

ESTUDIO HISTOLOGICO DE AGALLAS INDUCIDAS POR ARTROPODOS EN ALGUNAS ESPECIES DE COMPOSITAE⁽¹⁾

II. AGALLAS EN HOJAS

Eucariz Villazón de Pinzón (2)

RESUMEN

En el presente trabajo se analizan las alteraciones tisulares de las hojas con agallas de tres especies de Compositae. Este estudio fue realizado mediante cortes histológicos (secciones transversales) de las hojas, con el fin de determinar los cambios morfológicos de las células cigidianas con relación a los tejidos que constituyen el órgano sano de la planta. Se observó un aumento desmesurado en el número de capas celulares del parénquima esponjoso (hiperplasia), las cuales se disponen principalmente alrededor de la cavidad larvaria para formar el tejido que servirá de alimento al parásito.

INTRODUCCION

Cuando las plantas superiores son estimuladas por agentes parasitarios, reaccionan desarrollando engrosamientos (hipertrofia del órgano) llamados "agallas o cecidios". Algunos autores diagnostican las agallas como un medio de defensa o de resistencia empleado por la planta contra el inductor; sin embargo, parece que el parásito utiliza la planta porque allí encuentra un sitio favorable para alimentarse y protegerse durante su ciclo vital.

En las hojas, las agallas suelen formarse en los márgenes superior e inferior, nervaduras central y secundarias, el limbo y el pecíolo; es decir, cualquier parte de la hoja es susceptible al desarrollo de estas malformaciones.

(1) Este trabajo forma parte del Proyecto "Estudio de Tumores y Agallas en Plantas" financiado por COLCIENCIAS y Universidad Nacional de Colombia.

(2) Profesora Asistente. Departamento de Biología - Universidad Nacional. A.A. 23227 Bogotá.

Según Paez (1984), los Artrópodos son los mayores inductores de agallas, especialmente las clases Arachnida e Insecta, por su fácil adaptación a todos los ambientes y nichos ecológicos.

West y Shorthouse (1982) concluyeron, al estudiar la morfología de las agallas del abeto, inducidas por un díptero, que el insecto se convierte en un nuevo organizador de los tejidos vegetales, y solamente el insecto inductor se beneficia con esta asociación, obteniendo alimento, protección y un ambiente húmedo, mientras que la planta experimenta cambios estructurales y fisiológicos.

Thomsen (1975) realizó estudios histológicos comparativos de una hoja sana y una hoja con agallas de *Tilia platyphyllea*, valiéndose de métodos histoquímicos y de microscopía electrónica, y concluyó que la agalla adulta no desarrolla ni mesófilo ni estomas, pero, a diferencia de la hoja sana, en la hoja con agallas el tejido de soporte es más abundante y menos especializado.

En Colombia, Núñez (1975) observó pequeñas agallas en hojas de perales, producidas por un ácaro, el cual causa necrosis en los tejidos de las hojas afectadas. Posada (1981), reporta agallas en hojas de guanábanos encontradas también por Urueta (1983). Orozco y Sánchez (1978) realizaron estudios histológicos de agallas en plántulas de cebada, donde en los primeros estadios de la formación de la agalla hay desplazamiento del sistema vascular con deformación de las células; en agallas más desarrolladas, observaron un aumento en el número de células del floema y xilema, con engrosamientos de las paredes y desorganización completa del parénquima y colénquima.

El presente artículo describe y analiza la histología de las agallas en las hojas de tres especies de Compositae.

MATERIAL Y METODOS

Las hojas del material vegetal seleccionado para este estudio y colecionado en los alrededores de Sopó, Nilo, Bojacá y Guasca (Cundinamarca) entre 2.500 y 2.700 m. s.n.m., se cortaron en piezas pequeñas y se fijaron en FAA (formol-alcohol-ácido acético). La inclusión se realizó en parafina, previa deshidratación en alcoholos seriados; a continuación se hicieron micropreparados en secciones transversales de 10 y 12 micras de espesor, tanto de hojas sanas como de hojas con agallas, y se colorearon con Safranina-fast-green.

RESULTADOS

El material procesado en las especies *Baccharis latifolia* (R. & P.) Persoon, *Baccharis macrantha* y *Baccharis nitida* (R & P.) Persoon, permite presentar los resultados que a continuación se analizan.

1. *Baccharis latifolia*

El estudio histológico del corte transversal de una hoja sana de *B. latifolia* (Fig. 1A) muestra la epidermis superior cubierta por una cutícula muy delgada. Esta epidermis está formada por células tabulares ligeramente redondeadas, algunas con un núcleo central. El parénquima de empalizada, inmediatamente debajo de la epidermis superior, se caracteriza por poseer células alargadas de paredes delgadas, estrechamente unidas y con abundantes cloroplastos. Las células se disponen en dos o tres capas y algunas presentan formas redondeadas. A continuación, se observa el parénquima

esponjoso con pocas capas de células de forma poliédrica, que se intercalan entre los haces vasculares de las nervaduras laterales de la hoja. Estos haces son pequeños, pero normales en sus elementos constitutivos. Por último, la epidermis inferior presenta células pequeñas y ligeramente redondeadas, los estomas se observan cerrados y algunos tricomas multicelulares se proyectan en la epidermis.

El estudio histológico comparativo del corte de hoja con agallas permite establecer diferencias con el corte de hoja sana (Figs. 1B, 1C, y 1D). La epidermis superior presenta células ligeramente alargadas, con amplio lumen celular, y los estomas aparecen hipertrofiados. El parénquima de empalizada se encuentra formado por células grandes muy unidas y con abundantes cloroplastos. El parénquima esponjoso se hiperplasia aumentando el número de capas celulares y rodeando la cavidad larvaria. Este tejido es homogéneo, no presenta diferenciación, las células están muy unidas, con bastantes plastidios y con el núcleo adosado a las paredes. Las células que están cerca a la epidermis inferior son grandes y alargadas, tienen un núcleo de extremos pungiagudos y un nucleolo prominente (hipertrofia nucleolar). Las células de la epidermis inferior, incluyendo los estomas, presentan ligera hipertrofia.

La cavidad larvaria está rodeada internamente por una especie de tejido epidérmico necrosado en algunos sitios (Fig. 1B). Alrededor de esta cavidad se observa el "tejido nutricial" del artrópodo (Meyer y Maresquelle 1983), formado por cuatro capas de células estrechamente unidas, con gran contenido citoplasmático, abundantes plastidios que parecen estar fusionados, núcleo central con un gran nucleolo rodeado de un halo claro.

Las células del parénquima esponjoso en el lugar de la cavidad, pierden su morfología característica, y presentan gran cantidad de plastidios en su interior. En los sitios donde no hay cavidad, los tejidos aparecen normales, incluyendo los haces vasculares correspondientes a las nervaduras secundarias. Debido a que el parásito se localiza en el mesófilo, específicamente en el parénquima esponjoso, es este tejido el que presenta alteraciones morfológicas con poca diferenciación, pero homogéneo en su estructura celular y sin espacios intercelulares.

En la Fig. 1B se observa la formación de dos cavidades larvarias localizadas en el mesófilo de la hoja, alrededor de las cavidades aparecen los elementos de los vasos disociados y desorganizados.

Las figuras 1B - 1D muestran la morfología compleja y asimétrica del tejido de la agalla, influenciada, seguramente, por las secreciones del artrópodo, demostrando así la hiperactividad fisiológica de la planta.

2. *Baccharis macrantha*

Histológicamente, el corte transversal de una hoja sana (Fig. 2A) muestra la epidermis ondulada, constituida por una capa de células recubierta externamente por una cutícula delgada. Estas células epidérmicas tienen forma tabular y están estrechamente unidas; algunas contienen escasos cloroplastos y un núcleo con su respectivo nucleolo. El mesófilo está constituido por un parénquima de empalizada formado por células alargadas con abundantes cloroplastos y pocos espacios intercelulares. Este tejido de empalizada se encuentra generalmente formado por dos capas celulares y a veces hasta tres. Por ser una hoja isolateral, el parénquima de empalizada se presenta en los dos lados de la hoja.

El parénquima esponjoso es escaso y se encuentra principalmente rodeando los haces vasculares de las nervaduras, con pocos espacios inter-

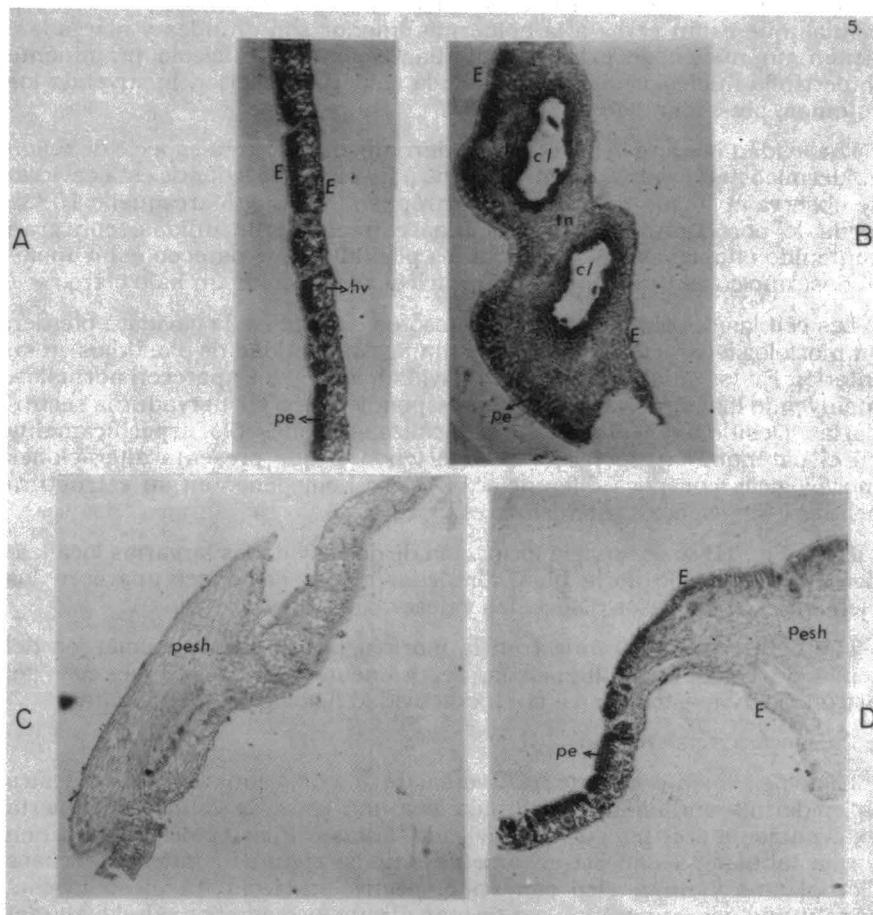


Fig. 1. *Baccharis latifolia* (R. & P.) Persoon

A: Corte transversal de hoja sana.- B, C y D: Corte transversal de hoja con agallas. Obsérvese la modificación de los tejidos para formar la cavidad larvaria, afectando el mesófilo. E= epidermis, pe= parénquima de empalizada, pesh= parénquima esponjoso que se hiperplasia, hv= haz vascular, tn= tejido nutricional, cl= cavidad larvaria.

celulares. Los haces vasculares correspondientes a las nervaduras secundarias se observan normales y distribuidos ordenadamente. La morfología de las células de la epidermis inferior es parecida a la de la epidermis superior; en ambas capas epidermales se observan estomas con células oclusivas de paredes engrosadas.

Los cambios histológicos en la hoja con agallas (Fig. 2B) se inician en la zona externa del corte transversal, donde la epidermis es muy ondulada y los tricomas multicelulares; sin embargo, las ondulaciones se presentan tanto en la epidermis superior como en la inferior. Los estomas, que en este corte parasitado son más abundantes, tienen sus paredes engrosadas y generalmente se encuentran con las células oclusivas abiertas. Por lo demás, las células epidérmicas presentan ligera hipertrofia y se encuentran recubiertas por una cutícula delgada; algunas células epidérmicas presentan dos núcleos, posiblemente por la hipertrofia celular. Las células del parénquima de empalizada muestran pocas modificaciones con respecto a las de la hoja normal; en general conservan su forma alargada con sus cloroplastos adosados a las paredes y ordenados en hileras, con pocos espacios intercelulares, debido a la hiperplasia del tejido. Las células del parénquima esponjoso parecen que sufren hiperplasia para formar el "tejido nutricial"; luego, algunas de ellas se agrandan e hipertrofian notoriamente y terminan desintegrándose por lisis tisular para formar la cavidad larvaria. Algunos haces conductores correspondientes a las nervaduras secundarias se desintegran y desorganizan; principalmente se nota la parenquimatisación en la vaina de los haces y, la significación de los vasos del xilema. La nervadura central permanece normal en su organización tisular, ya que el parásito afecta principalmente el mesófilo, siendo el parénquima esponjoso el sitio escogido para formar la cavidad. (Fig. 2B).

Las células del parénquima de empalizada que bordean la cavidad internamente, terminan con sus extremos engrosados y significados; otras células del mismo tejido se acortan y redondean adquiriendo una forma abombada que sobresale dentro de la cavidad larvaria (Fig 2B). Los elementos de los haces conductores que se disocian y desorganizan, se localizan alrededor de la cavidad larvaria o debajo de la epidermis.

3. *Baccharis nitida*

La histología de este corte de hoja normal (Fig. 3A) muestra la epidermis formada por células tabulares y algunas ligeramente redondeadas, con escaso citoplasma y recubiertas externamente por una cutícula delgada. A continuación se encuentra el mesófilo constituido por el parénquima de empalizada y el parénquima esponjoso. El parénquima de empalizada está formado por células alargadas con bastantes cloroplastos. El parénquima esponjoso, formado por pocas células, se encuentra principalmente alrededor de los haces vasculares que conforman las nervaduras laterales; estos haces no son muy compactos en la constitución de sus tejidos. Las células de la epidermis inferior son de forma tabular y algunas presentan un núcleo con su respectivo núcleolo.

La epidermis en el corte de hojas con agallas (Fig. 3B) posee células grandes con paredes lignificadas. El parénquima de empalizada también presenta células hipertrofiadas, sin cloroplastos; estas células adquieren una forma redondeada y se agrandan notablemente.

El parénquima esponjoso, con respecto al normal, se hiperplasia, las células se agrandan y dejan pocos espacios intercelulares. Los haces vasculares, con escasos elementos, presentan necrosis tisular.

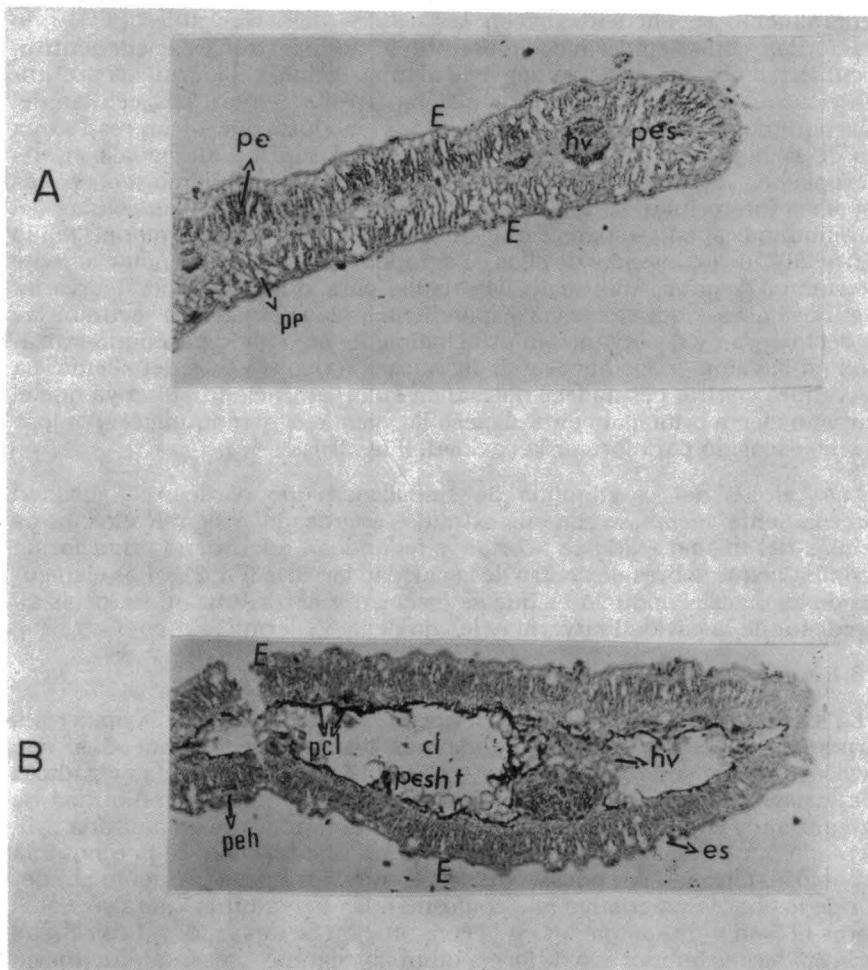


Fig. 2. *Baccharis macrantha* HBK.

A: Corte transversal de hoja sana.- B: Corte transversal de hoja con agallas. Obsérvese la hiperplasia del parénquima de empalizada, la lignificación de las células que bordean internamente la cavidad y la hipertrofia del parénquima esponjoso que se desintegra por lisis tisular. E= Epidermis, es= estomas, pe= parénquima de empalizada, peh= parénquima de empalizada que se hiperplasia, pes= parénquima esponjoso, pesht= parénquima esponjoso que se hipertrofia, hv= haz vascular, cl= cavidad larvaria, pcl= paredes celulares lignificadas.

En general, todos los tejidos foliares aparecen necrosados, algunos lignificados, incluyendo las nervaduras central y secundarias (Fig. 3B).

Las alteraciones se observan en la mitad de la lámina foliar; en la otra mitad, los tejidos conservan su morfología más o menos normal, con ligera hiperplasia y escasa hipertrofia celular.

DISCUSION

Las tres especies de Compositae con agallas en las hojas, aquí analizadas, presentan histología diferente. Tal como se observa en las Figuras 1B - 1D, *B. latifolia* desarrolla una hiperplasia del mesófilo, específicamente en el parénquima esponjoso, que se convierte en un tejido constituido por células estrechamente unidas, con gran contenido citoplasmático y abundantes gránulos (posiblemente de almidón); el núcleo de estas células presenta extremos puntiagudos y un nucleolo de gran tamaño.

La morfología que adoptan los tejidos de la agalla en esta hoja (*B. latifolia*) es distinta y más compleja respecto a las otras dos especies estudiadas. Es así como se observa que, rodeando la cavidad larvaria, el parénquima esponjoso pierde su morfología y se convierte en el tejido nutricial del parásito. Este tejido está formado por varias capas de un parénquima indiferenciado, producto de la hiperactividad mitótica inducida por la larva del artrópodo cuando comienza a alimentarse. Así mismo y, de acuerdo a las observaciones de Westland y Shorthouse (1982), la proliferación celular cerca del sitio de alimentación hace que la larva permanezca encerrada dentro de los tejidos de la hoja (mesófilo), formándose así la cavidad o cavidades larvarias que alojarán al artrópodo durante su desarrollo. Además, los haces vasculares con pocos elementos celulares se disocian y distribuyen alrededor de la cavidad larvaria.

Siguiendo la clasificación de Küster (1930) citada por Meyer y Maresquelle (1983), los rasgos histológicos de esta malformación vegetal corresponden a una agalla prosoplasmática (Figuras 1B - 1D).

La figura 2B muestra claramente que *B. macrantha* inicia sus alteraciones tisulares en la epidermis, con sus abundantes estomas de paredes engrosadas; la mayoría de éstos presentan las células oclusivas abiertas debido a que, frecuentemente, estas células se hinchan y pierden su capacidad de cerrarse, de tal manera que el estoma permanece con los poros abiertos; observación que concuerda con las realizadas por Mani (1964).

En esta agalla, como en la anterior, la larva del artrópodo se localiza en el mesófilo de la hoja, principalmente en el parénquima esponjoso, donde las células se hipertrofian y, paulatinamente se desintegran por lisis tisular dando así origen a la cavidad larvaria. El parénquima de empalizada, a ambos lados de la hoja, sufre cambios debido a la hipertrofia y lignificación de los extremos de las células que bordean la cavidad (Fig. 2B).

El tercer caso estudiado corresponde a *Baccharis nitida* donde se observa (Fig. 3C) hipertrofia generalizada de las células en todos los tejidos. A diferencia de *B. latifolia* y *B. macrantha*, en esta planta los tejidos cecidianos se necrosan y lignifican y, por lo tanto, no hay lugar a la formación de una cavidad larvaria. (Fig. 3C).

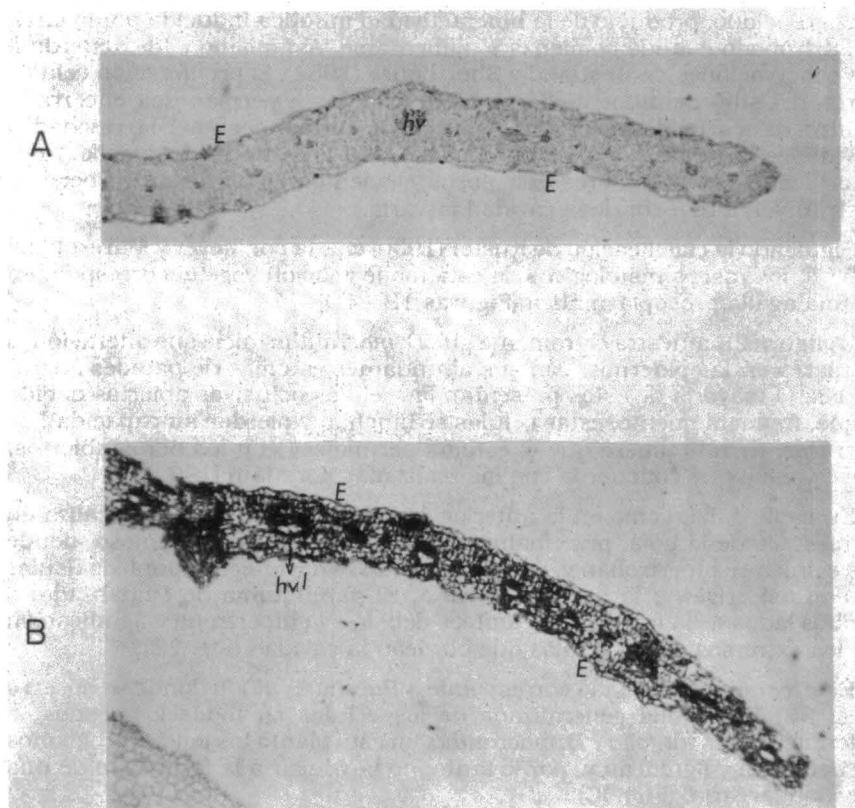


Fig. 3. *Baccharis nitida* (R. & P.) Persoon.

A: Corte transversal de hoja sana.- B: Corte transversal de hoja con agallas presentando necrosis y lignificación tisular. E= epidermis, hv= haz vascular, hvl= haz vascular lignificado.

CONCLUSIONES

Los resultados del presente estudio histológico en agallas foliares permiten establecer las siguientes conclusiones:

- La proliferación celular aumenta en los tejidos del órgano afectado de la planta, cuando la larva comienza a succionar el contenido citoplasmático.
- La morfología y diferenciación de los tejidos cicidianos, al igual que la cavidad larvaria, difieren según el estado evolutivo de la agalla.
- La necrosis y lisis de los tejidos vegetales no se observó en las agallas estudiadas.

BIBLIOGRAFIA

MANI, M.S. 1964. Ecology of plant galls. Dr. W. Junk Publishers, the Hague. 434 pp.

MEYER, J. et H.K. MARESQUELLE. 1983. Anatomie des galles. Gebrüder Berlin. Stuttgart 662 pp.

NUÑEZ, L. 1975. Acaros en perales. Notas y Noticias Entomológicas, marzo p.2.

OROZCO, C.L. y de L.C. SANCHEZ. 1978. Estudios histológicos de las agallas de cebada (*Hordeum vulgare* L.) producidas por el saltahojas *Cicadulina pastusae*. Fitopatología Colombiana 7 (2): 137.

PAEZ, E. M. 1984. Agallas en Plantas. Conceptos Básicos y Revisión Bibliográfica. Monografía Univ. Nacional 318 pp.

POSADA, J. 1981. Acaros en guanábano. Notas y Noticias Entomológicas, enero-febrero p.1.

THOMSEN, J. 1975. Development and histology of galls on *Tilia platyphyllo* caused by *Eriophyes tiliae tiliae*. Bot. Tidsskr 69 (4): 262-270.

URUETA, S.E. 1983. Agallas en guanábano. Notas y noticias Entomológicas, enero-febrero p.12.

WEST, R.J. and J.D. SHORTHOUSE. 1982. Morphology of the balsam fir needle gall induced by the midge *Paradiplosis tumifex* (Diptera: Cecidomyiidae). Can. J. Bot. 60: 131-140.