

Nuevo método para la interpretación ontogénica de tallos con variantes cambiales

Cabanillas, Pablo Alejandro

Cátedra de Morfología Vegetal, FCNyM, UNLP. Paseo del bosque s/nro., (1900) La Plata, Argentina. Becario CIC (Prov. Bs. As.). LIMAD. Autor correspondiente: cabanillaspablo@gmail.com

► **Resumen** — Cabanillas P. A. 2016. "Nuevo método para la interpretación ontogénica de tallos con variantes cambiales". *Lilloa* 53 (2). El presente aporte tiene por objetivo proponer un método para la generación de hipótesis sobre la ontogenia de tallos con variantes cambiales. En primer lugar se introduce la temática de los tallos con variantes cambiales. Se revisan los principales procesos de producción y modificación de los tejidos del tallo: División celular asociada y no asociada a meristemas; Aumento de tamaño, incluido el crecimiento intrusivo; Colapso de células; Reabsorción de la laminilla media (lisisgénesis); y Diferenciación, incluida la muerte celular programada. A continuación se consignan los principios fundamentales de la estratigrafía (Principios de continuidad lateral, horizontalidad original, superposición, inclusión, relaciones de corte y simultaneidad de eventos) y se los adapta a la interpretación de tallos con variantes cambiales (Principios de coetaneidad lateral, concentricidad original, acreción, relaciones de corte y simultaneidad de eventos). Por último, se propone un nuevo sistema de representación gráfica de la ontogenia denominada *perfil ontogenético*.

Palabras clave: Desarrollo; Ontogenia; Reconstrucción fósil; Variantes cambiales.

► **Abstract** — Cabanillas P. A. 2016. "New method for the ontogenetic interpretation of stems with cambial variants". *Lilloa* 53 (2). In this contribution is proposed a method for generating hypotheses on the ontogeny of stems with cambial variants. First, the topic of stems with cambial variants are summarized. Then the main production and modifying processes of the stem tissues are reviewed: Cell Division associated and non-associated to meristems; Enlargement, including the intrusive growth; Collapse of cells; Reabsorption of middle lamella (lysisgenesis); and Differentiation, including programmed cell death. The fundamental principles of stratigraphy (Principles of lateral continuity, original horizontality, superposition, inclusion, cross-cutting relationships and simultaneity of events) are summarized and they are adapted to the interpretation of stems with cambial variants (Principles of lateral contemporaneity, original concentricity, accretion, cross-cutting relationships and simultaneity of events). Finally, a new system of graphical representation of ontogeny called *ontogenetic profile* is proposed.

Keywords: Cambial variants; Development; Fossil reconstruction; Ontogeny.

INTRODUCCIÓN

El desarrollo de tejidos vasculares secundarios ha sido registrado en tres grandes linajes de plantas vasculares: licopodiópsidas arborescentes, esfenópsidas y lignofitas (Spicer y Groover, 2010; Prislán *et al.*, 2013). Entre las lignofitas, las monocotiledóneas y algunos grupos de dicotiledóneas han perdido, en términos evolutivos, la capacidad de generar crecimiento secundario. Sin embargo, éste se ha desarrollado de forma secundaria, en al menos ocho grupos (Spicer y

Groover, 2010). En todos los casos el meristema responsable es denominado *cámbium vascular*. Por regla general, se desarrolla un único *cámbium* continuo, de contorno circular, que genera series radiales de tejidos vasculares organizados en un sistema axial y uno radial (Carlquist, 1988; Romberger *et al.*, 1993). El *cámbium* puede producir tejidos sólo en la cara interna (unifacial) en licopodiópsidas y esfenópsidas, o bien tanto en la cara interna como en la externa (bifacial) en lignofitas (Spicer y Groover, 2010; Prislán *et al.*, 2013).

Las lignofitas presentan una gran diversidad de patrones anatómicos que se alejan del

esquema típico denominados *variantes cambiales* como por ejemplo cámbium sucesivos, xilema fisurado, cuñas de floema, múltiples cilindros vasculares, entre otros. Una misma variante cambial puede desarrollarse a través de varias secuencias ontogenéticas diferentes, que pueden diferir tanto en los procesos como en la magnitud y el arreglo temporal de los mismos (Metcalf y Chalk, 1983; Carlquist, 1988; Angyalossy *et al.*, 2012). La interpretación de los procesos ontogenéticos asociados a la formación de una variante cambial puede ser, por lo tanto, muy dificultosa.

Los geólogos se enfrentan a un problema similar al momento de interpretar la historia de cuerpos complejos de roca. Sin embargo, la estratigrafía tiene una metodología explícita que consiste en (1) relevar las relaciones espaciales de los cuerpos de roca; (2) ordenar los diferentes eventos geológicos en una secuencia histórica (cronología relativa), mediante la aplicación sistemática de una serie de principios; y (3) construir un gráfico idealizado (columna estratigráfica) de la historia de los cuerpos de roca. Por el contrario, las hipótesis sobre el desarrollo de una estructura vegetal anatómicamente compleja se construyen sin ningún método explícito, lo cual conlleva el riesgo implícito de una interpretación sesgada (Behrensmeyer *et al.*, 2000).

El presente aporte tiene por objetivo proponer un método para la generación de hipótesis sobre la ontogenia de tallos con variantes cambiales basado en la adaptación de la metodología estratigráfica. Para ello primero se analiza la acción de los principales procesos que condicionan la estructura del tallo, luego se consignan la metodología para interpretación histórica de cuerpos de roca y por último se propone una metodología de interpretación histórica de estructuras vegetales.

PROCESOS QUE MODELAN EL TALLO

Los seres vivos son entidades históricas ya que cada uno de sus estados está condicio-

nado, aunque no determinado, por sus estados previos. El estado de un ser vivo está definido por sus partes y las relaciones entre ellas. Cada una de estas partes es producida o modificada en un momento y entorno dados, que no determinan los cambios pero pueden ser sus disparadores. A su vez, el entorno no es una entidad independiente del ser vivo, si no que por el contrario es definido por la actividad del organismo en el ambiente físico (von Bertalanffy, 1976; Maturana y Varela 1994; Virgo, 2011). En este sentido el cuerpo de un organismo conserva, al menos en parte, información sobre los sucesivos estados por los que pasó el organismo. De este modo el análisis morfo-anatómico de un organismo permite entender su historia de vida (Fernández López, 2000).

Las plantas actuales pueden ser estudiadas de muy diversos modos y en consonancia la información disponible es abundante y diversa. Por el contrario, los fósiles vegetales conservan de forma prioritaria información morfo-anatómica. La mayor parte de la información fisiológica y ontogenética debe ser inferida a partir de la morfología (Greenwood, 1991; Behrensmeyer *et al.*, 2000).

Las auxinas son uno de los principales factores hormonales que condicionan la anatomía del tallo, en especial de los tejidos vasculares (Finet y Jaillais, 2012). El flujo polar de auxinas en las lignofitas actuales produce un patrón anatómico característico en el cual los elementos vasculares se ordenan en espiral. La presencia de patrones espirales en los nudos de *Callixylon whiteanum*† Arnold (= *Archaeopteris*†) es considerada prueba de que las primeras lignofitas presentaban flujo polar de auxinas (Rothwell y Lev-Yadún, 2005).

De lo anterior puede derivarse que los procesos ontogenéticos actuales y pasados son comparables y que, por lo tanto, la anatomía caulinar en las lignofitas actuales y extintas es regulada por procesos ontogenéticos comparables (Gould, 1965). En este sentido, el actualismo es un marco de referencia válido para este tipo de estudios.

Las plantas son organismos modulares y

de crecimiento abierto cuyas etapas ontogénicas se producen en secuencias no preestablecidas. Esto es particularmente notorio en las plantas trepadoras, cuyos vástagos pueden crecer de modo erecto, epiclino, rastro o incluso descendente, según la calidad y distribución de la luz y las estructuras circundantes (Cremers, 1974; Isnard y Silk, 2009; Cabanillas y Hurrell, 2012). Las trepadoras pueden presentar estas etapas de modo sucesivo, simultáneo o también reiterativo a lo largo de su ontogenia (ver figuras en Cremers, 1974).

La generación o modificación de la estructura caular de una planta vascular (lignofita) puede ocurrir por diversos procesos: división celular, diferenciación, aumento de tamaño y colapso. El texto de esta sección se realizó en base a los textos de Metcalfe y Chalk (1983), Carlquist (1988), Esau (1993), Romberger *et al* (1993) y Evert (2006), a excepción que se aclare lo contrario.

DIVISIÓN CELULAR

La división mitótica aporta nuevas células a una estructura, aunque no modifica su geometría por sí misma. Las divisiones pueden producirse asociadas o no a un meristema.

División celular asociada a meristemas.— Un meristema es un tejido relacionado principalmente con la síntesis protoplasmática y la formación de nuevas células por división, en este sentido puede considerarse un tejido especializado en la proliferación. Los meristemas están compuestos por células iniciales que mantienen su identidad y dan origen a nuevas células, y de células derivadas que se diferencian. Si bien presentan diferencias ultrestructurales, las células iniciales y las derivadas son potencialmente iguales pero su desarrollo posterior está especificado por su posición (Prislan *et al.*, 2013).

El patrón de división en un meristema puede producirse en varias direcciones (crecimiento en volumen), principalmente en sentido anticlinal (crecimiento superficial) o bien en sentido periclinal (crecimiento en grosor) que produce un patrón de series radiales. Los tallos pueden incluir tanto tejidos

primarios como secundarios derivados de una gran diversidad de meristemas.

Los meristemas laterales son los principales implicados en el crecimiento en grosor en las plantas vasculares, sin embargo los meristemas primarios pueden también aportar cantidades importantes de tejidos. Los meristemas laterales pueden producir tejidos vasculares o corticales o ambos. Por lo general, los tejidos secundarios están organizados en series radiales y en el caso de los tejidos vasculares presentan un sistema radial y uno axial, si bien algunas plantas presentan tejidos vasculares secundarios formados exclusivamente por sistema axial.

Los meristemas que producen exclusivamente tejidos vasculares primarios (proto- y meta- xilema y floema) pueden originarse de modo directo de los meristemas apicales (*procámbium*) o bien por rediferenciación de tejidos parenquimáticos (*prodesmógeno*). Asimismo, los meristemas que producen solo tejidos vasculares secundarios (xilema y floema secundarios) pueden originarse de diversos modos. El *cámbium* se origina en parte del *procámbium* y en parte por rediferenciación de parénquima interfascicular en el tallo y del periciclo en la raíz. De modo similar el *cámbium desmógeno* se origina en parte del *prodesmógeno* y en parte por rediferenciación de parénquima. Por otro lado los llamados *neocambia* son meristemas vasculares que se originan exclusivamente por rediferenciación de parénquima.

Otros meristemas producen tejidos tanto vasculares como corticales. El *meristema de engrosamiento primario* se origina por rediferenciación de parénquima cortical primario y produce escaso parénquima hacia ambos lados (centrípeto y centrífugo). El parénquima centrípeto se referencia en haces *prodesmógenos* y más tarde en *cámbium desmógeno*. El *meristemas de engrosamiento secundario*, a veces denominado *cámbiumes*, se origina por rediferenciación de parénquima cortical primario y produce parénquima centrífugo y parénquima y haces vasculares primarios centrípetos.

Los tejidos situados por fuera del *cámbium* (por ejemplo floema secundario, corte-

za primaria, peridermis) están sometidos a tensión a causa de la actividad centrípeta del mismo. Estos tejidos pueden acomodar la tensión acumulada mediante la proliferación asociada o no a un meristema. No es raro que los radios del floema acomoden esta tensión a través de proliferación, que en algunos casos se produce mediante un meristema originado por rediferenciación del parénquima radial y a su vez produce parénquima floemático ordenado en el sentido de la tensión. Éste es denominado *meristema radial del floema*.

Por último, el *felógeno* está ordenado en series radiales y produce tejidos corticales secundarios centrípetos (*felodermis*) y tejidos de recubrimiento hacia el exterior (*felema* o *súber*). Estos meristemas pueden originarse por rediferenciación de diversos parénquimas de posición periférica (epidermis, corteza primaria, floema, incluso corteza secundaria).

En algunos casos, una sección del cámbium se diferencia más tarde que el resto del meristema, de modo tal que queda inmersa en tejidos más diferenciados. Esta sección de cámbium puede proliferar y generar tejidos vasculares centrípetos y centrífugos; o bien puede diferenciarse por completo en tejidos vasculares o parénquima, sin presentar una etapa de proliferación. Un proceso similar se observa en los meristemoides que dan origen a parte del aparato estomático, por analogía se propone el término *meristemoides cambiales* para estos segmentos de cámbium cuyo desarrollo es posterior al del resto del meristema. Estos meristemoides cambiales se producen solo de modo centrípeta y pueden diferenciarse tanto en floema (variante cambial *floema incluso*) como en xilema secundarios.

División celular no asociada a un meristema.— Toda célula tiene la capacidad de generar nuevas células, incluso meristemas y hasta una planta completa siempre que se den las condiciones adecuadas. Cuando estas divisiones se producen sin diferenciación clara entre células iniciales y derivadas, se puede hablar de *proliferación difusa*. Diver-

sos contextos pueden disparar la proliferación, por ejemplo el ataque de patógenos, la muerte traumática de células, el estrés mecánico producido tanto por cargas externas como por el propio crecimiento en grosor.

Como ya se mencionó, las tensiones a las que resulta sometido el floema secundario y la corteza primaria a causa del crecimiento en grosor suele disparar la proliferación difusa del parénquima, en el caso del floema el parénquima implicado es por lo general radial.

La proliferación de parénquima por lo general no lignificado se produce por la rediferenciación de otros parénquimas lignificados o no (radial, apotraqueal, medular, entre otros). Es común en varias familias como Malpighiaceae y Fabaceae donde suele asociarse a la formación de la variante cambial *xilema fisurado*.

DIFERENCIACIÓN

Diferenciación es la sucesión de cambios en la estructura y organización de progenies de células a partir de aquellas que le dieron origen. La diferenciación incluye una multiplicidad de procesos, como el depósito de pared primaria y secundaria, la modificación ultraestructural y química de la pared celular, la vacuolización, y hasta la muerte celular programada, en especial en elementos que son funcionales una vez que el protoplasto muere (elementos de vaso, traqueidas, fibras libriformes, entre otras). Las células meristemáticas se consideran «indiferenciadas» mientras que el resto de las células se consideran «diferenciadas». Cuando una célula adquiere una identidad determinada y luego adquiere una identidad meristemática se denomina «desdiferenciación», en referencia a que pierde una cierta diferenciación y retoma un estado indiferenciado. Sin embargo, esta distinción es superflua, ya que las células meristemáticas están especializadas y son producto de un proceso de diferenciación. En este sentido una célula con una identidad cualquiera que se vuelve meristemática pasa por un proceso de *rediferenciación*, en referencia a la adquisición de una nueva identidad diferenciada.

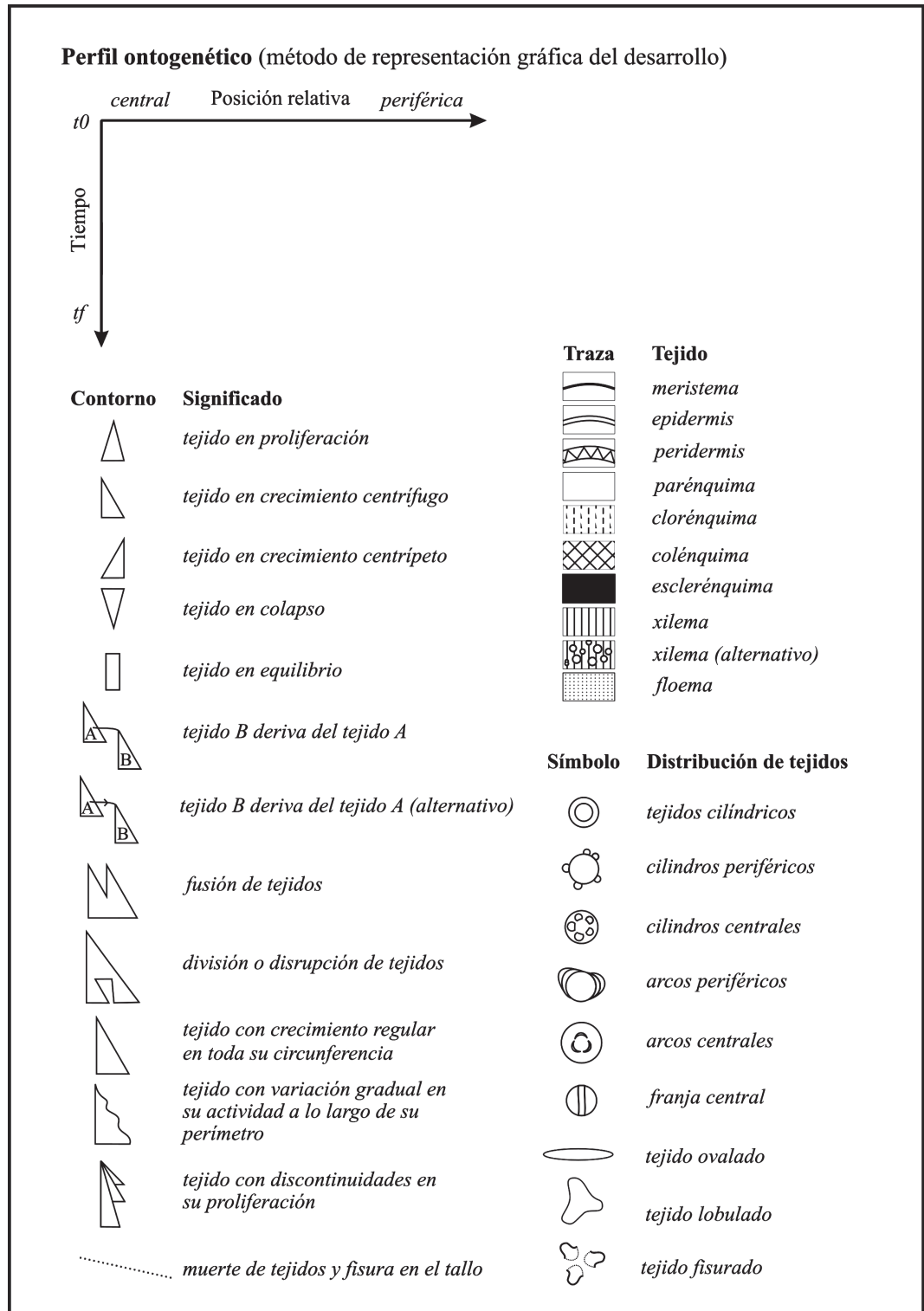


Fig. 1. Método de representación de perfiles ontogénicos: Ejes, trazas de Metcalfe y Chalk (1983) modificadas por Obaton (1960), símbolos y contorno.

La formación de espacios intercelulares se puede producir por destrucción de las células (*lisigénesis*) y/o por separación de las células (*esquizogénesis*) por lo tanto pueden ser entendidos como procesos de diferenciación. La esquizogénesis implica la disolución de la laminilla media y la consiguiente separación de las paredes primarias de ambas células. Este proceso está implicado en la formación de canales secretores, laticíferos, parénquima esponjoso e incluso del crecimiento intrusivo.

AUMENTO DE TAMAÑO

El aumento del tamaño de una célula provoca nuevos ajustes con respecto a las células circundantes. Se han registrado dos tipos de ajustes con respecto al crecimiento de las paredes celulares durante la diferenciación.

En el primer caso, las paredes de las células contiguas no se separan sino que se expanden en conjunto (*crecimiento simplástico*). Es común en órganos en expansión y durante el crecimiento primario.

En el segundo caso, las paredes de las células contiguas se separan, posiblemente por hidrólisis de las sustancias intercelulares y la laminilla media, y la célula en crecimiento ocupa esos espacios (*crecimiento intrusivo*). Es común en la elongación de las iniciales cambiales, las fibras vasculares primarias y secundarias, las traqueidas, los laticíferos y ciertas esclereidas, y en el aumento de diámetro de los elementos de vaso. El crecimiento intrusivo puede ser excepcionalmente intenso, como en ciertas Liliaceae leñosas cuyas traqueidas secundarias se alargan 15 a 40 veces respecto a sus iniciales.

COLAPSO

El crecimiento de ciertos tejidos puede generar compresión que puede producir el colapso de otros tejidos menos resistentes. Un típico ejemplo es el colapso del xilema primario, en especial del protoxilema, e incluso de la médula, por el crecimiento del xilema secundario. Otro ejemplo muy común es el aplastamiento de los tubos cribosos del floema secundario no conductor por la fuer-

za centrífuga ejercida por el agregado de nuevas capas de floema y xilema secundarios así como por la fuerza centrípeta ejercida por el crecimiento de la felodermis.

INTERPRETACIÓN HISTÓRICA DE CUERPOS DE ROCA

La interpretación histórica de los cuerpos complejos de roca es uno de los principales objetivos de la estratigrafía. A fin de establecer un marco lógico para la inferencia de la cronología relativa de un conjunto de cuerpos sólidos, Steno (1669, versión castellana de Sequeiros, 2003) propuso una serie de pautas generales que fueron reformuladas como principios por sus sucesores (Álvarez Muñoz 2004; Brookfield, 2004; Miall, 2016, entre otros):

1) *Principio de continuidad lateral*.— Los cuerpos de roca están limitados por dos planos que son continuos hacia los lados.

2) *Principio de horizontalidad original*.— Los cuerpos de roca se depositan formando superficies aproximadamente horizontales.

3) *Principio de superposición*.— Los cuerpos de roca se depositan sobre un sustrato que siempre es más denso que el cuerpo mismo y, si el sustrato es sólido, su superficie inferior copia el relieve del mismo. En consecuencia, en una sucesión, cada cuerpo rocoso es más joven que el subyacente y más viejo que el suprayacente.

4) *Principios de las relaciones de corte*.— Si un cuerpo de roca corta a otro, entonces el primero es más joven que el segundo.

5) *Principio de inclusión*.— Dados un cuerpo menor incluido dentro de otro mayor. La formación del cuerpo menor es previa a la formación del cuerpo mayor en el que esta incluido.

6) *Principio de simultaneidad de eventos*.— Los eventos que afectan a grandes extensiones geográficas producen efectos que pueden ser observados en diferentes localidades. Estos efectos se consideran *coetáneos*.

En base a estos principios, se establecen uno o más órdenes posibles para los sucesos observados sin detallar el tiempo implicado

en cada uno ni la edad de los mismos, es decir una cronología relativa. Estas cronologías se resumen visualmente como columnas estratigráficas en las que se muestran los diferentes cuerpos de roca apilados en una secuencia idealizada.

INTERPRETACIÓN ONTOGENÉTICA DE TALLOS CON VARIANTES CAMBIALES

El método aquí propuesto para la interpretación ontogenética de tallos con variantes cambiales comprende tres pasos: (1) relevar las relaciones espaciales de los diferentes tejidos y fases celulares; (2) ordenar los diferentes eventos morfogenéticos en una secuencia histórica, mediante la aplicación sistemática de una serie de principios (*Principios anatómicos de interpretación histórica*); y (3) construir un gráfico idealizado (*Perfil ontogenético*) de la historia de vida del tallo.

PRINCIPIOS ANATÓMICOS DE INTERPRETACIÓN HISTÓRICA

Se proponen los siguientes principios que, en conjunto, aplicados a un tallo permiten reconstruir su historia:

1) *Principio de coetaneidad lateral*.— Todas las células que forman una capa originada por un meristema son coetáneas o aproximadamente coetáneas.

2) *Principio de concentricidad original*.— Los tejidos fueron generados en la posición y con el contorno que el meristema tenía en el momento de la formación. Siempre y cuando el meristema sea continuo y la diferenciación de las capas sea coetánea o aproximadamente coetánea.

3) *Principio de acreción*.— Cuanto más cercana está una célula, o una capa de células, del tejido que la originó (por lo general un meristema), más joven es esta célula o capa decélulas. Siempre y cuando el meristema sea continuo y la diferenciación de las capas sea coetánea o aproximadamente coetánea.

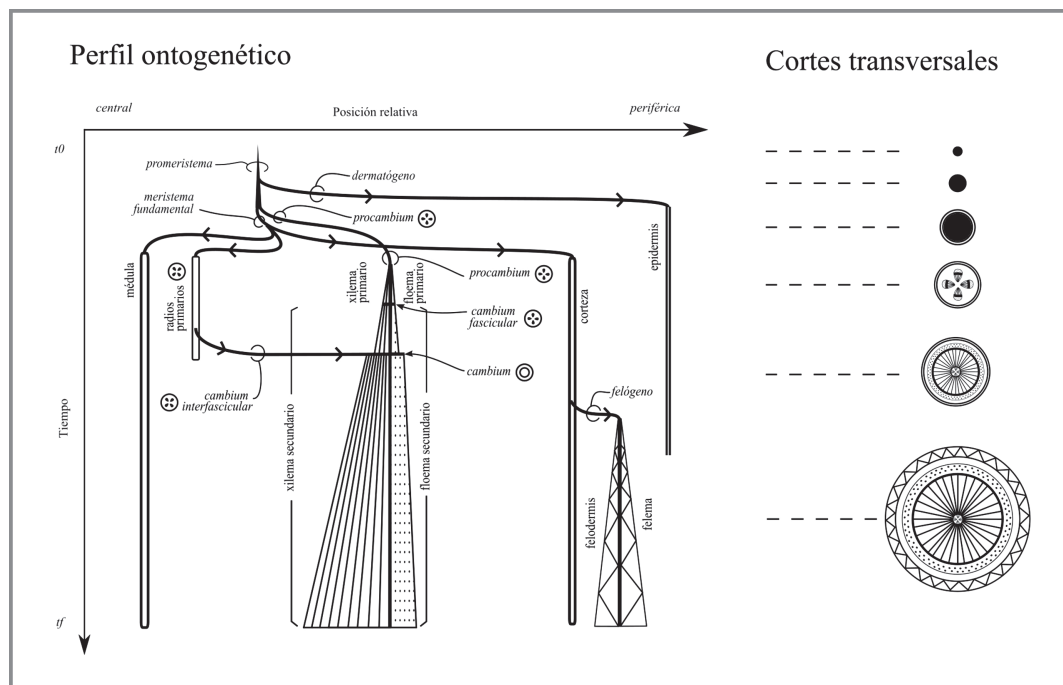


Fig. 2. Comparación entre representaciones gráficas de la ontogenia de un tallo con crecimiento típico de las lignofitas según Carlquist (1988). Derecha: Perfil ontogenético. Izquierda: Cortes transversales.

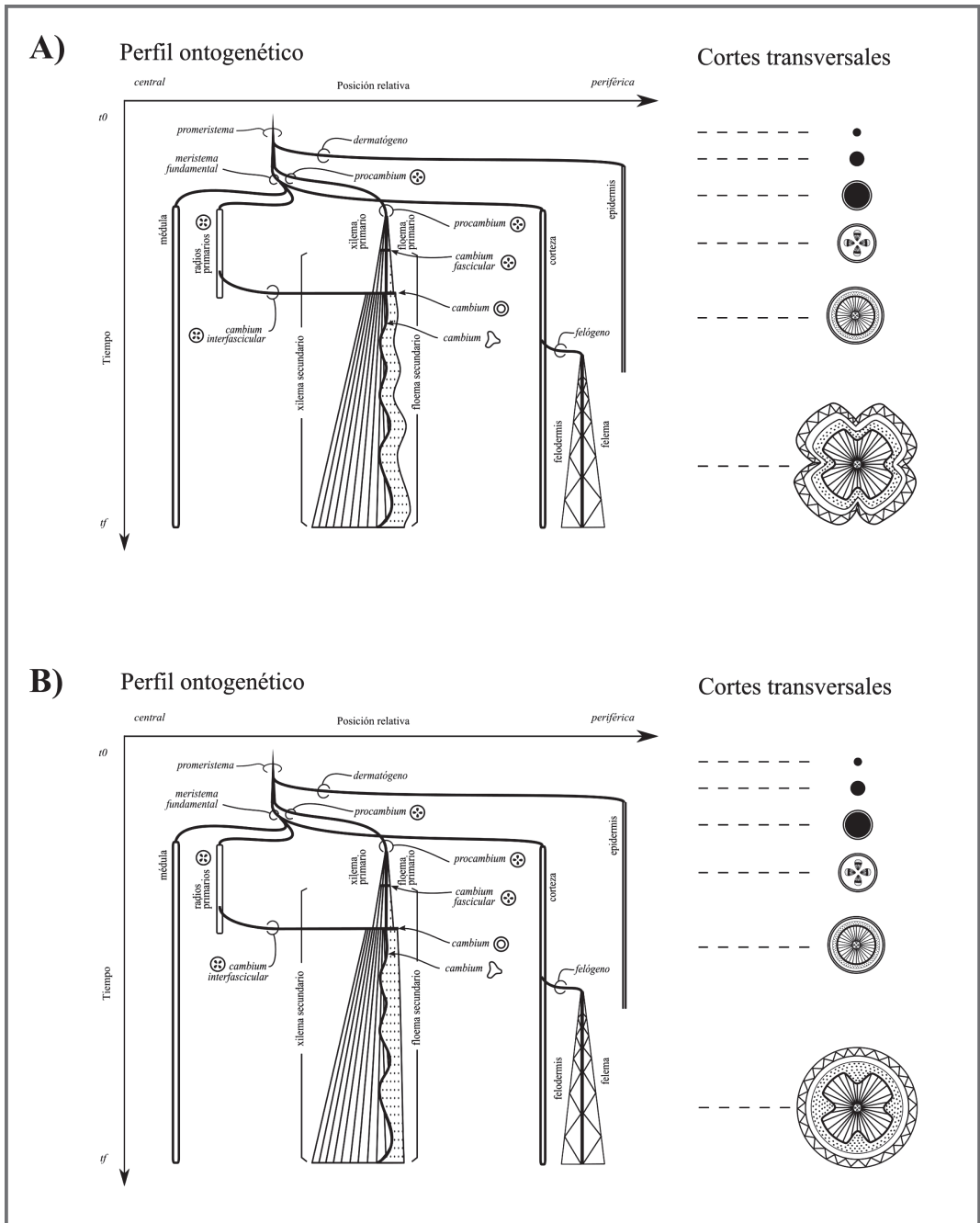


Fig. 3. Perfiles ontogenéticos y cortes transversales de tallos con cámbium con variación gradual en su actividad a lo largo de su perímetro, con mayor actividad en ciertos puntos y menor en otros. A) *Ephedra tweediana* (Ephedraceae) presenta variación solo en la producción de xilema (Cabanillas *et al.*, 2014). B) *Perianthomega vellozoi* (Bignoniaceae) presenta variación en la producción de xilema y floema (Angyalossy *et al.*, 2012).

4) *Relaciones de corte.*— Si un tejido interrumpe, separa o se origina a partir de otro, entonces el primero es más joven que el segundo. Si embargo ambos tejidos pueden seguir creciendo en simultáneo (disrupción, intrusión, neoformación, etc.).

5) *Principio de inclusión.*— La diferenciación de un conjunto de células incluido en otro es posterior a la diferenciación del tejido circundante. En ciertos casos implica la presencia de meristemoides.

6) *Principio de simultaneidad de eventos.*— Los procesos que afectan al vástago o a la planta en su conjunto, disparan respuestas homeostáticas que afectan a toda la estructura, por lo tanto modulan los patrones anatómicos. Ejemplos de este tipo de eventos son la producción de trazas foliares, el cambio drástico de orientación del eje, la muerte del cámbium, entre otros. Según el tipo de evento y su magnitud, la respuesta será desde localizada hasta generalizada en todo el organismo. Estos eventos pueden ser usados como un evento instantáneo, que «corta» a todos los procesos activos en ese momento, por lo tanto sirve como evento de correlación.

PERFILES ONTOGENÉTICOS

En base a estos principios se establecen las posibles cronologías (ontogenias) del tallo. Estas cronologías se resumen visualmente como perfiles ontogenéticos en los que se muestran los diferentes tejidos en una secuencia idealizada (Fig. 2).

En esta gráfica, el tiempo se representa en el eje vertical, con el t_0 o *tiempo inicial* en el origen y el t_f o *tiempo final* en el extremo inferior. En el eje horizontal se representa la posición relativa de los tejidos en el tallo, con la posición central en el origen y la periferia en el extremo derecho (Fig. 1).

En el cuerpo se grafican los diferentes tejidos conectados por líneas que indican el origen de un tejido a partir de otro. Para la diferenciación gráfica de los tejidos se propone el uso de las trazas convencionales establecidas por Metcalfe y Chalk (1983), modificadas por Obaton (1960) (Fig. 1) y se propone graficar los meristemas con una línea de mayor grosor.

La variación en el ancho de los contornos representa la variación en el desarrollo de los tejidos. Si el contorno se vuelve más ancha hacia abajo, significa que el tejido está creciendo, si el ancho del contorno es constante el tejido permanece activo pero no crece, si el contorno se angosta significa que el tejido está en compresión (colapso) (Fig. 1).

A su vez, si las líneas son rectas significa que el progreso del tejido es regular en toda su extensión. En cambio si es sinuosa representa que el tejido presenta variación gradual en su actividad a lo largo de su perímetro, con mayor actividad en ciertos puntos y menor en otros (Fig. 3). Cuando el tejido presenta discontinuidades se representa como varias líneas rectas paralelas.

La división de los contornos representa la fragmentación del tejido, así como la unión de los contornos representa la fusión de los tejidos.

El origen de un determinado tejido se indica con una línea que lo conecta con el tejido madre, excepto en los tejidos que derivan de meristemas, en cuyo caso los tejidos son contiguos a su meristema.

La mayoría de los tejidos del tallo presenta una simetría radial, es decir que los tejidos tienen una distribución anular, ya sea continua como un cilindro o bien discontinua. Por ser la situación más generalizada, cuando no se indica lo contrario, se asume que los tejidos tienen simetría radial.

Cuando el desarrollo de un tejido no sigue un patrón anular, por ejemplo ejes con cilindros vasculares periféricos (Fig. 4A) o bien arcos de cámbium supernumerario que no rodean el tallo por completo (Fig. 5) se agrega un símbolo que muestra la ubicación del tejido en corte transversal.

Cuando la muerte de los tejidos produce fisuras en el tallo y este resulta dividido en varios fragmentos se representa con una línea punteada (Fig. 4B).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En el presente aporte se propone un método explícito para la interpretación históri-

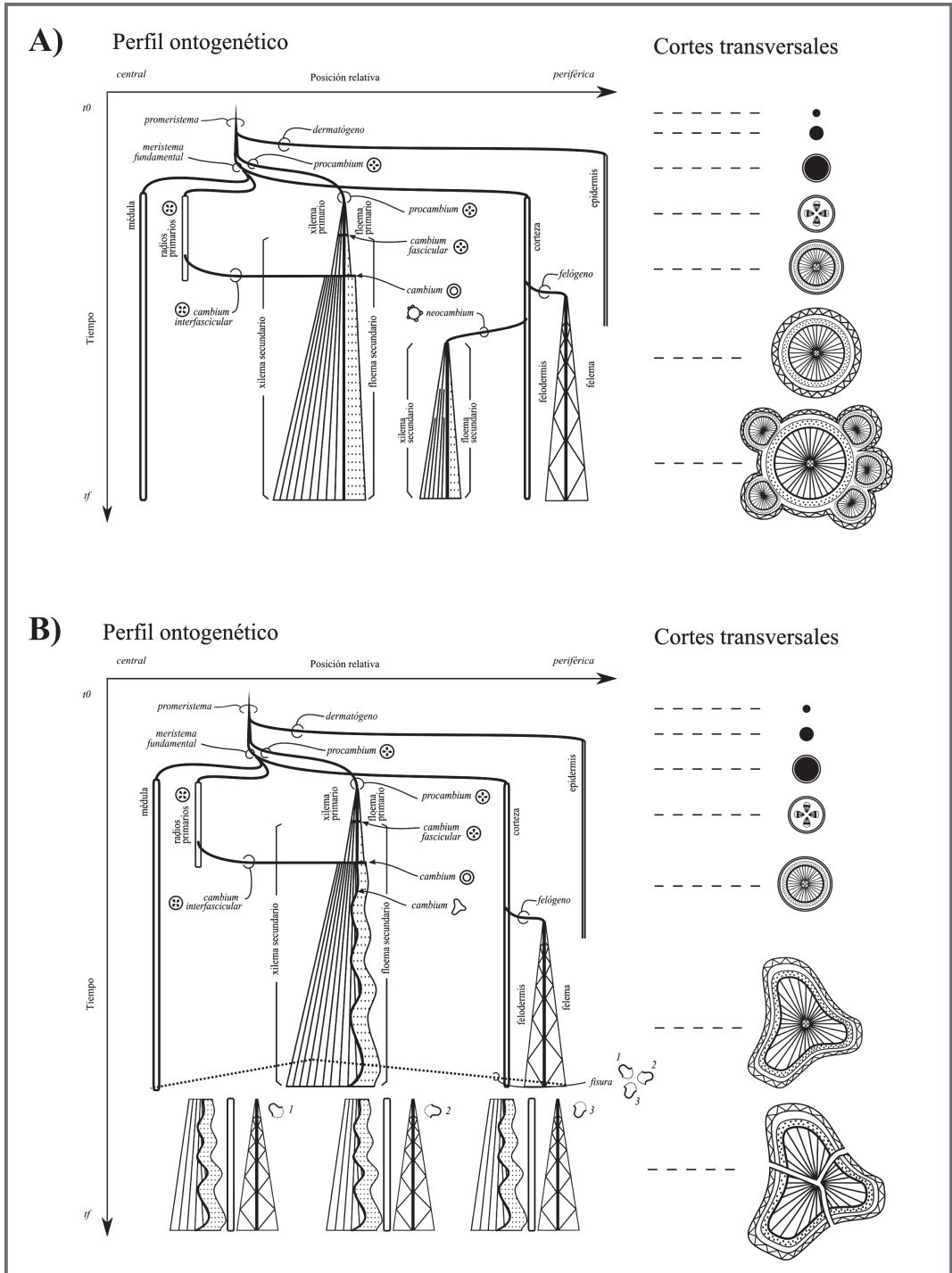


Fig. 4. Perfiles ontogénicos y cortes transversales de tallos con cilindros múltiples vasculares. A) *Serjania meridionalis* (Sapindaceae) cilindros múltiples generados por neoformación de meristemas vasculares (neocambium) (Borniego y Cabanillas, 2014). B) *Urvillea* (Sapindaceae) presenta variación en la producción de xilema y fisura del eje en tres partes y fragmentación del caule en tres porciones (Metcalf y Chalk, 1983; Bastos *et al.*, 2016).

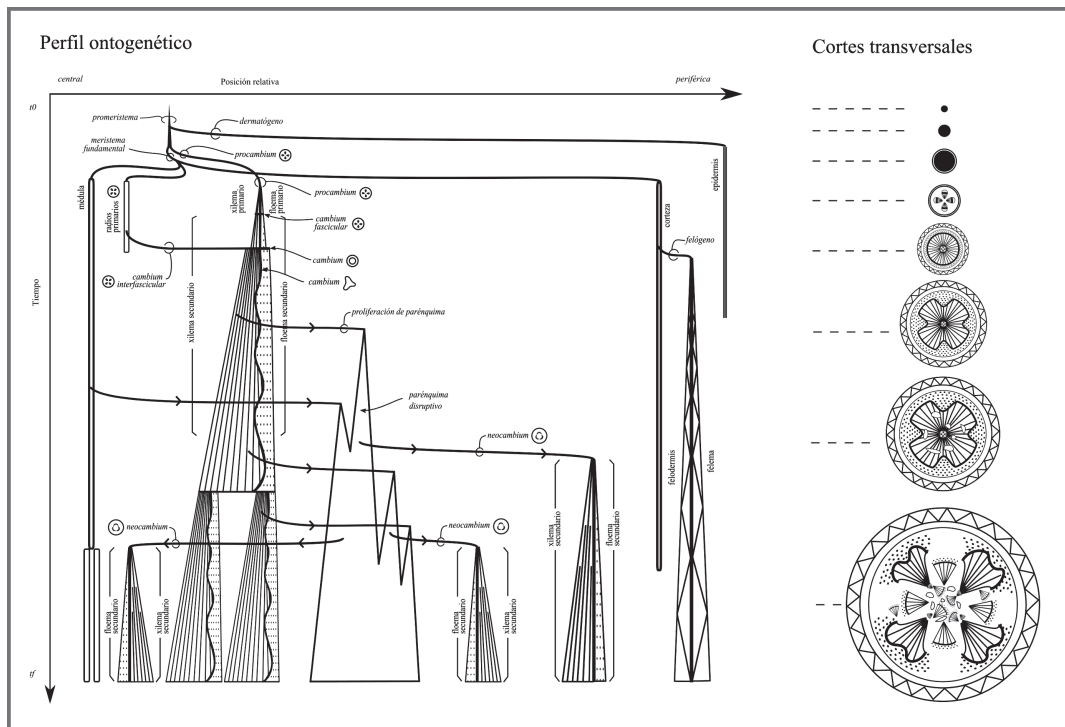


Fig. 5. Perfil ontogenético y cortes transversales de tallos de *Callaeum psilophyllum* (Malpig-hiaceae) (Cabanillas *et al.*, 2017 en prensa). Cámbium con variación gradual en la producción de xilema y floema a lo largo de su perímetro, proliferación de parénquima (parénquima disruptivo) y neoformación de meristemas vasculares (neocambium) con productos en diferentes orientaciones.

ca de tallos con variantes cambiales. El método tiene tres pasos: (1) relevar las relaciones espaciales de los diferentes tejidos y fases celulares; (2) ordenar los diferentes eventos morfogénéticos en una secuencia histórica, es decir interpretar las relaciones temporales entre los diferentes componentes del tallo, mediante la aplicación sistemática de una serie de principios (*principios anatómicos de interpretación histórica*); y (3) construir uno o más gráficos idealizados de procesos en función del tiempo (*perfil ontogenético*).

De este modo, el método propuesto favorece la generación de múltiples hipótesis sobre la formación de un mismo patrón. Además, permite visualizar la ontogenia en una sola gráfica centrada en los procesos que complementa las gráficas más difundidas donde se muestran secuencias de patrones y los procesos quedan implícitos (Ver columna

cortes transversales en las Fig. 2-5). Este método permite individualizar los procesos y facilita por lo tanto la comprensión y comparación rápida entre diversas ontogenias (Bechtel *et al.*, 2014). En este mismo sentido, es aplicable tanto a plantas actuales como fósiles y por lo tanto puede ser usado en el proceso de reconstrucción fósil de los procesos ontogenéticos de mediana a alta validez (reconstrucciones de primer o segundo orden) (Lawrence, 1971).

A su vez, la esquematización de los procesos ontogenéticos favorece la denominación de las variantes cambiales por los procesos que las generan y no por el patrón final, como sugirió Carlquist (1988). Si bien la clasificación por procesos de Carlquist (1988) es una referencia fundamental en el estudio de las variantes cambiales, en muchos trabajos se utilizan clasificaciones por patrones.

Los perfiles ontogenéticos podrían ser un buen método para realizar hipótesis sobre cambios evolutivos en el desarrollo (EVO-DEVO) ya que permite visualizar los procesos ontogenéticos de modo independiente y comparar de modo gráfico y claro numerosas ontogenias. De este modo, sería posible disgregar la ontogenia en caracteres ordenados e incluirla en los análisis evolutivos, ya sea en la matriz original o como caracteres optimizados.

Si bien el método se propone para el análisis de tallos con variantes cambiales, también es aplicable en el estudio del desarrollo de raíces, de tallos y raíces con estructuras que divergen del patrón típico pero que no son consideradas variantes cambiales (por ejemplo *Arecaceae*, *Pandanaceae*, *licopodiópsidas arborescentes*, *esfenópsidas*).

AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su más profundo agradecimiento a sus directores y maestros Alcides Sáenz y Julio Hurrell por el aliento constante y la lectura crítica del manuscrito. Asimismo desea hacer llegar su agradecimiento a Darío Lazo y Verónica Krapovickas.

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez Muñoz E. 2004. Filosofía de las ciencias de la tierra: el cierre categorial de la geología. Dviedo, Pentalfa Ediciones, 353 p.
- Angyalossy V., Angeles G., Pace M. R., Lima A. C., Dias-Leme C. L., Lohmann L. G., Madero-Vega C. 2012. An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology and Diversity* 5: 167-182.
- Bastos C. L., Tamaio N., Angyalossy V. 2016. Unravelling roots of lianas: a case study in Sapindaceae. *Annals of Botany*. Publicado online 13 de Junio de 2016. Dirección URL: <<http://aob.oxfordjournals.org/content/early/2016/06/11/aob.mcw091>> [Consulta: Agosto de 2016]
- Behrensmeyer A. K., Kidwell S. M., Gastaldo R. A. 2000. Taphonomy and Paleobiology. *Paleobiology* 26(4) Supplement: 103-147.
- Bechtel W., Sheredos B., Burnston D., Abrahamsen A. 2014. Representing time in scientific diagrams. En P. Bello, M. Guarini, M. McShane y B. Scassellati (Eds.), *Proceedings of the 36th Annual Conference of the Cognitive Science Society*, Austin, TX: Cognitive Science Society, pp 164-169.
- Borniego M. L., Cabanillas P. A. 2014. Desarrollo de la variante cambial en *Serjania meridionalis* (Sapindaceae, Paullinieae). *Darwiniana*, nueva serie, 2: 144-153.
- Brookfield M. E. 2004. *Principles of stratigraphy*. Malden-Oxford-Victoria, Blackweel Publishing Ltd. 339 p.
- Cabanillas P. A., Hurrell J. A. 2012. Plantas trepadoras: tipo biológico y clasificación. *Revista de Ciencias Morfológicas (La Plata)* 14 (2): 1-15.
- Cabanillas P. A., Borniego M. L., Saenz A. A. 2014. Nueva variante cambial en el género *Ephedra* (Ephedraceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 49: 201-206.
- Cabanillas P. A., Pace M. R., Angyalossy V. 2017. Structure and ontogeny of the fissured stems of *Callaeum* (Malpighiaceae). *IAWA J.* 38 (en prensa).
- Carlquist S. 1988. *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Nueva York, Springer, 436 p.
- Cremers G. 1974. Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale 2. *Candollea* 29: 57-110.
- Esau K. 1993. *Anatomía de las plantas con semilla*. Buenos Aires, Hemisferio Sur. 512 pp.
- Evert R. F. 2006. *Esau's plant anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development*. 3er ed. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey. 607 pp.
- Fernandez López, S. 2000. *Temas de Tafonomía*. Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Madrid. 167 p.
- Finet C., Jaillais Y. 2012. Auxology: When auxin meets plant evo-devo. *Developmental Biology* 369: 19-31.
- Gould S. J. 1965. Is uniformitarianism necessary?. *American Journal of Science* 263: 223-228.
- Greenwood D. R. 1991. The Taphonomy of Plant Macrofossils. En: Donovan S. K. (ed.) *The Processes of Fossilization*, Londres, Belhaven Press p. 141-169.
- Isnard S., Silk W. K. 2009. Moving with climbing plants from Charles Darwin's time into the 21st century (Darwin Bicentennial Special Invited Paper). *American Journal of Botany* 96 (7): 1205-1221.
- Lawrence D. R. 1971. The nature and structure of paleoecology. *Journal of Paleontology* 45: 593-607.
- Maturana H. R., Varela F. 1994. *De Máquinas y Seres Vivos, autopoiesis de la organización de lo vivo*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria. 140 p.
- Metcalfe C. R., Chalk L. (eds.). 1983. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd ed. Oxford, Clarendon Press, 297 pp.

- Miall A. 2016. *Stratigraphy: A Modern Synthesis*. Cham-Heidelberg-Nueva York-Dordrecht-Londres, Springer, 443 p.
- Obaton M. 1960. Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique occidentale. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique et Biologie Végétale* 12: 1-220.
- Prislan P., Ęufar K., Koch G., Schmitt U., Grièar J. 2013. Review of cellular and subcellular changes in the cambium. *IAWA Journal* 34 (4): 391-407.
- Romberger J. A., Hejnowicz Z., Hill J. F. 1993. *Plant structure: function and development. A treatise on anatomy and vegetative development with special reference to woody plants*. Berlin, Springer-Verlag GmbH & Co. 524 pp.
- Rothwell G. W., Lev-Yadun S. 2005. Evidence of polar auxin transport in 375 million-year-old fossil wood. *American Journal of Botany* 92 (6): 903–906.
- Sequeiros L. 2003. Traducción del Pròdomo de Steno. *Enseñanza de Las Ciencias de La Tierra* 10 (3): 245-283.
- Spicer R., Groover A. 2010. Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. *New Phytologist* 186: 577–592.
- Steno N. 1669. *De Solido intra Solidum naturaliter contento Dissertationis Prodomus*. Florencia, Imprenta bajo el signo de la Estrella, 79 p.
- Virgo N. 2011. *Thermodynamics and the Structure of Living Systems*. Tesis doctoral. University of Sussex. 146 p.
- von Bertalanffy L. 1976. *Teoría general de sistemas: Fundamentos, desarrollo, aplicaciones*. Fondo de Cultura Económica. México DF. 311 p.