivel de la cutícula (véase la línea negra de la fig. 1). Enfocando más profundamente se observa que esas sinuosidades se rectifican poco a poco (fig. 2), después el contorno de cada célula se redondea (fig. 3), sus paredes dejan de tocarse en toda su extensión haciéndose tangentes, con lo cual aparecen espacios

intercelulares que se agrandan paulatinamente, y, por último, se perciben los vértices de las células perfectamente aislados.

Al mismo resultado se llega en preparaciones coloreadas con cualquiera de los métodos corrientes.

Observemos, en cambio, un corte histológico logrado mediante la *primera variante* del método tano-argéntico, que tiñe

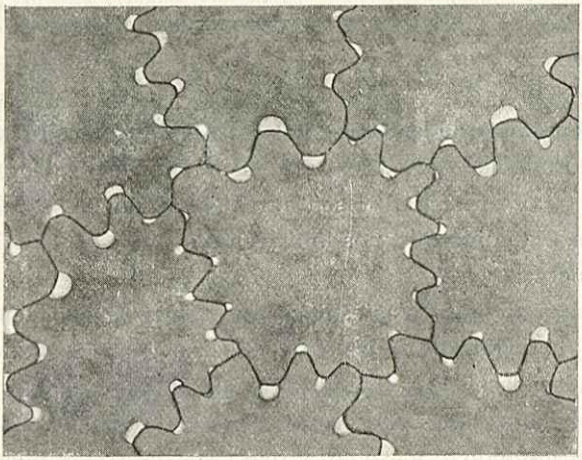

Fig. 1.—Células epidérmicas de la cara superior de las hojas de *Selaginella Kraussiana*, teñidas mediante la primera variante del método tano-argéntico de Achúcarro y Río-Hortega, en vista frontal. Cutícula en gris; límites celulares en negro; fositas epidérmicas en blanco. Ob. Reicher 1/12 im. hom., Oc. 4, long. de tubo 170 mm., cámara clara de Abbe, papel a nivel de la mesa. Dibujo reducido 1/3 del original.

intensamente las membranas celulares. Entonces veremos que las células epidérmicas vistas de frente ofrecen un aspecto como el que hemos representado con toda fidelidad en la figura 1. La pared externa de ellas se habrá teñido en violado más o menos obscuro, la línea sinuosa que marca los límites laterales de esas célùlas aparecerá negra, y, a derecha e izquierda de ella, se verán unos espacios redondeados incoloros o muy débilmente teñidos, que sugieren de primera intención la idea de poros perforados en la membrana externa de las células epidérmicas.

Esos espacios incoloros están localizados uno en cada convexidad de la línea serpenteante que marca los límites de las células. En ningún caso los he visto del lado cóncavo de ella. También faltan de un modo absoluto en los puntos donde se tocan tres células (fig. 1). Las dimensiones de esos espacios incoloreados son siempre muy pequeñas, pero a pesar de ello oscilan entre límites bastante amplios.

La observación atenta de esos espacios revela que no se trata, como su examen superficial hace creer, de poros excava-

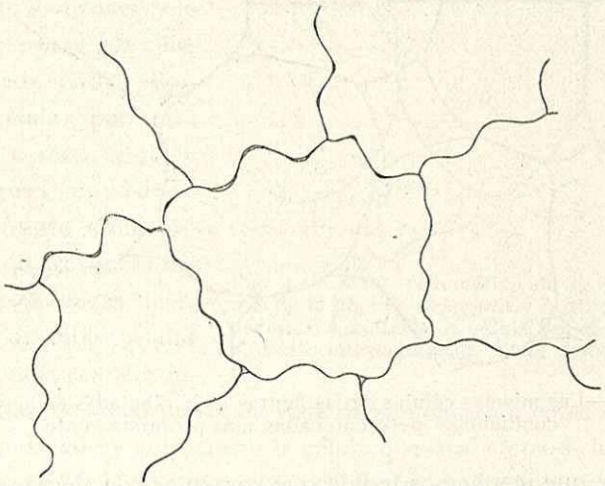

Fig. 2.—Las mismas células de la figura anterior enfocadas un poco por debajo de la cutícula. Hacia arriba se ven los fondos de las fositas; abajo aparecen los espacios intercelulares. Condiciones ópticas iguales a las de la figura 1.

dos en la pared exterior de las células epidérmicas, sino simplemente de *huecos* o *fositas* formados por la separación local y repetida de las paredes laterales contiguas de cada dos células adyacentes. En efecto: Observando cuidadosamente las células dibujadas en la figura 1 con enfoque paulatinamente descendente, se ve, junto con el suavizamiento progresivo de la curva sinuosa del contorno de las células, un progresivo angostamiento de los espacios incoloros (fig. 2), los cuales, finalmente, des-

aparecen en absoluto. Esto nos indica que los espacios claros no son otra cosa que huecos de forma de punzón, o mejor de lezna. Su profundidad, por otra parte, es muy pequeña.

Hemos intentado estudiar el curso de estas fositas en cortes perpendiculares a la epidermis, pero son tales las dificultades que se oponen a ello (principalmente la gran cantidad de membranas que esos cortes ofrecen simultáneamente a un mismo en-

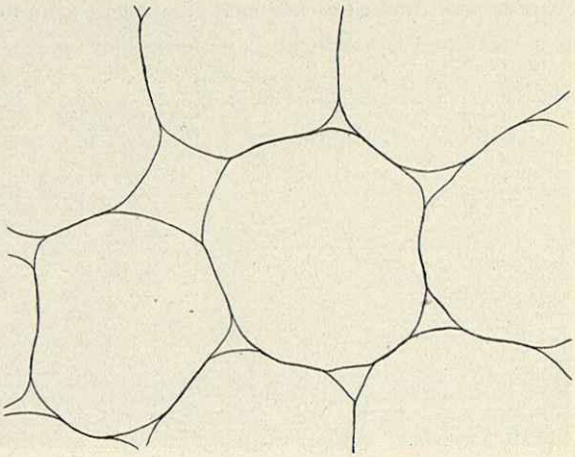

Fig. 3.—Las mismas células de las figuras 1 y 2, dibujadas en las mismas condiciones pero enfocadas más profundamente.

foque), que nos hemos tenido que contentar con revelar su curso observando cortes paralelos a la superficie de la hoja. De este estudio deducimos que esas fositas tienen un curso oblicuo a la superficie de la epidermis, y que las que se abren en el ámbito de una célula están inclinadas hacia las células que la rodean. Es decir, que si mentalmente rectificamos el curso sigmoideo de la línea negra que en la figura 1 señala el contorno de las células, el conjunto de las fositas situadas alternativamente a derecha e izquierda de ella imitarían, con gran perfección, el conjunto de los dientes de una sierra.

En la figura 4 hemos representado, esquemáticamente, una de esas fositas en corte longitudinal.

Hemos dicho antes que cada asa de la línea limitante del contorno superior de cada célula epidérmica posee su correspondiente fosita lateral, pero que, por el contrario, el vértice concurrente de cada tres células contiguas carece siempre y en absoluto de esa formación (fig. 1). Ahora añadiremos que en las zonas epidérmicas que rodean los estomas faltan también esas fositas. En la figura 5 hemos representado un trozo de epidermis con dos estomas próximos. Las células formadoras de los estomas carecen en absoluto de fositas, y lo mismo le pasa a la célula situada entre ellos. Esta célula, por otra parte, carece también de aquel contorno meandrinoso característico de las típicas células epidérmicas de la hoja. Las otras células pariestomáticas son intermedias, desde el punto de vista de su contorno, entre las células epidérmicas normales y la célula que acabamos de describir. Sus paredes lindantes con las células estomáticas no son serpenteantes ni poseen fositas, las que convergen en las células estomáticas tienen un curso más o menos rectilíneo en la proximidad de los estomas que alabea ligeramente conforme se aleja de ellas, pero tampoco llevan fositas, y, por último, las membranas colindantes con las células epidérmicas normales ofrecen ya típicos meandros, si bien no tan regulares como los de éstas, y presentan en algunas de sus asas (no en todas) fositas iguales a las antes descritas (fig. 5).

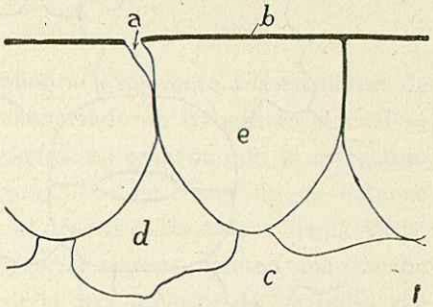

Fig. 4.—Corte esquemático de la epidermis de la hoja de *Selaginella: e*, célula epidérmica; *b*, cutícula; *c*, célula del mesófilo; *d*, meato intercelular; *a*, fosita absorbente.

Es muy digno de tenerse en cuenta el hecho de que el método tano-argéntico se comporte de tan distinta manera con las porciones de las membranas celulares que limitan las fositas por

nosotros descubiertas, que con el resto de la membrana celular. Diferencia de comportamiento que se traduce en que, mientras las fositas permanecen incoloras, el resto de la membrana se colorea con bastante intensidad. Esto nos indica que las paredes celulares deben experimentar, *quizás*, en el ámbito de las fositas un cambio de composición química. No podemos decir, sin em-

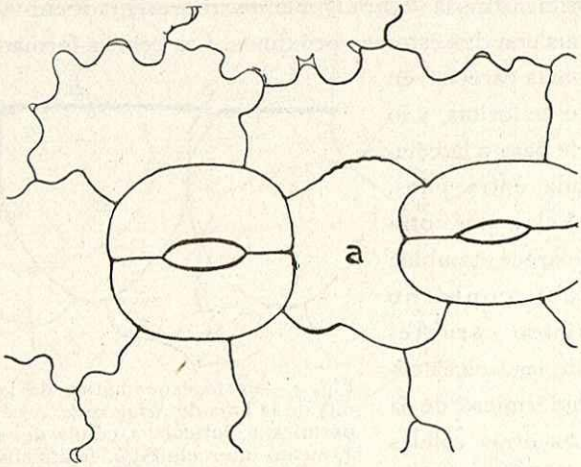

Fig. 5.—Vista frontal de la epidermis de la hoja de *Selaginella Kraussiana* mostrando dos estomas. Coloración y dibujo como en las figuras 1, 2 y 3.

bargo, si esa modificación que indica el método tano-argéntico, se debe solamente a la falta evidente de lámina media, la cual, como ha demostrado MADRID-MORENO (11), se tiñe en negro mediante ese método, o también a su transformación química, o simplemente a que en las fositas se hallen revestidas las membranas celulares de una capa mucosa como la que substituye a la cutícula en los pelos radicales.

Lo cierto es que en las fositas, las membranas celulares no solamente carecen de cutícula—cosa perfectamente explicable, dado que se trata de paredes laterales despegadas de células contiguas y no de la pared externa de ellas—, sino que acusan una constitución diferente del resto de las paredes celulares.

III

DISCUSIÓN

En toda la numerosa bibliografía referente a la estructura de las *Selaginella* sólo hemos encontrado un trabajo en el cual se mencione algo que pueda ponerse en relación con la estructura que estamos estudiando. CUNNINGHAM, en efecto, en un extenso libro (2) publicado en 1895, al describir las causas de la variación diaria del color de *Selaginella serpens*, dice en una ocasión que las células epidérmicas de la cara superior de las hojas poseen «numerous narrow pits or actual slits on the external or upper face of their walls», y en otra ocasión afirma que las tales células son porosas.

Esta afirmación de CUNNINGHAM, sin embargo, es más un producto de inducción que resultado de observación. La porosidad que CUNNINGHAM atribuye a las células epidérmicas de *S. serpens* se debe, no solamente a que, como dice SUESSENGUTH (18), esas células observadas en cierta posición (SUESSENGUTH realizó sus investigaciones con los mismos métodos que CUNNINGHAM) producen la ilusión de poseer poros por parecer que las pronunciadas asas de sus líneas de separación se cierran en anillo, sino principalmente a buscar en esa particularidad una explicación del cambio de color experimentado diariamente por esa planta. Según CUNNINGHAM, en efecto, «a causa de la obscuridad» el protoplasma de esas células, que normalmente llena la cavidad celular, experimenta una plasmolisis natural y se contrae en una bola que se adhiere a la membrana, y deja un amplio espacio

vacío entre el protoplasma y la membrana celular. Este *espacio intracelular* se llenaría entonces de aire que entraría por aquellos poros, y a él se debería la coloración verde blancuzca que *S. serpens* ofrece durante las primeras horas de la noche.

SUESSENGUTH (18) ha mostrado de un modo concluyente que ese cambio de coloración de *S. serpens* obedece a otras causas que las supuestas por CUNNINGHAM, y que en ningún momento hay en esas células aire intracelular.

SUESSENGUTH considera errónea la afirmación de CUNNINGHAM de que las células de la cara superior de las hojas de *S. serpens* sean porosas. Nosotros participamos también de esa opinión, si bien no podemos subscribir del todo los resultados de SUESSENGUTH. Ambos autores han sufrido evidentemente un error de observación, pecando uno por exceso y otro por defecto; error de observación bien disculpable, por otra parte, ya que los métodos con que ambos han realizado sus estudios son insuficientes para resolver esa cuestión.

Las células epidérmicas de las hojas de las *Selaginella* no son porosas, como creía CUNNINGHAM, es decir, su protoplasma no comunica con el exterior por ningún poro o canal intracelular, pero tampoco la cutícula es lisa y continua como de ordinario. Lo que en realidad sucede es que la cara exterior de la epidermis está plagada de infinidad de *fositas intercelulares*.

IV

PAPEL FISIOLÓGICO DE LAS FOSITAS

¿Qué papel desempeña en la fisiología de *Selaginella* el sistema de fositas que acabamos de describir?

Desde luego que, no tratándose de poros que perforen las paredes exteriores de las células epidérmicas para poner en relación directa con el exterior el protoplasma de ellas, no puede tener la misión fisiológica que CUNNINGHAM atribuía a sus pretendidos poros, es decir, conducir aire al interior de las células.

Veamos si podrá servir para relacionar el medio externo con el medio interno de la planta; es decir, si pone en relación con el exterior los amplios espacios intercelulares del mesófilo. El examen de la figura 2 nos indica que esa suposición no es tampoco admisible. En efecto: a una cierta distancia de la pared exterior de las células epidérmicas, inmediatamente por debajo del fondo de las fositas, existe una zona en la cual las membranas laterales de las células están íntimamente adosadas en toda su extensión sin mostrar espacio intercelular alguno (fig. 2, a la derecha). A un nivel más inferior se separan de nuevo esas membranas para formar los espacios intercelulares. Pero los huecos que entonces aparecen están localizados en los puntos de convergencia de tres células (fig. 2, abajo), es decir, en lugares sobre los cuales jamás se observan fositas exteriores. Por lo tanto, el espacio externo que penetra en las fositas, es absolutamente independiente del espacio interior, inmiscuído en los intercelulares. Estos comunican en las *Selaginella* con el exterior por

los mismos sitios que en las demás plantas, es decir, por los estomas.

Un cierto número de consideraciones y de hechos nos llevan a atribuir a este sistema de fositas un papel en la absorción de agua directamente por las hojas; absorción que, en ciertas especies, podrá tener una importancia muy grande para la economía de la planta.

Es un hecho conocido de hace tiempo, que trozos de *Selaginella* aislados son capaces de vivir perfectamente sin marchitarse hasta desarrollar rizóforos y raíces. Según Goebel (5) muchas *Selaginella* higrófilas no pueden satisfacer por completo su necesidad de agua tomándola solamente del substratum, sino que también la absorben por sus tallos.

Seyd (16) en 1910 atribuyó a la lígula la propiedad de absorber el agua. Esta conclusión se apoya en datos que parecen concluyentes. La porción basal de ese órgano está, en efecto, en muchas especies unidas por traqueidas a los hacecillos conductivos. Esta función absorbente de la lígula de las *Selaginella* sería, sin embargo, una adaptación secundaria de ese órgano, pues primitivamente la lígula serviría para una función totalmente distinta: para la secreción de agua. No cabe ya duda alguna que la lígula de los *Isoetes* sirve para segregar un mucílago, secreción que, en las plantas acuáticas y de lugares húmedos es extraordinariamente frecuente, como Goebel (4) ha hecho ver. Por otra parte, Schilling (13) ha podido probar la formación de mucílago en la lígula de *Selaginella Martensi*, si bien en muy pequeña cantidad, y Goebel (5) afirma que la lígula de las *Selaginella* es capaz incluso de segregar agua cuando habitan en lugares húmedos.

No pretendemos nosotros, ni mucho menos, poner en duda los datos de Seyd en favor del papel absorbente de la lígula, pues ya hemos dicho que nos parecen bien fundados. Por otra parte, no hay ningún obstáculo serio para que la lígula no pueda realizar esas dos funciones antitéticas—la secreción y la ab-

sorción de agua—que las observaciones de aquellos autores le atribuyen. Ya HABERLANDT (7) hace notar que no pueden separarse por un límite preciso los tricomas que sólo funcionan como absorbentes de los que pueden considerarse como hidatodos, y que en plantas próximas, el mismo órgano filogenéticamente puede funcionar en una como hidatodo y en otra como pelo chupador.

El hecho de que la lígula se haya podido convertir en un órgano para la absorción del agua, no excluye que el sistema de fositas descubiertas por nosotros en la epidermis de las hojas pueda también absorberla. La estructura de esas fositas nos indica que, indudablemente, sirven para semejante función. Las gotas de lluvia y de rocío que se depositen sobre esas hojas serán absorbidas por las fositas mediante la capilaridad. A su vez las células epidérmicas tomarán el agua retenida en esas fositas mediante la osmosis.

Este paso osmótico al interior de las células del agua absorbida capilarmente por las fositas debe ser facilitado, probablemente, por la naturaleza misma de sus paredes. Como ya hemos dicho antes, el método tano-argéntico acusa una diferencia, probablemente de naturaleza química, entre las porciones de la membrana celular que limitan las fositas y el resto de las paredes celulares. Nada más lógico que poner en relación esa naturaleza especial de las paredes de las fositas con la propiedad de absorber agua osmóticamente, pues el resto de la superficie foliar lindante con el medio externo se halla perfectamente cutinizada.

Desde este punto de vista las células epidérmicas de las hojas de *Selaginella* ofrecen una adaptación para absorber agua más delicada—y quizás más perfecta—que las células absorbentes de la mayor parte de las plantas capaces de absorber agua por sus órganos aéreos. Según HABERLANDT (7) en efecto, con pocas excepciones, los tricomas chupadores de agua están provistos, incluso en el lugar diferenciado para la absorción, de una

cutícula insoluble en el ácido sulfúrico, y no es posible determinar si su notable permeabilidad para el agua se debe a una diferencia química o a una disposición estructural especial, por ejemplo a la presencia de numerosos poros extraordinariamente finos imposibles de revelar microscópicamente.

La pared de nuestras fositas absorbentes carece, desde luego, de cutícula, y además está modificada quizás en su composición química.

V

IMPORTANCIA ECOLÓGICA DE LAS FOSITAS ABSORBENTES

Es bien sabido que las células de la epidermis foliar contienen en sus vacuolas substancias osmóticamente activas, mediante las cuales *podrán* tomar agua por ósmosis cuando las paredes exteriores de ellas sean permeables para ese elemento. WIESNER (20), ha demostrado experimentalmente que esta absorción de agua por las hojas la pueden realizar incluso aquellas plantas que, como las crasas, tienen membranas fuertemente cuticularizadas, y KNY (9), ha descubierto que hasta las brácteas suberizadas que protegen las yemas de nuestros árboles son capaces de tal absorción. Es decir, que ni las membranas vegetales tenidas por más impermeables llegan a serlo en absoluto. Como es natural, las hojas de las plantas comunes, menos impermeabilizadas que las que acabamos de mencionar, pueden absorber agua en mayor proporción aún. La cantidad de agua, empero, absorbida incluso en estos casos por los órganos aéreos es insignificante, y, desde luego, no se encuentra en esas plantas dispositivo anatómico alguno que facilite esa absorción.

LUNDSTRÖM (10) ha creído ver en una porción de plantas comunes detalles estructurales que ha interpretado como una «adaptación de las plantas a la lluvia y al rocío»; pero, como han mostrado KNY (8) y WILLE (21), en la mayoría de los casos citados por aquel investigador no puede hablarse de tal adaptación; la cantidad de agua absorbida por las hojas de esas plantas es

tan pequeña y su absorción tan lenta, que ese fenómeno no tiene la menor importancia para ellas. A la misma conclusión llega BURGERSTEIN en su estudio de conjunto sobre la transpiración en las plantas [1].

No ocurre lo mismo, sin embargo, con una porción de plantas epifitas, de estepa y de desierto y con muchas higrofitas (ciertas muscíneas), las cuales tienen la propiedad de absorber gran cantidad de agua por sus órganos aéreos. A este fin se constituyen en la planta lugares especiales para la entrada de ese elemento, la mayoría de los cuales revelan en su estructura la misión a que están destinados.

No pasaremos revista aquí a todas las modalidades que ofrecen las partes aéreas de las plantas para absorber agua. Nos fijaremos exclusivamente en aquéllas que, anatómica, fisiológica o ecológicamente, tengan alguna relación con la descubierta por nosotros o sirvan para ilustrarla.

Ante todo debemos tener presente que las fositas intercelulares de *Selaginella* se caracterizan fisiológicamente por dos caracteres: 1.°, por retener agua capilarmente, y 2.°, por absorberla por osmosis.

La absorción capilar de agua se encuentra desarrollada en alto grado en el velamen de las raíces aéreas de las orquídeas y aráceas epifitas y en las células porosas de los *Sphagnum*, de *Leucobryum glaucum* y de *Octoblepharum albidum*. Pero en estos casos se trata siempre de células muertas en comunicación por poros entre sí y con el exterior, por los cuales absorben y conducen por capilaridad agua del exterior a ciertas células vivas situadas entre ellas o en capas más profundas. Las células muer-

---

[1] A este fin responden, por ejemplo, las cisternas de ciertos helechos y bromeliáceas epifitas, las notables ascidias de *Dischidia Rafflesiana* y de *Polipodium bifrons*, los sacos acuáticos de tantas hepáticas, las parafilias de ciertos musgos y otros aparatos que nada tienen que ver con el aparato absorbente de las *Selaginella*.

tas juegan en estos casos el papel de nuestras fositas, las células vivas (células clorofílicas de aquellos musgos, células permeables de las raíces aéreas) el de las células epidérmicas de las *Selaginella*. Es decir, que en los casos mencionados, las dos funciones de nuestro aparato están vinculadas en dos clases de células: la retención del agua por capilaridad en células muertas, la absorción de ella por osmosis en células vivas.

También presentan una cierta relación con el aparato absorbente de las *Selaginella* los pelos chupadores de muchas plantas de la región mediterránea y sobre todo de las de ciertos desiertos; plantas que necesitan aprovecharse de toda gota de lluvia o rocío que caiga sobre sus hojas. VOLKENS (19) primero, y después HABERLANDT (7) han visto en *Diplotaxis Harra* y en diferentes especies de *Heliotropium* del desierto egipcio-arábigo unos pelos unicelulares, a los cuales han atribuído fundadamente un papel absorbente para el agua líquida. En estas plantas la epidermis de las hojas y el ápice de esos tricomas poseen gruesas membranas exteriores o bien están cubiertas de una capa cérea. Sólo una zona anular localizada en la base del pelo ofrece en el primer caso un notable adelgazamiento de la membrana, en el segundo, una interrupción de la capa cérea. Es decir, que estos pelos tienen de común con las células epidérmicas de la hoja de *Selaginella* la diferenciación local de sus membranas para dar más fácil paso al agua. Pero en cambio carecen de la propiedad de retenerla por capilaridad.

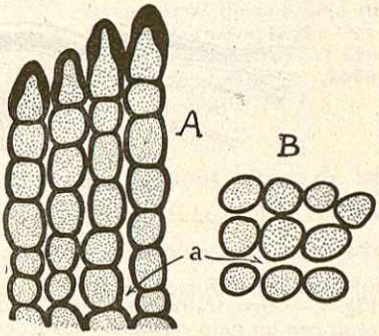

Fig. 6.—*A*, corte transversal de las láminas celulares de las hojas de *Dawsonia longiseta; B*, corte superficial de las mismas; *a*, espacios en comunicación con el exterior, en los cuales queda retenida el agua por capilaridad. Figuras imitadas de la figura 822 de la *Organographie der Pflanzen* de GOEBEL, 2. Teil, 2. Auflage (5).

Por reunir juntamente con esta propiedad la de presentar una diferenciación local para la entrada del agua, merecen citarse, aparte de otros casos, los dos siguientes:

1.° Las filas o láminas clorofílicas desarrolladas perpendicularmente al plano de la hoja de ciertos musgos como *Polytrichum commune*, y sobre todo *Dawsonia longiseta*. La figura 6, imitada de otra de Goebel (5) muestra un corte de las mencionadas láminas de esta última planta, en el cual se observa, no solamente el espacio capilar *a* que forman cada dos láminas contiguas, sino también el engrosamiento especial que ofrece la pared exterior de las células apicales.

2.° Los notables pelos escamosos absorbentes de agua de las hojas de las bromeliáceas epifitas estudiados primeramente

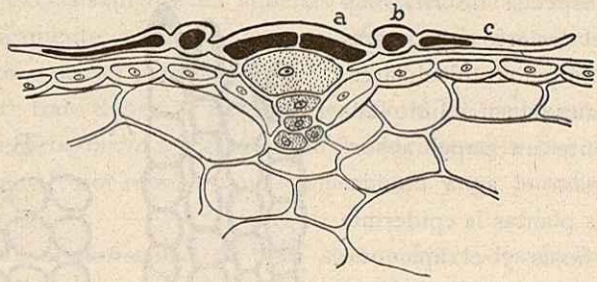

Fig. 7.—Corte transversal de la epidermis de una hoja de *Vriesea speciosa* con un pelo escamoso absorbente; *a*, *b*, *c*, células muertas y llenas de aire (en negro) que forman la escama. Las células punteadas constituyen el pie. Original.

por Schimper (14, 15) y luego por Mez (12) y Steinbrinck (17). La figura 7 muestra un corte de un trozo de hoja de *Vriesea speciosa* con una escama absorbente. Esta consta de una base de varias células epidérmicas transformadas en elementos de paredes delgadas y de rico protoplasma (en la figura punteado), asentada en una depresión de la epidermis, que lleva en su ápice un escudo constituído por tres sistemas concéntricos de células muertas *(a, b, c)*, llenas de aire en estado seco, y de paredes gruesas, desprovistas de cutina y sin cutícula o con ella muy delica-

da. Las células verdaderamente chupadoras son las grandes células vivas del pie, las cuales toman por osmosis el agua que por capilaridad queda retenida entre la escama y la epidermis, directamente, y sobre todo por intermedio de las células huecas centrales, que se llenan de agua por un mecanismo aún no bien puesto en claro. [Ver los trabajos de SCHIMPER (14, 15), HABERLANDT (7), MEZ (12) y STEINBRINCK (17)].

Pero la máxima semejanza con el sistema absorbente de las hojas de *Selaginella* la ofrece un musgo, *Hedwigia ciliata*, el cual, según GOEBEL (5), posee en sus células unas papilas formadas por el engrosamiento centrífugo de sus membranas, que representan un aparato capilar extraordinariamente activo para el agua. Véase la figura 8 tomada de GOEBEL (5).

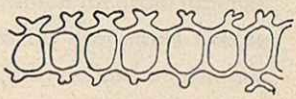

Fig. 8.—Trozo de un corte transversal de una hoja de *Hedwigia ciliata*, según GOEBEL, *Organographie der Pflanzen*, 2. Teil, 2. Auflage, página 798 (5).

Como vemos, la semejanza de todos estos aparatos o dispositivos para la absorción de agua líquida por los órganos aéreos de las plantas con el descubierto por nosotros en *Selaginella*, es bastante lejana. El aparato absorbente de esta planta es, en cierto modo, único, y por su delicadeza y pequeñez quizás uno de los más notables.

Por lo que se refiere en particular a los dispositivos estructurales ofrecidos por las *hojas* para la absorción de agua líquida, consignaremos, de un modo especial, que casi siempre se trata de formaciones tricomáticas más o menos complicadas (*Saughaare* y *Saugschuppen* de los autores alemanes), mientras que en *Selaginella* el aparato absorbente que hemos estudiado no tiene nada que ver morfológicamente con los tricomas.

CONCLUSIONES

1.ª La epidermis de las hojas de *Selaginella Martensi* y *Selaginella Kraussiana*, y probablemente también de otras muchas especies del género, ofrece un sinnúmero de diminutas fositas intercelulares formadas por la separación local de las membranas laterales de sus células.

2.ª Estas fositas no comunican ni con el interior de las células epidérmicas ni con los meatos intercelulares del mesofilo. La epidermis, por tanto, no es porosa.

3.ª Fisiológicamente estas fositas sirven para retener por capilaridad las gotas de agua que caigan sobre las hojas. Las paredes de esas fositas, que carecen de cutícula, absorben por osmosis el agua retenida por capilaridad en ellas.

4.ª En la ecología de las *Selaginella*, sobre todo en la de ciertas especies de régimen extremo, este sistema absorbente debe jugar, en unión de la lígula, un papel muy importante.

5.ª Este aparato absorbente de *Selaginella* es por completo diferente de los observados en los órganos aéreos de todas las demás plantas, y constituye, por lo tanto, un dispositivo enteramente nuevo para esa función.

LITERATURA CITADA

1. Burgerstein (A.): «Die Transpiration der Pflanzen.» Jena, 1904.
2. Cunningham (D. D.): «The causes of fluctuations in turgescence in the motor organs of leaves.» *Ann. of the Royal Botanic Garden.* Calcutta, vol. VI, part 1, 1895.
3. Gibson (R. J. Harvey): «Contributions towards a knowledge of the Anatomy of the Genus *Selaginella* Spr.» *Ann. of Bot.*, vol. XI núm. 41, 1897.
4. Goebel (K.): «Pflanzenbiologische Schilderungen.» I. Theil, Marburg, 1889.
5. — «Organographie der Pflanzen.» *2. Auf. II. Teil.* Jena, 1915-1918
6. Haberlandt (G.): «Die Chlorophyllkörper der Selaginellen.» *Flora,* Bd. 71, 1888.
7. — «Physiologische Pflanzenanatomie.» *6. Auf.* Leipzig, 1924.
8. Kny (L.): «Ueber die Anpassung von Pflanzen gemässigter Klimate an die Aufnahme tropfbar-flüssigen Wassers durch oberirdische Organe.» Comunicación presentada en la *59 Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte,* 1886. Referate en *Bot. Centr.*, Bd. XXVIII, 1886.
9 — «Ueber die Aufnahme tropfbar-flüssigen Wassers durch winterlich entlaubte Zweige von Holzgewächsen.» *Ber. d. Deut Bot. Ges.*, 1895.
10. Lundström (A.): «Pflanzenbiologische Studien. I. Die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Thau.» Upsala, 1884.
11. Madrid Moreno (J.): «El método tano-argéntico en histología vegetal.» *Bol. de la R. Soc. Esp. de Hist. Nat.*, tomo XVII, 1917.
12. Mez (C.): «Physiologische Bromeliaceen-Studien. I. Die Wasseröconomie der extrem-atmosphärischen Tillandsien.» *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XL, 1904.
13. Schilling (A. J.) «Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen.» *Flora*, Bd. 78, 1894.

14. SCHIMPER (A. F. W.): «Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens.» *Bot. Centr.*, Bd. XVII, 1884.

15. — «Die epiphytische Vegetation Americas.» *Bot. Mittheilungen aus den Tropen.* Heft II. Jena, 1888.

16. SEYD (W.): «Zur Biologie von *Selaginella.*» *Diss.* Jena, 1910.

17. STEINBRINCK (C.): «Einführende Versuche zur Cohäsionsmechanik von Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über den Saugmechanismus der Wasserabsorbierenden Haare von Bromeliaceen.» *Flora,* Bd. 94, 1905.

18. SUESSENGUTH (K.); «Ueber den tagesperiodischen Farbwechsel von *Selaginella serpens* Spring.» *Biol. Centr.*, Bd. 43, 1923.

19. VOLKENS (G.): «Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen dargestellt.» Berlin, 1887.

20. WIESNER (J.): «Studien über das Welken von Blüten und Laubsprossen. Ein Beitrag zur Lehre von der Wasseraufnahme, Saftleitung und Transpiration der Pflanzen.» *Sitzber. Kais. Akad. d. Wiss.*, Bd. 86. Wien, 1882.

21. WILLE (N.): «Kritische Studien über die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Thau.» *Beiträge zur Biologie der Pflanzen de Cohn.* Bd. IV, Heft 3. 1887.

Se han publicado dos extensos referates de conjunto sobre las investigaciones relativas a la absorción de agua por las hojas de las plantas, uno de ellos por OSTERWALD en 1866, el otro por BURGERSTEIN en 1891. Ambos me son conocidos únicamente por referencias.