

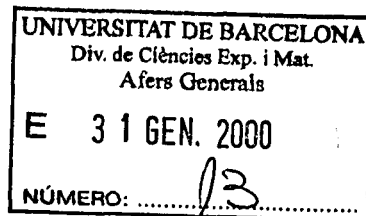
## Estudi biosistemàtic del gènere *Dianthus* L. al NE de la Península Ibèrica

Mercè Bernal Cid

**ADVERTIMENT.** La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX ([www.tesisenxarxa.net](http://www.tesisenxarxa.net)) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

**ADVERTENCIA.** La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR ([www.tesisenred.net](http://www.tesisenred.net)) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

**WARNING.** On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX ([www.tesisenxarxa.net](http://www.tesisenxarxa.net)) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author.



Universitat de Barcelona  
Facultat de Biologia  
Departament de Biologia Vegetal  
Unitat de Botànica

# Estudi biosistemàtic del gènere *Dianthus* L. al NE de la península Ibèrica

Mercè Bernal i Cid

(Tesi Doctoral)

Memòria presentada per Mercè Bernal i Cid  
per a optar al grau de Doctor en Biologia.  
Dirigida pel Dr. Josep Vigo i Bonada (com a  
continuador de la Dra. M. Àngels Cardona  
i Florit †), del Departament de Biologia  
Vegetal, Facultat de Biologia, Universitat de  
Barcelona

Barcelona, desembre de 1999

---

## 6. FITODERMOLOGIA

---



## 6. FITODERMOLOGIA

### 6.1. INTRODUCCIÓ

Paral·lelament a la regressió que en els darrers anys han sofert els estudis d'anatomia vegetal, els estudis relatius a l'epidermis han tingut una represa important a partir de la segona meitat de la dècada dels 70. Aquesta represa ha anat lligada, en part, a la disponibilitat de nous mitjans i noves tècniques d'observació –com, per exemple, el microscopi electrònic de rastreig (STACE, 1984)– i en part, a la creença generalitzada que aquests tipus de caràcters es comporten de manera més constant que els anomenats macrocaràcters i, en conseqüència, resulten més útils com a indicadors taxonòmics. En tercer lloc, hauriem d'afegir que els caràcters fitodermològics poden tenir implicacions filogenètiques importants (STACE, 1984) o, dit d'una altra manera, que molts dels caràcters fitodermològics són susceptibles d'ésser utilitzats per tal d'establir possibles relacions filogenètiques entre tàxons.

Ben cert és que, d'acord amb BEHNKE i BARTHOLOTT (1983), podem considerar l'epidermis vegetal com a una valuosa font d'informació taxonòmica a causa de la gran diversitat estructural que pot presentar i de la facilitat en l'obtenció del material i en la preparació de les mostres, ja que pot utilitzar-se exemplars d'herbari.

Pel que fa a la constància dels caràcters fitodermològics i a l'escassa influència que hi exerceixen les condicions ambientals –aspectes considerats positius per BEHNKE i BARTHOLOTT (1983) de cara a la utilització dels caràcters epidèrmics amb finalitats taxonòmiques– cal dir que existeixen diverses opinions. Per una banda, els treballs de diversos autors (HALL & al., 1965; HALLAM & CHAMBERS, 1970; HUNT & BAKER, 1982) donen suport a la tesi del control genètic de caràcters epidèrmics com són les secrecions epicuticulars, la distribució dels estomes o l'ornamentació de la cutícula, mentre que, per una altra banda, autors com DILCHER (1974), STACE (1965) o WILKINSON (1979) arriben a la conclusió que alguns caràcters, com les dimensions de tricomes i papil·les, la densitat estomàtica, el gruix de la cutícula o la morfologia de la paret anticlinal de les cèl·lules epidèrmiques són variables en funció de les condicions ambientals en què es desenvolupen. En el nostre cas, els resultats obtinguts confirmaran o rebutjaran la utilitat taxonòmica dels caràcters epidèrmics.

Dins de la fitodermologia, els estudis relatius als estomes mereixen una menció especial, ja que l'estructura i el desenvolupament de l'aparell estomàtic constitueixen caràcters taxonòmics importants (RAJAGOPAL & AL., 1977; WILKINSON, 1979; STACE, 1984). En particular, hi ha paràmetres (com l'índex estomàtic, definit per SALISBURY el 1927) de reconeguda constància per a un determinat tàxon i, per tant, útils per a la comparació entre diverses entitats (per a més detalls sobre l'índex estomàtic, vegeu l'apartat 6.2. "Material i mètodes").

Pel que fa als estudis fitodermològics previs relatius al gènere *Dianthus*, tots els que hem aconseguit fan referència als estomes. La primera notícia que trobem és la classificació dels estomes proposada per VESQUE (1889), basada en l'orientació de les cèl·lules subsidiàries en relació amb les cèl·lules guarda. Una de les quatre categories establertes per VESQUE és la dels estomes de tipus "cariofil·laci", que corresponen als del gènere *Dianthus*. La següent obra a què ens haurem de referir és la primera edició de l'exhaustiu treball de METCALFE & CHALK (1950). En aquest treball, els autors,

seguint la proposta de H. K. AIRY SHAW, rebategen els termes de VESQUE i en proposen algun de nou, de manera que el tipus "cariofil·laci" passa a anomenar-se diacític. Els termes proposats per AIRY SHAW són àmpliament utilitzats avui en anatomia descriptiva. Si hem de referir-nos, no a obres de caràcter general, sinó a treballs específics del gènere *Dianthus*, haurem de citar el treball de CAROLIN (1954), en el qual l'autor fa l'estudi detallat del tipus i les dimensions dels estomes i la densitat estomàtica de 60 espècies del gènere, amb la particularitat de relacionar els resultats obtinguts amb el nivell de ploïdia. No hem trobat cap altre treball que faci referència a caràcters fitodermològics del gènere *Dianthus*.

Per a més claredat, resulta útil classificar els caràcters de l'epidermis foliar en diferents categories. En 1981 BARTHOLOTT estableix 4 categories de caràcters:

- a) l'ordenació cel·lular;
- b) la morfologia de les cèl·lules epidèrmiques;
- c) el relleu de la paret cel·lular externa;
- d) les secrecions epicuticulars;

Aquestes quatre categories, però, barregen el nivell d'observació macroscòpic i el subcel·lular. Posteriorment STACE (1984) fa una nova classificació i estableix set categories de caràcters d'ús general en la descripció dels trets de l'epidermis foliar:

- a) Tricomes
- b) Sistemes de nervació
- c) Cèl·lules epidèrmiques
- d) Estomes
- e) Membrana cuticular
- f) Secrecions epicuticulars
- g) Estructures especials

Per al nostre estudi, hem seguit una combinació de les categories de caràcters relatius a l'epidermis vegetal establertes per BARTHOLOTT (1981) i per STACE (1984):

**a) Cèl·lules epidèrmiques.** Les cèl·lules epidèrmiques, altres que aquelles modificades per la seva relació amb els elements idioblàstics com estomes o tricomes, proporcionen diversos caràcters de valor taxonòmic. Entre aquests s'inclouen la morfologia, les dimensions i l'ordenació dels elements idioblàstics, el contorn de les parets anticlinal i periclinal, com també el gruix, l'ornamentació i les fossetes de les esmentades parets, caràcters que, en conjunt, constitueixen el que BARTHOLOTT (1981) anomena "l'escultura primària" de la superfície foliar.

**b) Tricomes i papil·les.** Per als tàxons que posseeixen aquestes formacions epidèrmiques, n'hem precisat la morfologia i les dimensions.

**c) Estomes.** Hem estudiat la seva morfologia, el tipus (CAROLIN, 1954), les dimensions, la densitat i l'índex estomàtic.

**d) Membrana cuticular.** Hem establert la morfologia i la distribució de les micrornamentacions de la membrana cuticular, com també el seu gruix, aspectes que constitueixen "l'escultura secundària" de la superfície foliar (BARTHOLOTT, 1981).

**e) Secrecions epicuticulars.** Hem pogut establir l'existència de secrecions epicuticulars o no en els diferents tàxons. Aquestes secrecions constitueixen el que BARTHOLOTT (1981) anomena "l'escultura terciària" de la superfície foliar.

## 6.2. MATERIAL I MÈTODES

### 6.2.1. Material

#### 6.2.1.1. El material vegetal

Totes les mostres observades per dur a terme l'estudi fitodermològic foren obtingudes a partir de material d'herbari. La relació del material utilitzat s'inclou a l'apartat "Material estudiat" del capítol 11 amb el símbol F (Fitodermologia).

#### 6.2.1.2. L'utilitatge

- Microscopi WILD M20
- Cambra clara OPL

### 6.2.2. Metodologia

#### 6.2.2.1. Selecció i mostreig de les fulles

Hem realitzat l'estudi fitodermològic a partir de fulles madures procedents de la part mitjana de les tiges no floríferes.

En el cas de les mesures estomàtiques i de les cèl·lules epidèrmiques, per tal d'evitar al màxim desviacions en els resultats degudes al tipus de mostreig, i per tal que els resultats fossin fiables, n'hem preses les següents:

- Per a cada tàxon hem estudiat com a mínim 5 individus procedents de poblacions de diferent origen. Aquest nombre mínim ha estat establert com a resultat d'un estudi previ de la variabilitat intraspecífica per als caràcters estudiats (vegeu apartat 6.3.3.2. "Estudi previ de la variabilitat interspecífica, intraspecífica e intraindividual").

- L'estudi de la variabilitat intraindividual, dut a terme comparant els resultats obtinguts a partir de diferents fulles procedents de diferents tiges vegetatives d'un mateix individu, mena a la conclusió que no existeixen diferències significatives entre les diferents fulles d'un mateix individu (vegeu apartat 6.3.3.2).

- De cadascuna de les fulles estudiades hem escollit, en principi, una porció de la zona central de les superfícies adaxial i abaxial.

- En cadascuna de les fulles seleccionades, hem realitzat 30 mesures per a cadascun dels caràcters estomàtics i de les cèl·lules epidèrmiques. Aquest nombre de 30 ha estat establert a partir d'un estudi previ de la variabilitat intraindividual (vegeu l'apartat 6.3.3.2.). En un principi, duiem a terme 30 parells de mesures per fulla i per caràcter, és a dir, que preniem les mesures tant a l'anvers com al revers de la superfície foliar, però l'estudi comparatiu entre els resultats obtinguts per a

cadascuna d'ambdues superfícies (apartat 6.3.3.2.) va posar de manifest que en molts casos no existien diferències significatives entre anvers i revers i que, si existien, la variabilitat era més gran al revers. Per tant, la resta de mesures, per tal que fossin comparables varen realitzar-se a partir de mostres d'epidermis procedents de la superfície adaxial.

#### 6.2.2.2. El·laboració de les preparacions

Atès que l'estudi de l'epidermis s'ha fet a partir de material d'herbari, ha estat necessari procedir en primer lloc a la rehidratació del material, per a la qual cosa hem aplicat el procés següent:

- **Maceració** en solució aquosa de NaOH al 2%, durant un període de 12 a 48 hores (que ha variat en funció del tàxon) per tal d'estovar el material.
- **Aclarida** de les mostres en solució aquosa saturada d'hidrat de cloral (1:4, v/v).
- **Separació de l'epidermis** amb l'ajut de llancetes i pinces per a histologia.
- **Muntatge** de les mostres així obtingudes directament sobre glicerol.
- **Observació**. Hem utilitzat un microscopi lumínic WILD M20 equipat amb cambra clara i aparell fotogràfic, per mitjà dels quals hem dibuixat les figures i hem fet les fotos corresponents.

#### 6.2.2.3. Els caràcters estomàtics estudiats

Com ja hem dit anteriorment, de tots els caràcters epidèrmics, els referents als estomes poden considerar-se com els més importants, ja que posseeixen molts atributs susceptibles d'ésser utilitzats taxonòmicament. A continuació presentem una valoració dels diferents caràcters escollits.

##### **El tipus estomàtic**

El tipus estomàtic ha estat considerat per molt diversos autors, i ho és encara, com a un caràcter taxonòmic important, especialment a nivell supraspecífic. Actualment existeixen diverses propostes de classificació del tipus estomàtic establertes en base a diferents criteris (vegeu l'apartat 6.3.3.1.). Nosaltres hem cregut important definir el tipus estomàtic dels diferents tàxons del gènere, tant en base als criteris morfològics clàssics com en base als ontogènics.

##### **Les dimensions estomàtiques**

Per tal d'establir les dimensions dels estomes dels diversos tàxons, hem utilitzat, evidentment, la longitud i l'amplada; però, segons diversos autors (SALISBURY, 1927; WILKINSON, 1979), aquests dos paràmetres són fortament influenciables per factor ambientals, i alguns creuen que les dimensions estomàtiques són massa variables perquè puguin tenir valor diagnòstic. Altres autors, en canvi, (CAROLIN, 1954), són de l'opinió contrària.

Existeixen diversos factors que poden estar més o menys correlacionats amb les dimensions estomàtiques:

- **Nivell de ploïdia**. Se sap des de fa anys que les plantes diploides tenen, normalment, els estomes més petits que les poliploides que en deriven (SAX & SAX, 1937; STEBBINS, 1950; CAROLIN,



1954; STONE, 1961; AALDERS & HALL, 1962, etc...), bé que alguns autors han arribat a la conclusió contrària (WILKINSON, 1979).

- Condicions ambientals. La sequedat i l'exposició a ple sol semblen produir estomes de dimensions grans en general, mentre que una atmosfera i un sòl humits condicionen estomes de dimensions més petites.

- Altitud. Les dimensions estomàtiques disminueixen fortament amb l'alçada.

- Posició dels estomes a l'individu i a la fulla. Com a resultat d'alguns treballs, s'han trobat variacions en les dimensions dels estomes en funció de la posició que aquests ocupen a les fulles (base o àpex) i de la situació de la fulla dins l'individu. En aquests casos, però, s'ha vist que es manté constant la relació longitud/amplada. Resulta, doncs, recomanable acompanyar les dades corresponents a les dimensions estomàtiques de la relació L/A, com també de l'interval de variació i dels valors més freqüents, per tal que aquestes dades serveixin com a caràcter diagnòstic.

Intentarem establir quina és la influència d'aquests paràmetres en els resultats obtinguts per nosaltres (vegeu l'apartat 6.4 Discussió).

A més de la longitud i l'amplada dels estomes, també hem calculat la seva àrea. El càlcul d'aquest paràmetre s'ha fet aplicant la següent fórmula (FRANCO, 1939):

$$\text{Àrea de l'estoma} = L \times A \times 0.7854$$

on L correspon a la longitud de l'estoma i A a la seva amplada.

### Densitat estomàtica

Un altre paràmetre considerat d'interès taxonòmic és el nombre d'estomes per unitat de superfície, o densitat estomàtica (densitat/mm<sup>2</sup>). Alguns autors, però, (TIMMERMAN, 1927; SALISBURY, 1927) arriben a la conclusió que aquest caràcter es massa variable per ser pres en consideració. Sobre la densitat poden influir factors molt diversos, com és ara l'exposició a la llum, la posició dels estomes a la fulla i, fins i tot, les dimensions dels estomes i de les cèl·lules epidèrmiques. Per tal d'evitar, tant com es pugui, les esmentades fonts de variabilitat i d'expressar la freqüència estomàtica independentment de les dimensions de les cèl·lules epidèrmiques, SALISBURY (1927) va definir un nou paràmetre, l'Índex Estomàtic, com al quocient:

$$\text{I.E.} = \frac{S}{E + S} \times 100$$

on S és el nombre d'estomes i E el nombre de cèl·lules epidèrmiques no estomàtiques en una unitat de superfície determinada.

Segons els resultats de ROWSON (1946), la utilització de l'Índex Estomàtic enfront de la densitat comporta certs avantatges:

- 1) No varia significativament entre les diferents parts de la superfície foliar
- 2) És independent de les dimensions de la fulla i de l'hàbitat de la planta
- 3) És manté constant dins d'una mateixa espècie.

Sigui com sigui, cal dir que les dimensions estomàtiques solen ser menys variables que qualsevol mesura de densitat.

Pel que fa a les diferències en la distribució dels estomes en una i altra superfície de la fulla, són força importants a les fulles bifacials i inexistents a les isolaterals. El quocient estomes superfície adaxial/estomes superfície abaxial dóna idea de la isolateralitat de les fulles; el seu valor s'aproxima a

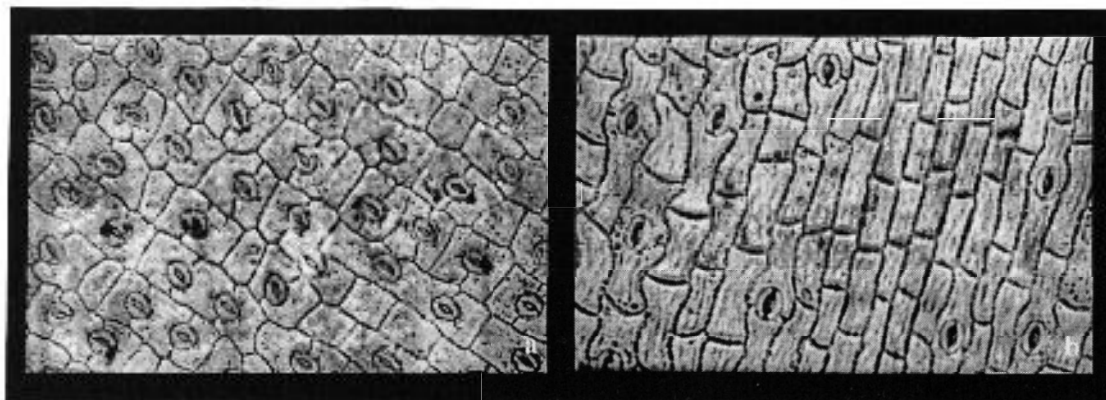
l a les fulles isolaterals, i és inferior a l a les bifacials. Hem obtingut el resultat d'aquest quocient per a diferents tàxons. A més, hem aplicat diversos test estadístics per comprovar si existeixen diferències significatives o no entre les dues superfícies foliars per a les diferents mesures realitzades (vegeu l'apartat 6.3.3.2. Comparació de l'anvers i el revers foliar).

## 6.3. RESULTATS

### 6.3.1. Les cèl·lules epidèrmiques

#### Morfologia

En visió superficial, les cèl·lules epidèrmiques oscil·len entre gairebé isodiamètriques (*D. seguieri*, *D. vigoi*, *D. pyrenaicus*) i més o menys llargament rectangulars (*D. hyssopifolius*, *D. broteri*), bé que la gran variabilitat d'aquest caràcter dins d'un mateix tàxon pot desdibuixar aquestes tendències (vegeu també el subapartat "Dimensions") (vegeu la figura 6.1).



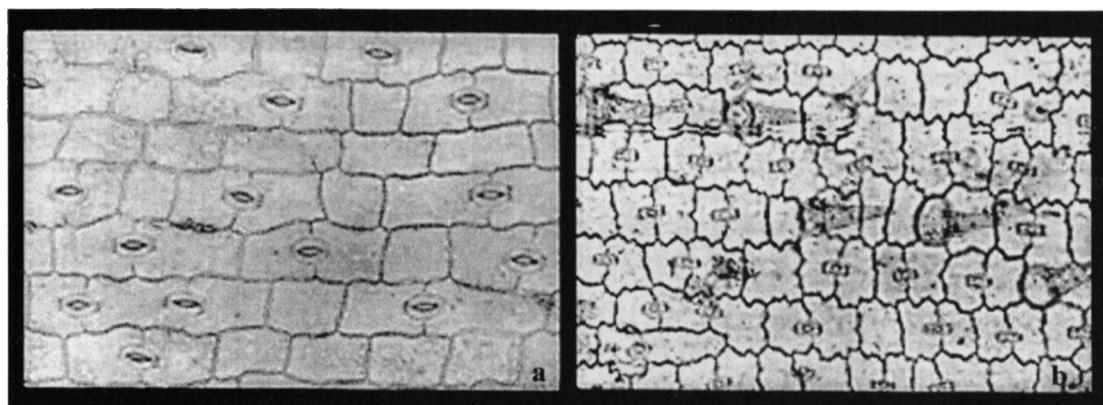
**Figura 6.1.** Morfologia de les cèl·lules epidèrmiques. **a)** *D. seguieri*: cèl·lules aproximadament isodiamètriques, x10; **b)** *D. hyssopifolius*: cèl·lules més o menys llargament rectangulars, x10.

#### Contorn de les parets anticlinal i periclinal

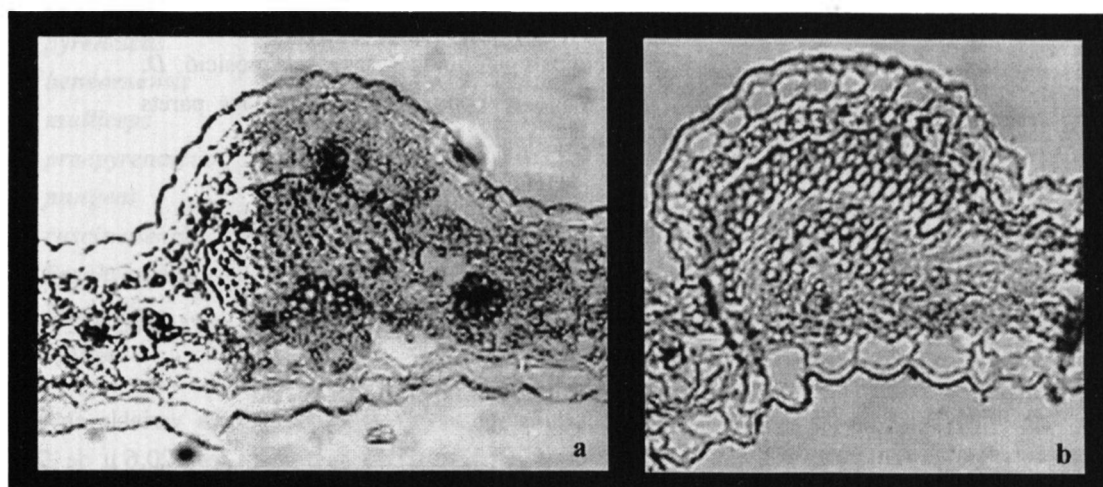
Les parets anticlinals poden ser, en visió superficial, gairebé rectilínies (*D. hispanicus*, *D. brachyanthus*), molt suaument sinuades (*D. hyssopifolius*, *D. seguieri*) o fortament ondulades (*D. armeria*, *D. deltoides*). En aquest darrer cas, els entrants tenen forma intermèdia entre U i V (vegeu la figura 6.2).

En alguns tàxons (*D. seguieri*, *D. brachyanthus*), les parets anticlinals presenten nombroses fossetes, zones en què la paret, sense arribar a ser perforada, esdevé extremament prima; en canvi, en altres, (*D. deltoides*), aquestes puntuacions són pràcticament inexistent (vegeu la figura 6.4).

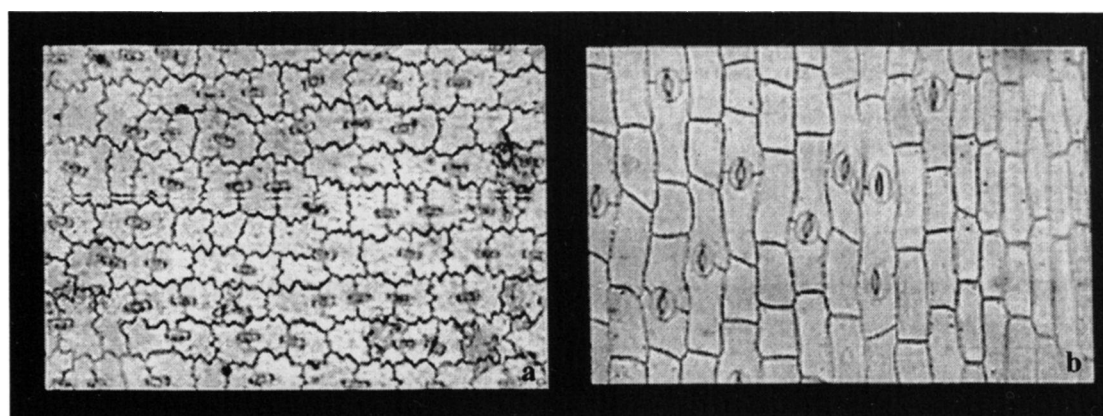
Les parets periclinals son uniformement convexes en el conjunt dels tàxons (vegeu la figura 6.3).



**Figura 6.2.** Contorn de la paret anticlinal. **a)** *D. seguieri*: paret anticlinal sinuada, x10; **b)** *D. deltoides*: paret anticlinal fortament ondulada, x10.

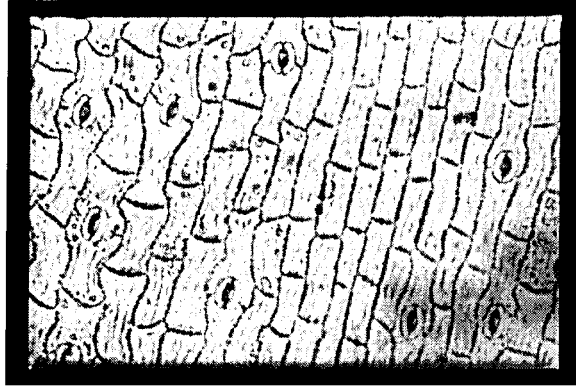


**Figura 6.3.** Contorn de la paret periclinal. **a)** *D. pyrenaicus* x *benearnensis*: contorn convex, x10; **b)** *D. carthusianorum*: contorn convex, x10.



**Figura 6.4.** Presència/Absència de fossetes a les parets anticlinals. **a)** *D. deltoides*: parets anticlinals sense fossetes, x10; **b)** *D. seguieri*: parets anticlinals amb fossetes, x10.

Les cèl·lules epidèrmiques situades a la zona marginal de les fulles o, en el revers, sobre el nervi principal poden presentar modificacions en llur morfologia o llurs dimensions. Molts cops, per exemple, les parets anticlinals poden ser més rectilínies que en les cèl·lules epidèrmiques que ocupen altres posicions, o bé de dimensions més reduïdes com a *D. hyssopifolius* (vegeu la figura 6.5).



**Figura 6.5.** Modificacions de les cèl·lules epidèrmiques segons la posició. *D. hyssopifolius*: cèl·lules epidèrmiques sobre el nervi principal amb les parets anticlinals rectilínies i de dimensions més reduïdes, x10.

### Dimensions

El nombre d'individus estudiats i de mesures realitzades és l'especificat a l'apartat 6.2.2.1 (Selecció i mostreig de les fulles).

Les dimensions de les cèl·lules epidèrmiques constitueixen un caràcter força variable en el conjunt dels tàxons estudiats; la longitud oscil·la entre les 37  $\mu$  de *D. deltoides* i les 120,6  $\mu$  de *D. carthusianorum*. *D. deltoides* i *D. pyrenaicus* són els tàxons que presenten les cèl·lules epidèrmiques més curtes, i *D. carthusianorum*, *D. armeria* i *D. broteri*, els que les tenen més llargues. L'amplada de les cèl·lules epidèrmiques presenta, pel conjunt de tàxons estudiat, un interval de variació que oscil·la entre les 22  $\mu$  que presenten alguns individus de *D. attenuatus* i les 91  $\mu$  que poden presentar alguns individus de *D. carthusianorum*.(vegeu les taules 6.1 i 6.2 i les figures 6.6, 6.7 i 6.8)

Pel que fa a la variabilitat intraspecífica, depèn bàsicament del tàxon al qual fem referència. *D. carthusianorum* és, per exemple, el tàxon més variable, tant per la longitud com per a l'amplada de les cèl·lules epidèrmiques; *D. ruscinonensis* i *D. praepyrenaicus* també ho són per la longitud i *D. pungens* per l'amplada. Per a la resta de tàxons, els intervals de variació són bastant equiparables entre ells.

Els caràcters relatius a les dimensions de les cèl·lules epidèrmiques no permeten la caracterització dels diferents tàxons, a causa de la superposició dels respectius intervals de variació (vegeu les figures 6.6 i 6.7).

La longitud i l'amplada de les cèl·lules epidèrmiques determinen, a més a més, la morfologia d'aquestes (vegeu el subapartat "Morfologia"). La figura 6.8 correspon a la representació conjunta de les variables longitud i amplada de les cèl·lules epidèrmiques per a cadascun dels tàxons estudiats i ens dóna idea de la morfologia d'aquelles. Els tàxons que ocupen posicions més properes a la línia recta són els que posseeixen cèl·lules epidèrmiques aproximadament quadrangulars (*D. carthusianorum*, *D. seguieri*, *D. benearnensis*, *D. barbatus* i *D. pyrenaicus*); i al contrari, els tàxons més allunyats són

aquells que posseeixen les cèl·lules epidèrmiques més allargades (*D. broteri*, *D. multiceps*, *D. praepyrenaicus* i *D. attenuatus*). La resta de tàxons ocupa posicions intermèdies entre aquests dos extrems.

| Tàxon                    | $\bar{x}$ | s     | Interval de variació | I. C.       |
|--------------------------|-----------|-------|----------------------|-------------|
| <i>D. armeria</i>        | 96        | 9,14  | 85,0 - 112,5         | $\pm 5,66$  |
| <i>D. barbatus</i>       | 73,25     | 11,78 | 55,0 - 87,5          | $\pm 7,30$  |
| <i>D. deltoides</i>      | 58,5      | 13,23 | 37,5 - 75,0          | $\pm 8,20$  |
| <i>D. carthusianorum</i> | 92,44     | 22,79 | 68,3 - 120,6         | $\pm 19,97$ |
| <i>D. seguieri</i>       | 84        | 8,51  | 70,0 - 100,0         | $\pm 5,27$  |
| <i>D. vigoi</i>          | 70,75     | 14,14 | 50,0 - 90,0          | $\pm 8,76$  |
| <i>D. hyssopifolius</i>  | 85,5      | 10,05 | 70,0 - 100,0         | $\pm 6,22$  |
| <i>D. broteri</i>        | 96        | 12,86 | 75,0 - 112,5         | $\pm 7,97$  |
| <i>D. attenuatus</i>     | 71,38     | 11,73 | 52,5 - 87,5          | $\pm 7,27$  |
| <i>D. pyrenaicus</i>     | 56,66     | 8,83  | 42,5 - 65,0          | $\pm 5,47$  |
| <i>D. benearnensis</i>   | 77,5      | 13,34 | 62,5 - 100,0         | $\pm 8,26$  |
| <i>D. multiceps</i>      | 85,5      | 11,22 | 65,0 - 100,0         | $\pm 6,95$  |
| <i>D. praepyrenaicus</i> | 78,25     | 18,22 | 57,5 - 115,0         | $\pm 11,3$  |
| <i>D. pungens</i>        | 71,75     | 13,54 | 50,0 - 87,5          | $\pm 8,39$  |
| <i>D. ruscinonensis</i>  | 78,75     | 22,30 | 50,0 - 125,0         | $\pm 13,82$ |
| <i>D. brachyanthus</i>   | 68,25     | 12,30 | 42,5 - 85,0          | $\pm 7,62$  |
| <i>D. hispanicus</i>     | 71,5      | 14,68 | 50,0 - 95,0          | $\pm 9,09$  |
| <i>D. costae</i>         | 78,75     | 8,35  | 67,5 - 90,0          | $\pm 5,17$  |

**Taula 6.1.** Longitud de les cèl·lules epidèrmiques de l'anvers foliar (en  $\mu$ ).

| Tàxon                    | $\bar{x}$ | s     | Interval de variació | I. C.       |
|--------------------------|-----------|-------|----------------------|-------------|
| <i>D. armeria</i>        | 53,25     | 13,28 | 32,5 - 82,5          | $\pm 8,23$  |
| <i>D. barbatus</i>       | 55        | 6,77  | 32,5 - 80            | $\pm 10,39$ |
| <i>D. deltoides</i>      | 39,5      | 9,7   | 25,0 - 57,5          | $\pm 6,01$  |
| <i>D. carthusianorum</i> | 71,95     | 16,62 | 47,8 - 91,0          | $\pm 14,56$ |
| <i>D. seguieri</i>       | 63,75     | 7,19  | 55 - 75              | $\pm 4,45$  |
| <i>D. vigo</i>           | 35,25     | 8,93  | 25 - 50              | $\pm 5,53$  |
| <i>D. hyssopifolius</i>  | 51,75     | 8,90  | 35 - 60              | $\pm 5,51$  |
| <i>D. broteri</i>        | 48,25     | 8,08  | 35 - 60              | $\pm 5,00$  |
| <i>D. attenuatus</i>     | 30,27     | 5,36  | 22,5 - 40,0          | $\pm 3,32$  |
| <i>D. pyrenaicus</i>     | 40,27     | 4,40  | 35 - 50              | $\pm 2,73$  |
| <i>D. benearnensis</i>   | 65,27     | 8,70  | 55 - 80              | $\pm 5,39$  |
| <i>D. multiceps</i>      | 40,5      | 5,24  | 32,5 - 50,0          | $\pm 3,24$  |
| <i>D. praepyrenaicus</i> | 39,5      | 7,14  | 30 - 50              | $\pm 4,42$  |
| <i>D. pungens</i>        | 48,75     | 10,29 | 32,5 - 65,0          | $\pm 13,93$ |
| <i>D. ruscinonensis</i>  | 49,25     | 7,91  | 40 - 65              | $\pm 4,90$  |
| <i>D. brachyanthus</i>   | 43,75     | 6,15  | 32,5 - 52,5          | $\pm 3,81$  |
| <i>D. hispanicus</i>     | 39        | 11,13 | 25,0 - 62,5          | $\pm 6,89$  |
| <i>D. costae</i>         | 42,75     | 4,6   | 37,5 - 50,0          | $\pm 2,85$  |

Taula 6.2. Amplada de les cèl·lules epidèrmiques de l'anvers foliar (en  $\mu$ ).

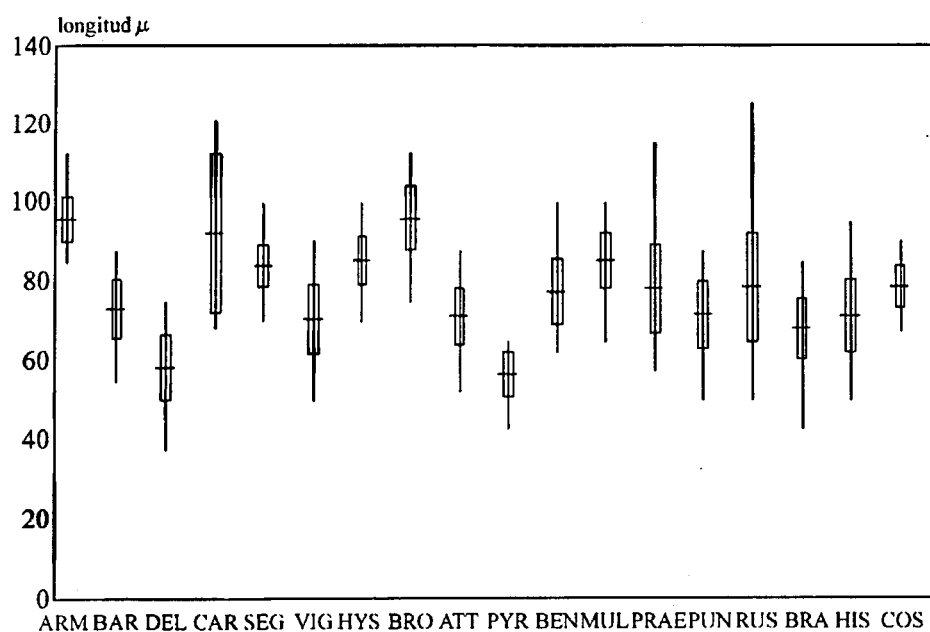


Figura 6.6. Test de Simpson & Roe per a la longitud (L) de les cèl·lules epidèrmiques.

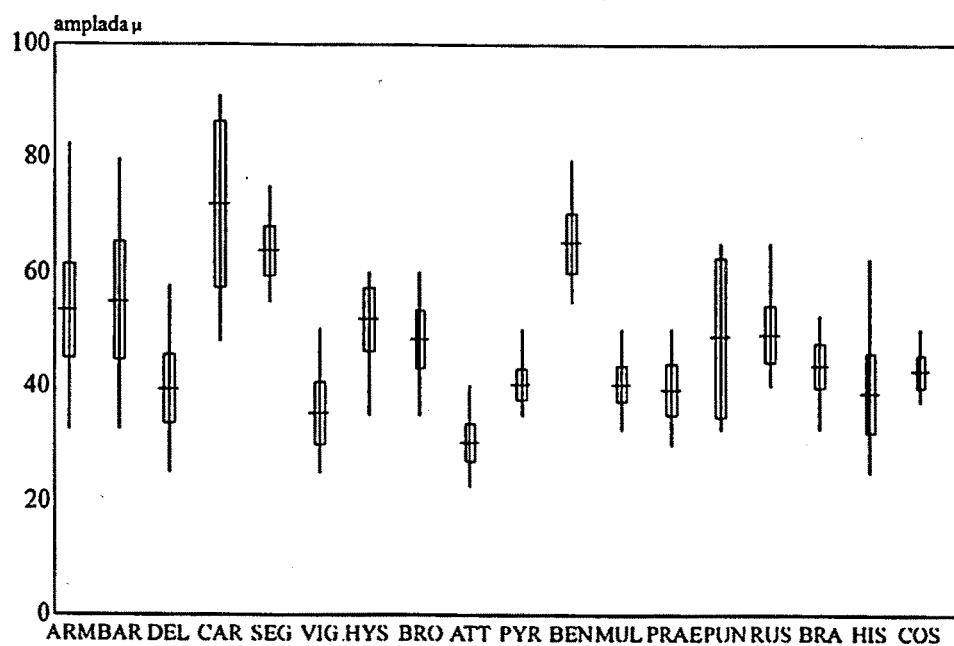


Figura 6.7. Test de Simpson & Roe per a l'amplada (A) de les cèl·lules epidèrmiques.

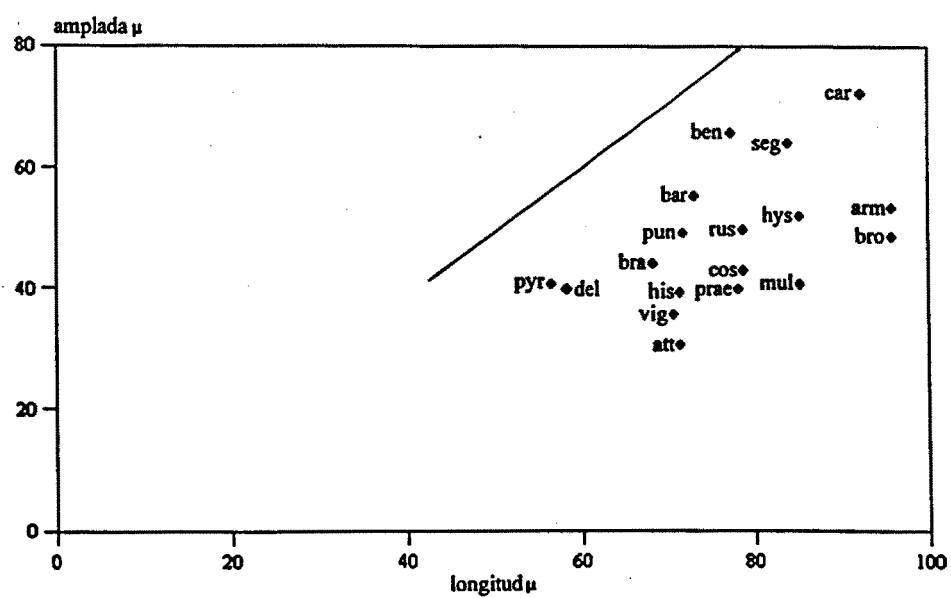


Figura 6.8. Comparació entre la longitud i l'amplada de les cèl·lules epidèrmiques dels diferents tàxons estudiats.

### Ordenació dels elements idioblàstics

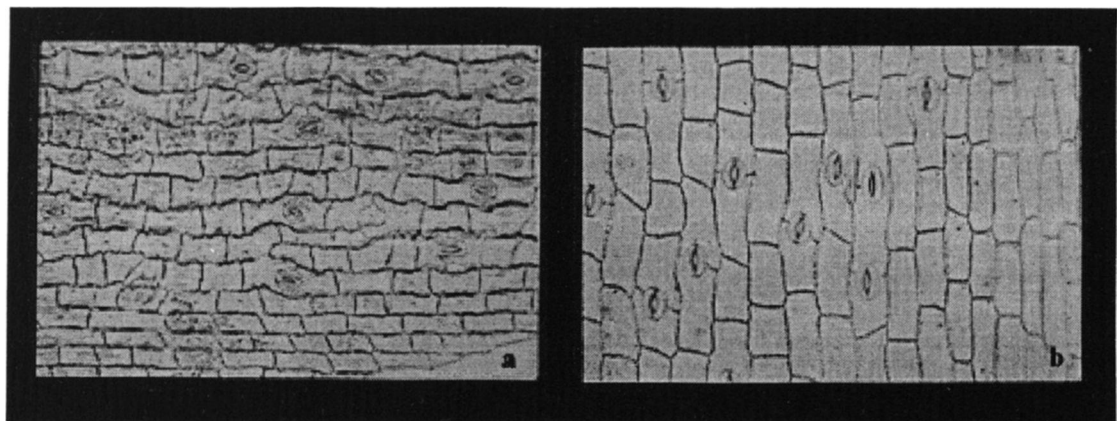
Un altre aspecte a tenir en compte a l'hora d'estudiar les característiques epidèrmiques d'un tàxon és la particular ordenació dels diferents elements que constitueixen l'epidermis.

Les cèl·lules epidèrmiques s'orienten, a tots els tàxons amb fulles linears, paral·lelament a l'eix longitudinal de la fulla, mentre que, als tàxons amb fulles més amples (com *D. barbatus*), l'orientació de les cèl·lules epidèrmiques és a l'atzar (vegeu la figura 6.9).

Els tricomes i les papil·les, en els tàxons que en presenten (*D. armeria* i *D. deltoides* respectivament), segueixen la mateixa disposició que les cèl·lules epidèrmiques, paral·lela a l'eix longitudinal de la fulla (vegeu la figura 6.10).

Els estomes es disposen paral·lelament al nervi principal de la fulla a la gran majoria de tàxons (*D. seguieri*, *D. hyssopifolius*, *D. pungens*, etc.). En canvi, *D. barbatus* presenta els estomes disposats a l'atzar, igual com ho fan les cèl·lules epidèrmiques (vegeu la figura 6.9).

Pel que fa a la distribució dels estomes sobre la superfície foliar, a *D. barbatus*, per exemple, es distribueixen uniformement sobre tota la superfície, tant a l'anvers com al revers de les fulles. Altres tàxons, en canvi, poden presentar zones concretes de les fulles sense estomes com, per exemple, el marge i la base (*D. carthusianorum* i *D. vigo* sense nervis al marge, *D. brachyanthus* sense nervis a la base etc.) o bé al damunt dels nervis del revers quan aquests són prominents (*D. hyssopifolius*, *D. seguieri*) (vegeu la figura 6.9).



**Figura 6.9.** Orientació dels elements idioblàstics. **a)** *D. vigo*: cèl·lules epidèrmiques i estomes disposats paral·lelament al nervi principal, marges i base de les fulles sense estomes, x10. **b)** *D. hyssopifolius*: cèl·lules epidèrmiques i estomes disposats paral·lelament al nervi principal, revers sense estomes sobre els nervis, x10.

### 6.3.2. Tricomes i papil·les

Hi ha un ampli ventall de definicions de tricoma, des de la simple descripció morfològica de "pèl" (LAWRENCE, 1951), fins a l'anatòmica i un xic més específica, d'"emergència epidèrmica de forma, estructura i funció diverses" (ESAU, 1967).



Per a la descripció dels elements epidèrmics que constitueixen l'indument dels tàxons estudiats, utilitzarem la terminologia i el sistema de classificació proposats per THEOBALD, KRAHULIK & ROLLINS, (1979). Les papil·les constitueixen un dels extrems de la classificació proposada per aquests autors i poden definir-se, simplement, com a emergències epidèrmiques. Altres autors tracten les papil·les com si fossin estructures diferents dels tricomes, però és evident que no existeix una discontinuïtat clara entre les papil·les grosses i els tricomes simples, petits.

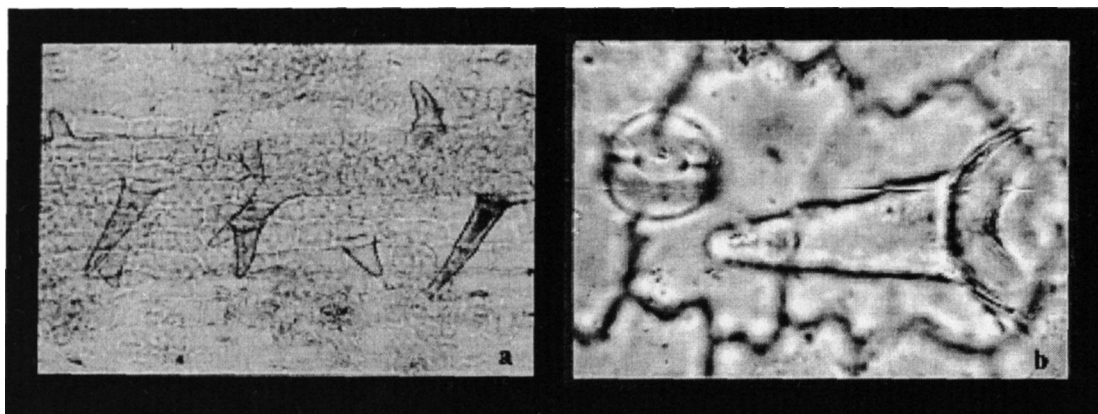
Diversos autors fan una valoració negativa de la utilització de les papil·les i els tricomes com a caràcters de pes taxonòmic (STACE, 1965; DILCHER, 1974; WILKINSON, 1979), car consideren que són elements molt variables en funció de les condicions ambientals en què es desenvolupen. L'absència o la presència de tricomes o de papil·les en una part concreta de la planta pot ser un caràcter hereditari simple (ROLLINS, 1958). L'experiència obtinguda amb la utilització d'aquests caràcters amb finalitats taxonòmiques du a la conclusió que la mera presència o absència de pèls pot ser trivial, però que el tipus de tricoma sol ser un caràcter valuós per a propòsits taxonòmics (METCALFE & CHALK, 1950). Finalment, altres autors consideren que, tant la presència com les dimensions de tricomes i papil·les són caràcters taxonòmics a tenir en compte. L'existència d'opinions tant diversificades ens fa pensar que la utilització d'aquest tipus de caràcters pot ser interessant en alguns tàxons i no gens en d'altres.

Pel que fa al gènere que ens ocupa, la majoria dels tàxons estudiats són totalment glabres (*D. pyrenaicus*, *D. attenuatus*, *D. pungens*, *D. hispanicus*, *D. rusciniensis*, *D. brachyanthus*, *D. multiceps*, *D. praepyrenaicus* i *D. costae*). Existeix un grup d'espècies però, que presenten pubescència localitzada exclusivament a la base dels pètals (*D. hyssopifolius*, *D. broteri*, *D. seguieri* i *D. carthusianorum*) i encara un altre grup constituït per *D. vigoi*, *D. benearnensis* i *D. barbatus* per als quals la pubescència dels pètals es un caràcter variable. Únicament *D. deltoides* presenta papil·les a tota la superfície de l'epidermis; i *D. armeria* és pubescent de manera generalitzada. Cal dir, però, que algunes de les espècies considerades glabres poden presentar, esporàdicament, una pubescència més o menys generalitzada (*D. broteri*) o localitzada en parts concretes de la planta, com per exemple al marge de les fulles (*D. multiceps*, *D. broteri*, *D. costae*, etc.).

*D. deltoides* presenta papil·les a l'epidermis de la tija i de les fulles, de dimensions variables inclús per a un mateix individu, des de les que són una simple convexitat de la cèl·lula epidèrmica fins a les que arriben gairebé a la categoria de tricoma (vegeu la figura 6.10). Sempre són, això sí, unicel·lulars i tenen l'apex més o menys arrodonit. Es disposen paral·lelament als nervis de les fulles i de manera molt laxa.

*D. armeria* és pubescent. Presenta tricomes simples i relativament llargs, segons la classificació de THEOBALD & AL. (1979), que donen un aspecte pubescent a la superfície en què es troben. Histològicament són tricomes pluricel·lulars i uniseriats, amb la base un xic eixamplada i l'apex agut.

Com hem esmentat anteriorment, alguns tàxons presenten una certa variabilitat pel que fa als caràcters relatius a la pilositat. Així, doncs, es possible trobar individus pertanyents a tàxons típicament glabres que de manera ocasional poden presentar papil·les o tricomes a determinades zones de la planta (*D. multiceps*, *D. broteri*, *D. costae*), o bé individus de *D. armeria* d'epidermis glabra; a més de la variabilitat d'alguns tàxons (*D. benearnensis*, *D. vigoi*, *D. barbatus*) en la pubescència dels pètals a que ja ens hem referit anteriorment.



**Figura 6.10.** Formacions epidèrmiques. a) *D. deltoides*: papil·les disposades peral·lèlament al nervi principal, ×10; b) *D. deltoides*: detall d'una papil·la, ×50.

### 6.3.3. Els estomes

#### 6.3.3.1. El tipus estomàtic

Tal i com hem dit anteriorment, l'estructura i l'ontogènia dels estomes són els caràcters epidèrmics de què més s'ha escrit en els darrers 20 anys. Una de les conseqüències d'això és la proliferació terminològica referent als diferents tipus d'estomes.

Hi ha dos sistemes principals de classificació dels tipus estomàtics. Un distingeix els complexos estomàtics adults segons criteris morfològics (VESQUE, 1889; METCALFE & CHALK, 1950; DILCHER, 1974; WILKINSON, 1979; etc.); l'altre es basa en el desenvolupament d'aquests complexos estomàtics (PANT, 1965; STEVENS & MARTIN, 1978; etc.). Existeix, encara, un tercer tipus de classificació que intenta combinar ambdós criteris de classificació (FRYNS-CLAESSENS & COTTEM, 1973), cosa que complica encara més la terminologia en ús.

Nosaltres estem d'acord amb RASMUSSEN (1981), el qual opina que el desenvolupament del complex estomàtic i el seu aspecte adult poden considerar-se com a caràcters independents ja que, d'acord amb els coneixements actuals, es pot afirmar que diferents models de desenvolupament poden donar lloc a estructures adultes idèntiques i, a la inversa, seqüències semblants de divisions cel·lulars poden donar lloc a estructures adultes diferents. En conseqüència, no es recomana la utilització d'una terminologia combinada.

Pel que fa a la morfologia del complex estomàtic adult, els estomes del gènere *Dianthus* són de tipus diacític, (METCALFE & CHALK, 1950), és a dir, estan envoltats per un parell de cèl·lules subsidiàries, les parets comunes de les quals formen un angle recte amb les cèl·lules guarda (vegeu la figura 6.11).

Segons la classificació ontogenètica, els estomes del gènere *Dianthus*, són de tipus mesoperígin (PANT, 1965; INAMDAR, 1969; STEVENS & MARTIN, 1978).

Hi ha uniformitat absoluta dins del gènere pel que fa al tipus estomàtic, tant des del punt de vista morfològic, com des del punt de vista ontogenètic.

### L'aparell estomàtic en secció transversal

La secció transversal dels estomes pot revelar característiques que no són observables en visió superficial. Una d'aquestes característiques és la disposició de l'estoma respecte de l'epidermis (enfonsat o aixecat). En el cas dels estomes "enfonsats", una secció permet veure si la disposició sota el nivell de l'epidermis es deu al gruix de la cutícula o al de les cèl·lules epidèrmiques.

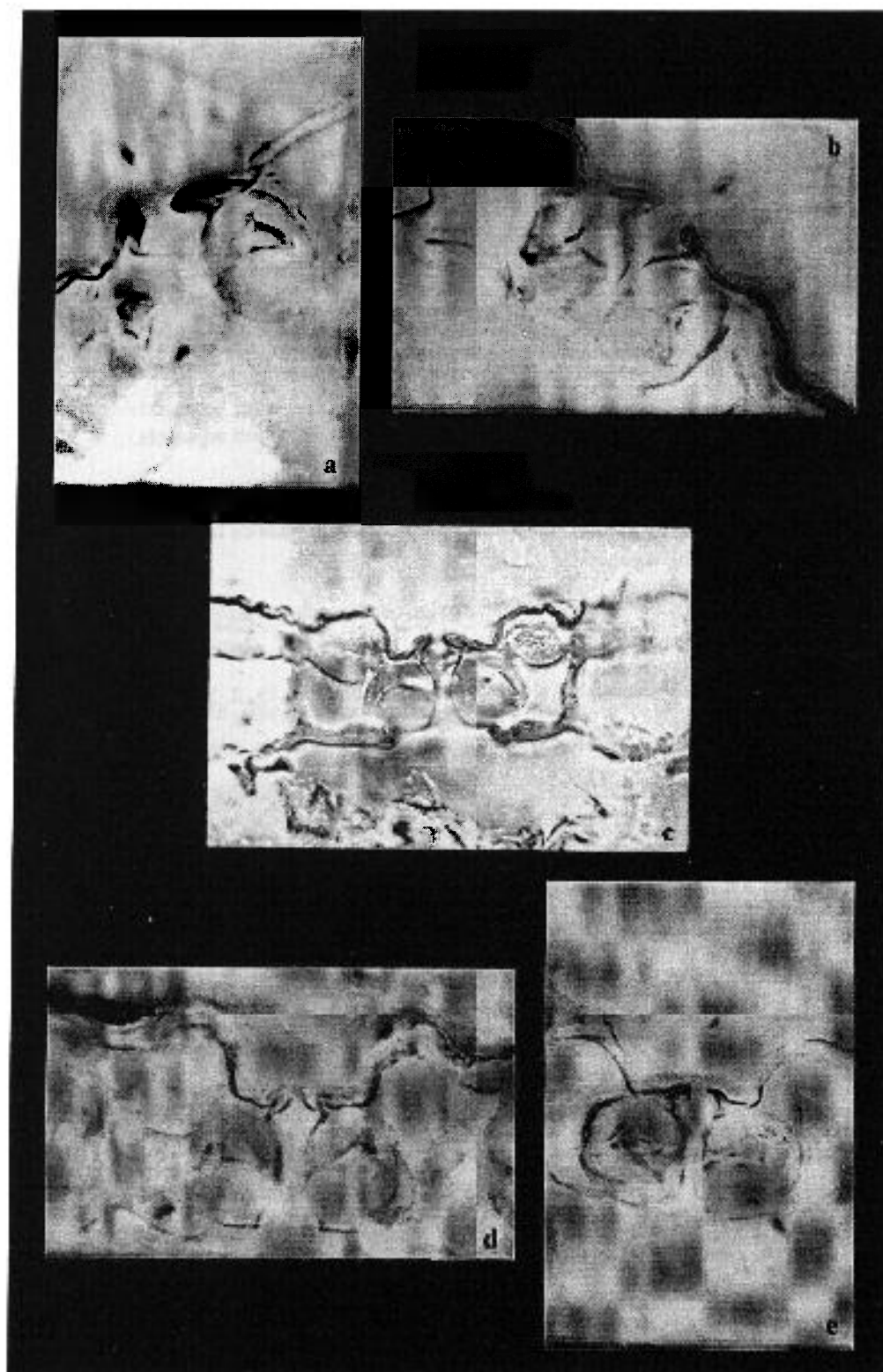
CAROLIN (1954) va descriure per al gènere *Dianthus* tres tipus principals (amb diferents subtipus) d'aparells estomàtics vistos en secció transversal:

- 1 - No enfonsats a l'epidermis
  - a) Lleugerament enlairats
  - b) No enlairats
- 2 - Enfonsats a causa de l'existència d'una cutícula gruixuda.
- 3 - Enfonsats a causa d'una depressió generada per les cèl·lules epidèrmiques adjacents.
  - a) Lleugerament enfonsats
  - b) Profundament enfonsats, però les cèl·lules guarda no enfonsades en les parets laterals de les cèl·lules epidèrmiques adjacents
  - c) Profundament enfonsats i amb les cèl·lules guarda enfonsades en les parets laterals de les cèl·lules epidèrmiques adjacents.

En el conjunt dels tàxons estudiats hem trobat estomes de tipus 1b, 2, 3a i 3b (vegeu la figura 6.12).



**Figura 6.11.** Estomes de tipus diacític. a) *D. attenuatus*, x10; b) *D. benearnensis*, x10.



**Figura 6.12.** Tipus estomàtics en secció transversal. Tipus I (no enfonsats a l'epidermis): **a)** *D. pyrenaicus x benearnensis*, x100; **b)** *D. pyrenaicus* (Pirineu Central), x100. Tipus II (enfonsats a causa d'una cutícula gruixuda): **c)** *D. seguieri*, x100. Tipus III (enfonsats a causa d'una depressió generada per les cèl·lules epidèrmiques adjacents): **d)** *D. attenuatus*, x100; **e)** *D. pyrenaicus* (Cerdanya), x100.

L'anàlisi i la posterior comparació del tipus estomàtic dels diferents tàxons posen clarament de manifest que, en el cas del gènere *Dianthus*, el grau d'enfonsament dels estomes és un caràcter fortament dependent dels factors ecològics externs. Com a prova de la influència de l'ambient en el grau d'enfonsament dels estomes, esmentarem la variabilitat trobada a aquest nivell dins d'un determinat tàxon. Aquest es el cas, per exemple, de *D. benearnensis*, el qual pot presentar estomes de tipus 1b i de tipus 2.

Aquesta observació està en contra de l'opinió de CAROLIN (1954), el qual considera que les espècies del gènere *Dianthus* són majoritàriament de creixement lent i ocupen hàbitats oberts, i que, per tant, les diferències induïdes per factors ecològics no són significatives; les diferències importants dependran, doncs, de factors genètics, premissa amb la qual estem en total desacord.

Els nostres resultats estan en total acord amb l'opinió de WILKINSON (1979) quan diu que el grau d'enfonsament dels estomes està fortament sotmès al control de factors ambientals, ja que hem trobat una forta correlació entre el tipus estomàtic i el grau de xericitat ambiental. En termes generals, podem afirmar que els tàxons que ocupen hàbitats hídrics més favorables presenten estomes de tipus 1 (*D. deltoides*, algunes poblacions de *D. pyrenaicus* (Pirineu Central) i algunes poblacions de *D. pyrenaicus* x *benearnensis*), mentre que els que viuen en ambients xèrics presenten estomes de tipus 2 ó 3 (*D. pyrenaicus*, *D. attenuatus*, algunes poblacions de *D. seguieri*). En conseqüència, i al revés que CAROLIN (1954), considerem que el tipus estomàtic vist en secció transversal no és pas un caràcter útil a l'hora d'establir relacions entre els diferents tàxons del gènere.

#### 6.3.3.2. Estudi previ de la variabilitat interspecífica, intraspecífica e intraindividual

Amb la finalitat d'esbrinar si els diferents tipus de mesures estomàtiques podien ser considerats, a priori, com a bons caràcters taxonòmics per al gènere *Dianthus*, hem analitzat la variabilitat interspecífica d'aquests paràmetres mitjançant diversos mètodes estadístics (anàlisi de la varianza i *t* de Student). Anàlogament, hem utilitzat aquests mateixos mètodes estadístics per tal d'establir el tipus de mostreig més adequat a les nostres necessitats, quant al nombre d'individus de cada tàxon que calia examinar i al nombre mínim de mesures que calia prendre.

##### Anàlisi de la variabilitat interspecífica

Per tal de comprovar si existien diferències significatives entre els diversos tàxons pel que fa als caràcters estomàtics (longitud, L, i amplada, A, dels estomes), vàrem estudiar la variabilitat interspecífica d'aquests caràcters i aplicàrem l'anàlisi de la varianza de la longitud i l'amplada dels estomes en el cas de *D. carthusianorum*, *D. pyrenaicus* i *D. benearnensis*. Per a cadascun d'aquests tàxons, vàrem realitzar un total de 50 mesures per caràcter, obtingudes a partir de 5 individus diferents. Els tàxons foren escollits en funció de les seves possibles relacions de parentiu, ja que, per una banda, *D. carthusianorum* és un taxon ben individualitzat, mentre que *D. pyrenaicus* i *D. benearnensis* són més propers entre ells. Els resultats obtinguts, exposats a la taula 6.3, indiquen que les diferències entre els tàxons comparats són estadísticament significatives per a qualsevol de les dues variables mesurades (a un nivell de probabilitat inferior a 0,05, es considera que les diferències entre els grups comparats són estadísticament significatives).

| Anàlisi de la<br>variança | carthusian.-pyrenaicus |        | pyrenaicus-benearnensis |        | carthu.-pyren.-benear. |        |
|---------------------------|------------------------|--------|-------------------------|--------|------------------------|--------|
|                           | L                      | A      | L                       | A      | L                      | A      |
| F                         | 409,18                 | 412,78 | 341,93                  | 227,02 | 220,90                 | 203,77 |
| Nivell de probabilitat    | 0,0000                 | 0,0000 | 0,0000                  | 0,0000 | 0,0000                 | 0,0000 |

**Taula 6.3.** Anàlisi de la variabilitat interspecífica per a les dimensions estomàtiques. **carthu:** *D. carthusianorum*; **pyren:** *D. pyrenaicus*; **benear:** *D. benearnensis*.

**Anàlisi de la variabilitat intraspecífica. Establiment del nombre d'individus per tàxon a mesurar.**

Per tal d'establir el nombre d'individus de cada tàxon que ens calia examinar, vàrem utilitzar també l'anàlisi de la variança a fi de comprovar si existeixen diferències significatives entre els diferents individus d'una mateixa espècie. Si no existeixen diferències, pot ser suficient mesurar un únic individu; en canvi, si hi ha diferències, ens caldrà establir el nombre mínim d'individus a estudiar mitjançant altres mètodes estadístics.

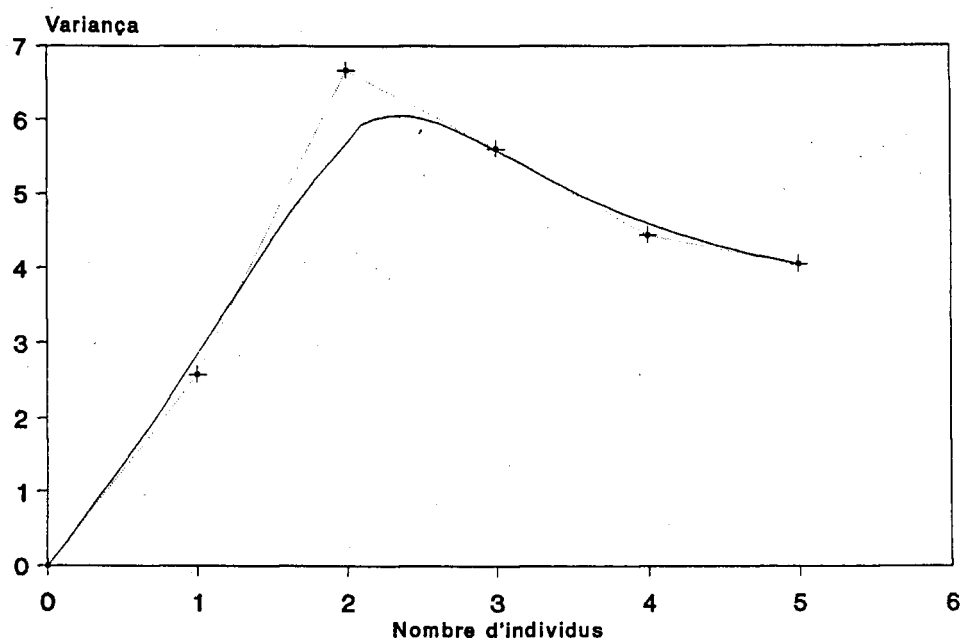
Per a relitzar aquesta anàlisi prenguérem 10 individus de *D. carthusianorum* i altres 10 de *D. pyrenaicus*. A cada individu realitzàrem 10 mesures per a cadascun dels caràcters analitzats (L, longitud de l'estoma, A, amplada de l'estoma i L/A, relació entre la longitud i l'amplada de l'estoma). Els resultats obtinguts s'exposen a la taula 6.4.

| Anàlisi de la<br>variança | <i>D. carthusianorum</i> |        |        | <i>D. pyrenaicus</i> |        |       |
|---------------------------|--------------------------|--------|--------|----------------------|--------|-------|
|                           | L                        | A      | L/A    | L                    | A      | L/A   |
| F                         | 9,90                     | 4,35   | 4,48   | 9,62                 | 5,77   | 0,89  |
| Nivell de probabilitat    | 0,00001                  | 0,0049 | 0,0042 | 0,00001              | 0,0007 | 0,475 |

**Taula 6.4.** Anàlisi de la variabilitat intraspecífica per a les dimensions estomàtiques.

A un nivell de probabilitat superior a 0,05 podem considerar que no hi ha diferències significatives entre les mostres estudiades (en aquest cas, els diferents individus de cada tàxon). Els resultats obtinguts indiquen que existeixen diferències significatives entre els diferents individus mesurats, excepte per a la variable L/A a *D. pyrenaicus*.

El següent objectiu fou el d'establir el nombre d'individus necessari per tal que la mostra fos representativa. Amb aquesta finalitat estudiàrem la distribució de la variança de la longitud dels estomes per a *D. pyrenaicus*, i consideràrem que la dimensió òptima de la mostra a considerar correspon al punt en què la variança s'estabilitza.

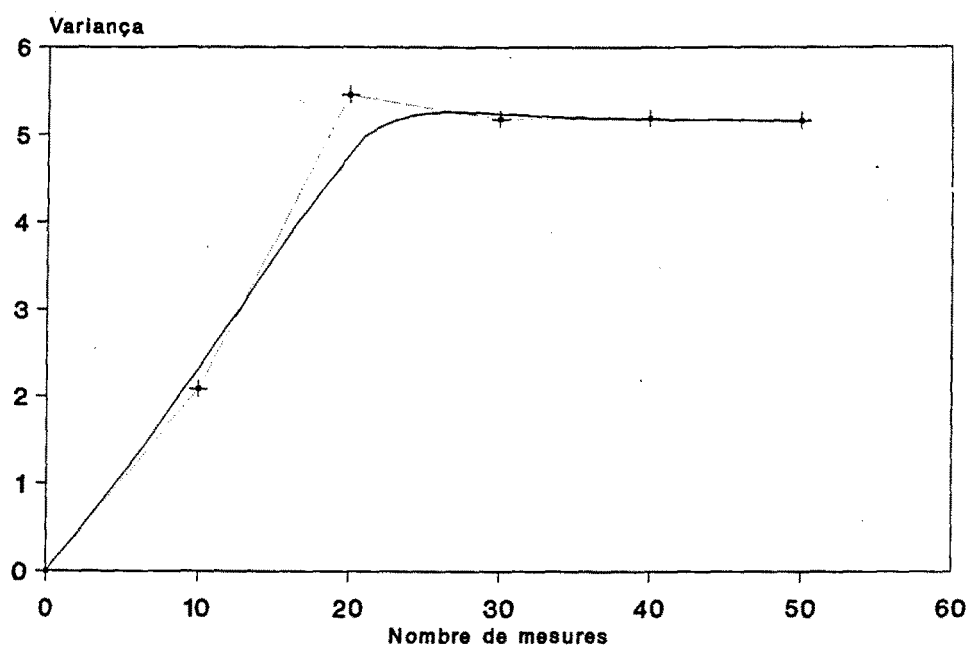


**Figura 6.13.** Distribució de la variança de la longitud dels estomes (L) per a *D. pyrenaicus* en funció dels individus mesurats.

Com pot observar-se a la figura 6.13, a partir del segon individu la variança comença a disminuir, i a partir del cinquè gairebé s'estabilitza, per la qual cosa hem considerat com a dimensió òptima de la mostra a partir de 5 individus per tàxon.

#### **Anàlisi de la variabilitat intraindividual. Nombre de mesures per individu.**

El següent pas fou establir el nombre necessari de mesures per individu per tal que aquell no afecti els resultats obtinguts. Seguint el mateix procés que per establir el nombre d'individus, vàrem estudiar la distribució que segueix la variança en funció del nombre de mesures per individu, i vàrem considerar que a partir que aquesta s'estabilitza el nombre de mesures ja es suficient. Aquesta anàlisi s'ha fet per a l'amplada de l'estoma de *D. pyrenaicus*. El resultat obtingut es el representat a la figura 6.14.



**Figura 6.14.** Distribució de la variança de l'amplada dels estomes (A) per a *D. pyrenaicus* en funció del nombre de mesures realitzades per individu.

La variança comença a disminuir a partir de les 20 mesures per individu; i a partir de 30, gairebé s'estabilitza. Hem considerat, per tant, que 30 mesures per individu era un nombre adequat.

#### **Anàlisi de la variabilitat intraindividual. Comparació de l'anvers i el revers foliars.**

Per tal de veure si existeixen variacions entre les dimensions dels estomes d'una i altra superfície de la fulla, hem realitzat un test *t* de Student per a diversos tàxons, comparant les superfícies adaxial i abaxial de les fulles. Els resultats obtinguts s'exposen a la taula 6.5.

| T Student              | <i>D. carthusianorum</i> |       | <i>D. pyrenaicus</i> |       |
|------------------------|--------------------------|-------|----------------------|-------|
|                        | L                        | A     | L                    | A     |
| T (2 cues)             | 4,531                    | 1,983 | -0,511               | 0,520 |
| Nivell de probabilitat | 0,000                    | 0,050 | 0,610                | 0,604 |

**Taula 6.5.** Comparació de les dimensions estomàtiques de les superfícies adaxial i abaxial de les fulles.



Igual com passa amb l'anàlisi de la variança, per a un nivell de probabilitat superior a 0,05 podem considerar que no existeixen diferències significatives entre les superfícies adaxial i abaxial de les fulles. Els resultats obtinguts indiquen que en el cas de *D. pyrenaicus* no existeixen diferències entre les mesures realitzades en una i altra superfície foliar; per a *D. carthusianorum*, en canvi, si que hi ha diferències i, a més a més, en aquest cas, la variabilitat dels caràcters mesurats és més alta en el revers, en contra del que passa a la majoria d'altres espècies (WILKINSON, 1979); a causa, probablement, que sobre el revers foliar es més freqüent l'existència de zones sense estomes (damunt els nervis, per exemple). Tenint en compte aquests resultats, hem considerat convenient realitzar totes les mesures estomàtiques a partir de mostres de la superfície adaxial de la fulla, per tal que les dades siguin comparables.

A l'hora de comparar les superfícies adaxial i abaxial de les fulles, existeix un altre índex que dóna idea del grau de isolateralitat foliar. Es tracta de la relació entre el nombre d'estomes de la superfície adaxial i el nombre d'estomes de la superfície abaxial. Aquest quocient pren valors propers a 1 a les fulles isolaterals, mentre que a les fulles bifacials és sempre inferior a 1. En el cas del gènere *Dianthus*, el resultat d'aquesta relació no és uniforme per al conjunt del gènere. Podem trobar tàxons amb les fulles isolaterals o gairebé (és el cas dels tàxons amb fulles linears, per als quals l'esmentat quocient pren valors propers a 1), i d'altres amb les fulles marcadament bifacials, com passa a *D. armeria* o *D. barbatus*, tàxons en els quals el nombre d'estomes de la superfície abaxial és molt més elevat i, per tant, la proporció estomes de la superfície adaxial/estomes de la superfície abaxial és molt baixa.

Com a resultat d'aquesta anàlisi previa de la variabilitat, podem concloure, en primer lloc, que les dimensions estomàtiques poden comportar-se a priori com a bons caràcters taxonòmics, ja que existeixen diferències significatives entre les mesures realitzades en els diferents tàxons. Hem establert en 5 el nombre mínim d'individus a mesurar de cada tàxon, i en 30 el nombre mínim de mesures per individu. Finalment, i atès que poden existir diferències entre els resultats obtinguts per a una i altra superfície foliar, hem realitzat totes les mesures a partir de mostres de la cara adaxial.

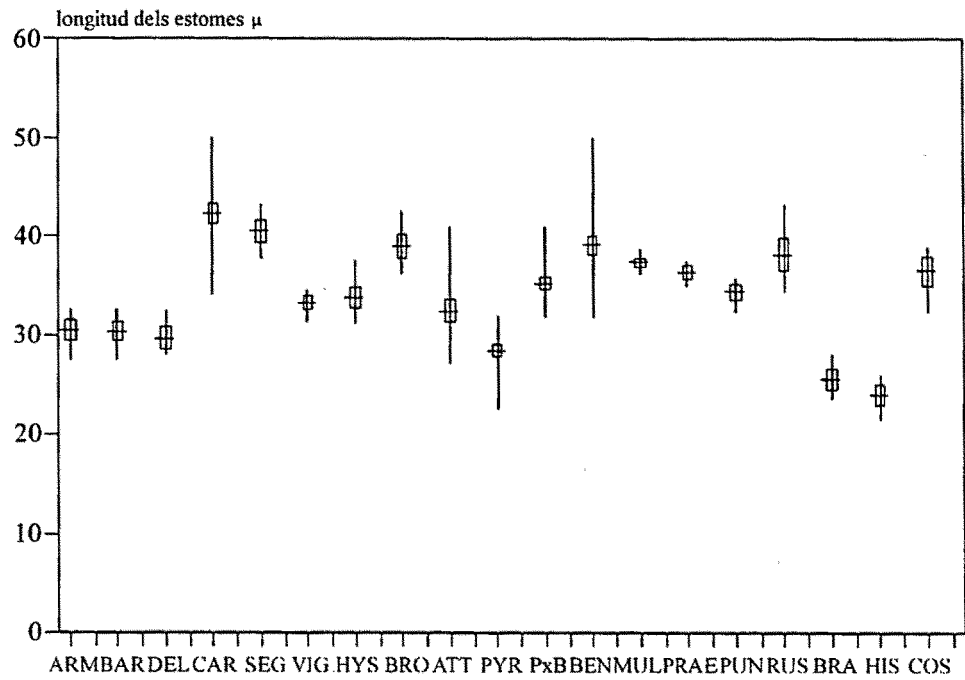
## 6.3.3.3. Resultats de les mesures realitzades

A continuació adjuntem les taules de resultats obtinguts per als diferents caràcters estomàtics mesurats (Longitud, Amplada, Relació L/A, Àrea, Densitat i Índex estomàtic) i les gràfiques corresponents.

## Longitud dels estomes

| Tàxon                       | $\bar{x}$ | s    | Interval de variació | I. C.      |
|-----------------------------|-----------|------|----------------------|------------|
| <i>D. armeria</i>           | 30,50     | 1,68 | 27,5 - 32,5          | $\pm 1,04$ |
| <i>D. barbatus</i>          | 30,37     | 1,56 | 27,5 - 32,5          | $\pm 0,96$ |
| <i>D. deltoides</i>         | 29,70     | 1,78 | 28,1 - 32,4          | $\pm 1,10$ |
| <i>D. carthusianorum</i>    | 42,35     | 3,88 | 34,1 - 49,9          | $\pm 1,07$ |
| <i>D. seguieri</i>          | 40,50     | 1,78 | 37,8 - 43,2          | $\pm 1,10$ |
| <i>D. vigoi</i>             | 33,26     | 1,11 | 31,3 - 34,5          | $\pm 0,68$ |
| <i>D. hyssopifolius</i>     | 33,75     | 1,66 | 31,2 - 37,5          | $\pm 1,02$ |
| <i>D. broteri</i>           | 39,00     | 1,93 | 36,2 - 42,5          | $\pm 1,19$ |
| <i>D. attenuatus</i>        | 32,44     | 3,97 | 27,3 - 40,9          | $\pm 1,10$ |
| <i>D. pyrenaicus</i>        | 28,49     | 2,01 | 22,7 - 31,8          | $\pm 2,01$ |
| <i>D. pyr. x D. benear.</i> | 35,26     | 2,01 | 31,8 - 40,9          | $\pm 0,55$ |
| <i>D. benearnensis</i>      | 39,13     | 3,53 | 31,8 - 50,0          | $\pm 0,97$ |
| <i>D. multiceps</i>         | 37,37     | 0,70 | 36,2 - 38,7          | $\pm 0,43$ |
| <i>D. praepyrenaicus</i>    | 36,37     | 1,09 | 35,0 - 37,5          | $\pm 1,09$ |
| <i>D. pungens</i>           | 34,45     | 1,29 | 32,4 - 35,6          | $\pm 0,79$ |
| <i>D. ruscinonensis</i>     | 38,23     | 2,70 | 34,5 - 43,2          | $\pm 1,67$ |
| <i>D. brachyanthus</i>      | 25,59     | 1,61 | 23,7 - 28,1          | $\pm 0,99$ |
| <i>D. hispanicus</i>        | 24,08     | 1,61 | 21,6 - 25,9          | $\pm 0,99$ |
| <i>D. costae</i>            | 36,50     | 2,37 | 32,4 - 38,8          | $\pm 1,46$ |

Taula 6.6. Longitud dels estomes (en  $\mu$ ).



**Figura 6.15.** Test de Simpson & Roe per a la longitud dels estomes.

A la vista dels resultats (vegeu la taula 6.5 i la figura 6.15), la longitud dels estomes apareix com un caràcter força útil taxonòmicament, ja que presenta una considerable variabilitat en el conjunt dels tàxons i en canvi és, en general, força constant per a un tàxon concret, de tal manera que permet caracteritzar alguns dels tàxons estudiats o, com a mínim, grups de tàxons relacionats. *D. carthusianorum* i *D. seguieri* són les espècies que presenten els estomes de més longitud, seguits d'aprop per *D. broteri*, *D. benearnensis*, *D. ruscinonensis* i *D. costae*. A l'extrem oposat se situen tàxons com *D. hispanicus* o *D. brachyanthus*, que posseeixen els estomes més curts, seguits de *D. pyrenaicus* i de *D. armeria*, *D. barbatus* i *D. deltoides*. La resta de tàxons ocupen posicions intermèdies entre els dos grups esmentats pel que fa a la longitud dels estomes.

Pel que fa a la variabilitat intraspecífica *D. benearnensis*, *D. carthusianorum* i *D. attenuatus* són els tàxons més variables. El marge de variabilitat per la resta d'espècies, tal i com ja hem dit, és força petit.

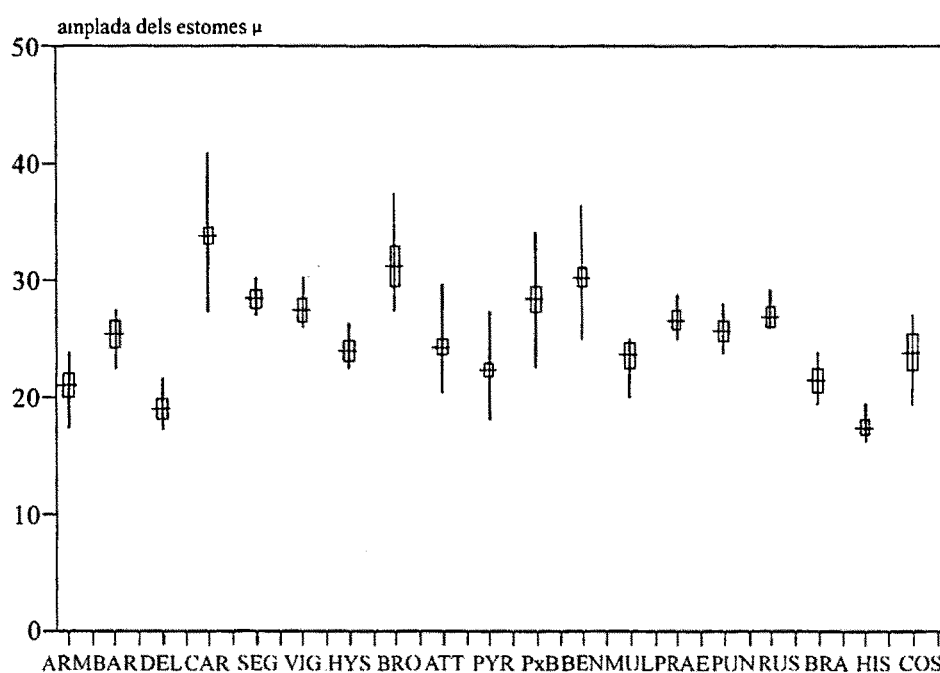
Segons WILKINSON (1979), existeix una certa correlació entre les dimensions estomàtiques i la humitat ambiental, de tal manera que als ambients més humits corresponen dimensions estomàtiques més petites i viceversa. En el nostre cas, això no es compleix si considerem el conjunt del gènere, car coincideix que els dos tàxons que presenten els estomes de menys longitud, *D. hispanicus* i *D. brachyanthus*, ocupen, de manera característica, ambients marcadament xèrics. La premissa de WILKINSON sí que resulta certa, en canvi, en el cas de tàxons com *D. armeria*, *D. barbatus* i *D. deltoides*, atès que la longitud dels seus estomes és petita i alhora ocupen ambients amb una disponibilitat hídrica més alta.

Cal esmentar també el comportament del caràcter a què ens referim en el grup *D. pyrenaicus* x *D. benearnensis*, ja que, com podia esperar-se, ocupa posicions intermèdies entre els dos tàxons relacionats (*D. pyrenaicus* i *D. benearnensis*).

#### Amplada dels estomes

| Tàxon                       | $\bar{x}$ | s    | Interval de variació | I. C.      |
|-----------------------------|-----------|------|----------------------|------------|
| <i>D. armeria</i>           | 21,00     | 1,64 | 17,5 - 23,7          | $\pm 1,01$ |
| <i>D. barbatus</i>          | 25,37     | 1,86 | 22,5 - 27,5          | $\pm 1,15$ |
| <i>D. deltoides</i>         | 19,00     | 1,45 | 17,2 - 21,6          | $\pm 0,89$ |
| <i>D. carthusianorum</i>    | 33,76     | 2,59 | 27,2 - 40,9          | $\pm 0,71$ |
| <i>D. seguierei</i>         | 28,51     | 1,04 | 27,0 - 30,2          | $\pm 0,64$ |
| <i>D. vigoi</i>             | 27,43     | 1,62 | 25,9 - 30,2          | $\pm 1,00$ |
| <i>D. hyssopifolius</i>     | 24,00     | 1,41 | 22,5 - 26,2          | $\pm 0,87$ |
| <i>D. broteri</i>           | 31,25     | 2,82 | 27,5 - 37,5          | $\pm 1,74$ |
| <i>D. attenuatus</i>        | 24,31     | 2,30 | 20,4 - 29,5          | $\pm 0,63$ |
| <i>D. pyrenaicus</i>        | 22,35     | 2,26 | 18,2 - 27,3          | $\pm 0,62$ |
| <i>D. benearnensis</i>      | 30,22     | 2,91 | 25,0 - 36,4          | $\pm 0,80$ |
| <i>D. pyr. x D. benear.</i> | 28,40     | 3,82 | 22,7 - 34,1          | $\pm 1,05$ |
| <i>D. multiceps</i>         | 23,62     | 1,71 | 20,0 - 25,0          | $\pm 1,06$ |
| <i>D. praepyrenaicus</i>    | 26,62     | 1,32 | 25,0 - 28,7          | $\pm 0,81$ |
| <i>D. pungens</i>           | 25,70     | 1,42 | 23,7 - 28,1          | $\pm 0,88$ |
| <i>D. ruscinonensis</i>     | 26,89     | 1,38 | 25,9 - 29,2          | $\pm 0,85$ |
| <i>D. brachyanthus</i>      | 21,49     | 1,64 | 19,4 - 23,7          | $\pm 1,02$ |
| <i>D. hispanicus</i>        | 17,49     | 0,99 | 16,2 - 19,4          | $\pm 0,61$ |
| <i>D. costae</i>            | 23,86     | 2,51 | 19,4 - 27,0          | $\pm 1,55$ |

Taula 6.7. Amplada dels estomes (en  $\mu$ ).



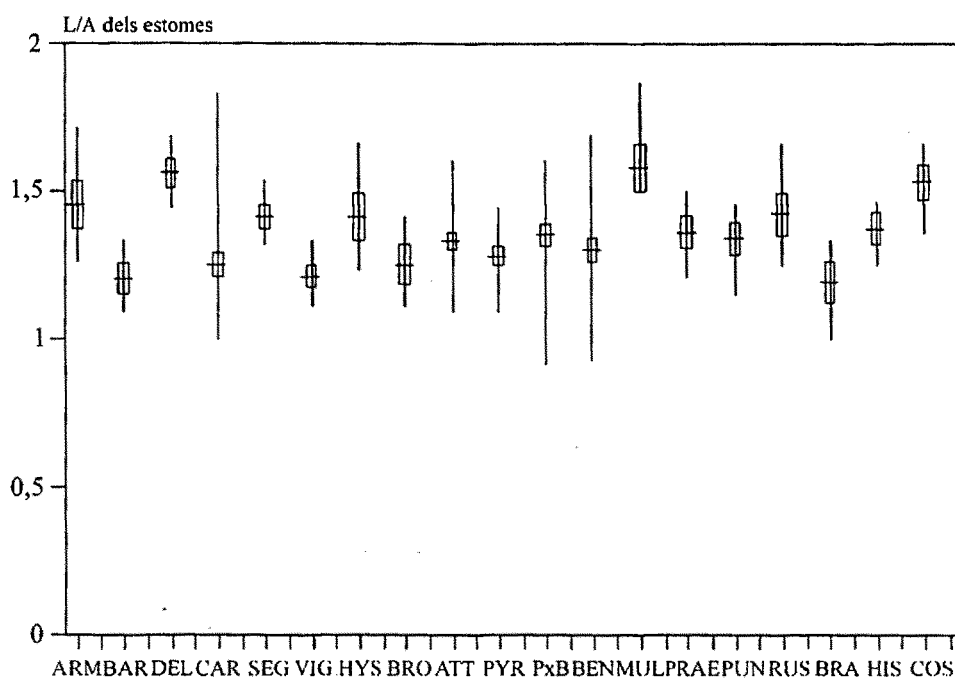
**Figura 6.16.** Test de Simpson & Roe per a l'amplada dels estomes.

L'amplada dels estomes no permet una caracterització dels tàxons tan bona com en el cas de la longitud, ja que la superposició dels intervals de variació dels diferents tàxons és més important (vegeu la taula 6.7 i la figura 6.16). *D. hispanicus* i *D. deltoides* són les espècies que posseeixen els estomes d'amplada més petita, i *D. carthusianorum* i *D. broteri* els més amples. Per a la resta de tàxons, l'amplada dels estomes és molt semblant en tots els casos. La variabilitat intraspecífica del caràcter no és gaire gran, excepte en el cas de *D. carthusianorum* i en el dels tàxons pertanyents al grup constituït per *D. attenuatus*, *D. pyrenaicus*, *D. pyrenaicus* x *D. benearnensis* i *D. benearnensis*. Per a aquest caràcter, el grup *D. pyrenaicus* x *D. benearnensis* ocupa novament posicions intermèdies entre els dos tàxons parentals.

## Longitud / Amplada dels estomes

| Tàxon                       | $\bar{x}$ | s    | Interval de variació | I. C.      |
|-----------------------------|-----------|------|----------------------|------------|
| <i>D. armeria</i>           | 1,45      | 0,13 | 1,26 - 1,71          | $\pm 0,08$ |
| <i>D. barbatus</i>          | 1,20      | 0,08 | 1,09 - 1,33          | $\pm 0,05$ |
| <i>D. deltoides</i>         | 1,56      | 0,08 | 1,44 - 1,68          | $\pm 0,05$ |
| <i>D. carthusianorum</i>    | 1,25      | 0,15 | 1,00 - 1,83          | $\pm 0,04$ |
| <i>D. seguieri</i>          | 1,41      | 0,07 | 1,32 - 1,53          | $\pm 0,04$ |
| <i>D. vigoi</i>             | 1,21      | 0,07 | 1,11 - 1,33          | $\pm 0,04$ |
| <i>D. hyssopifolius</i>     | 1,41      | 0,13 | 1,23 - 1,66          | $\pm 0,08$ |
| <i>D. broteri</i>           | 1,25      | 0,11 | 1,11 - 1,41          | $\pm 0,06$ |
| <i>D. attenuatus</i>        | 1,33      | 0,13 | 1,09 - 1,60          | $\pm 0,03$ |
| <i>D. pyrenaicus</i>        | 1,28      | 0,11 | 1,09 - 1,44          | $\pm 0,03$ |
| <i>D. pyr. x D. benear.</i> | 1,35      | 0,16 | 0,92 - 1,60          | $\pm 0,04$ |
| <i>D. benearnensis</i>      | 1,30      | 0,16 | 0,93 - 1,69          | $\pm 0,04$ |
| <i>D. multiceps</i>         | 1,58      | 0,13 | 1,50 - 1,87          | $\pm 0,08$ |
| <i>D. praepyrenaicus</i>    | 1,36      | 0,09 | 1,21 - 1,50          | $\pm 0,09$ |
| <i>D. pungens</i>           | 1,34      | 0,09 | 1,15 - 1,45          | $\pm 0,05$ |
| <i>D. ruscinoensis</i>      | 1,42      | 0,12 | 1,25 - 1,66          | $\pm 0,07$ |
| <i>D. brachyanthus</i>      | 1,19      | 0,11 | 1,00 - 1,33          | $\pm 0,06$ |
| <i>D. hispanicus</i>        | 1,37      | 0,09 | 1,25 - 1,46          | $\pm 0,05$ |
| <i>D. costae</i>            | 1,53      | 0,10 | 1,36 - 1,66          | $\pm 0,06$ |

Taula 6.8. Relació L/A dels estomes.



**Figura 6.17.** Test de Simpson & Roe per a la relació L/A dels estomes.

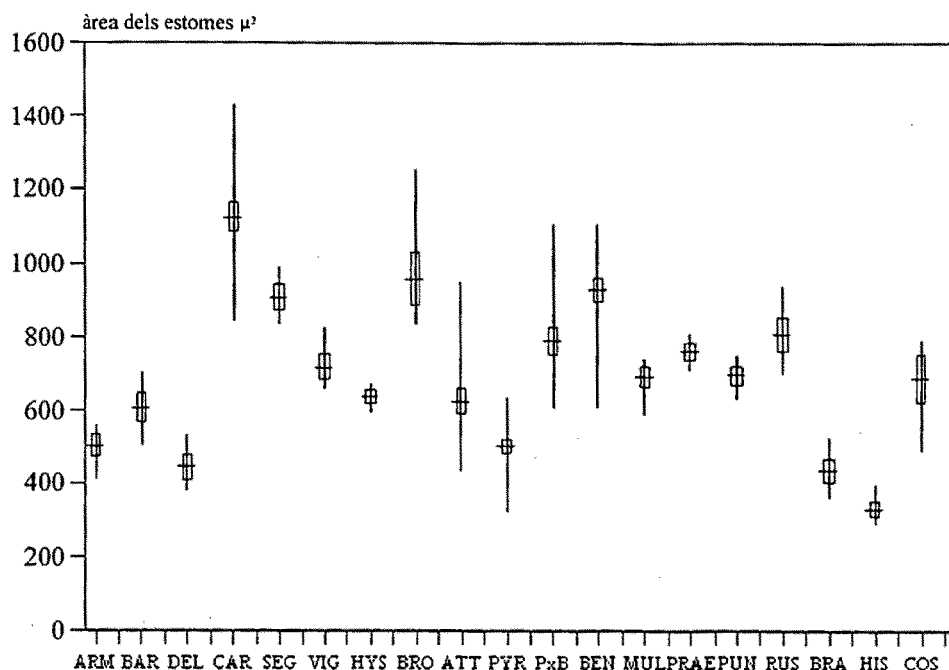
La relació Longitud/Amplada dels estomes no es comporta com un bon caràcter taxonòmic, a causa de l'alt grau de superposició entre els intervals de variació dels diferents tàxons (vegeu la taula 6.8 i la figura 6.17). A la vegada, es tracta d'un caràcter menys constant, dins d'una determinada espècie, que la longitud i l'amplada.

## Àrea de l'estoma

| Tàxon                       | $\bar{x}$ | s      | Interval de variació | I. C.   |
|-----------------------------|-----------|--------|----------------------|---------|
| <i>D. armeria</i>           | 503,14    | 50,12  | 412,3 - 559,6        | ± 31,06 |
| <i>D. barbatus</i>          | 606,10    | 62,71  | 508,1 - 701,9        | ± 38,81 |
| <i>D. deltoides</i>         | 444,66    | 56,39  | 381,1 - 531,3        | ± 34,95 |
| <i>D. carthusianorum</i>    | 1124,11   | 139,36 | 843,6 - 1427,6       | ± 38,62 |
| <i>D. seguieri</i>          | 907,11    | 55,31  | 833,6 - 989,4        | ± 55,31 |
| <i>D. vigo</i>              | 716,92    | 53,33  | 659,6 - 820,8        | ± 33,05 |
| <i>D. hyssopifolius</i>     | 635,18    | 31,32  | 596,4 - 670,0        | ± 19,41 |
| <i>D. broteri</i>           | 958,18    | 113,54 | 836,9 - 1251,7       | ± 70,37 |
| <i>D. attenuatus</i>        | 624,02    | 121,39 | 437,9 - 948,9        | ± 33,64 |
| <i>D. pyrenaicus</i>        | 501,97    | 72,31  | 324,4 - 632,7        | ± 20,04 |
| <i>D. pyr. x D. benear.</i> | 788,68    | 128,47 | 608,3 - 1103,2       | ± 35,61 |
| <i>D. benearnensis</i>      | 928,80    | 120,32 | 608,3 - 1103,2       | ± 33,35 |
| <i>D. multiceps</i>         | 693,11    | 46,04  | 589,0 - 736,3        | ± 28,53 |
| <i>D. praepyrenaicus</i>    | 760,23    | 35,79  | 711,7 - 809,9        | ± 22,18 |
| <i>D. pungens</i>           | 695,21    | 40,99  | 632,1 - 747,5        | ± 25,40 |
| <i>D. ruscinonensis</i>     | 807,71    | 72,94  | 703,5 - 939,9        | ± 45,20 |
| <i>D. brachyanthus</i>      | 436,96    | 51,74  | 362,7 - 524,0        | ± 32,06 |
| <i>D. hispanicus</i>        | 331,43    | 35,28  | 293,1 - 395,7        | ± 21,86 |
| <i>D. costae</i>            | 687,52    | 105,87 | 494,7 - 791,5        | ± 65,61 |

Taula 6.9. Àrea dels estomes (en  $\mu^2$ ).





**Figura 6.18.** Test de Simpson & Roe per a l'àrea dels estomes

L'àrea dels estomes és, evidentment, funció de la seva longitud i de la seva amplada i, per tant, aquest caràcter té un comportament molt semblant al que tenen les esmentades dimensions (vegeu la taula 6.9 i la figura 6.18). *D. hispanicus* i *D. brachyanthus* continuen sent els que presenten estomes de dimensions més petites, malgrat que tots dos tàxons solen ocupar ambients molt xèrics, seguits de *D. deltoides*, *D. pyrenaicus* i *D. armeria*, que en conjunt corresponen als tàxons que presenten estomes de longitud més petita. A l'extrem contrari trobem tàxons com *D. carthusianorum*, *D. broteri*, *D. benearnensis* i *D. seguieri* que, semblantment, coincideixen amb els tàxons amb estomes de longitud més gran.

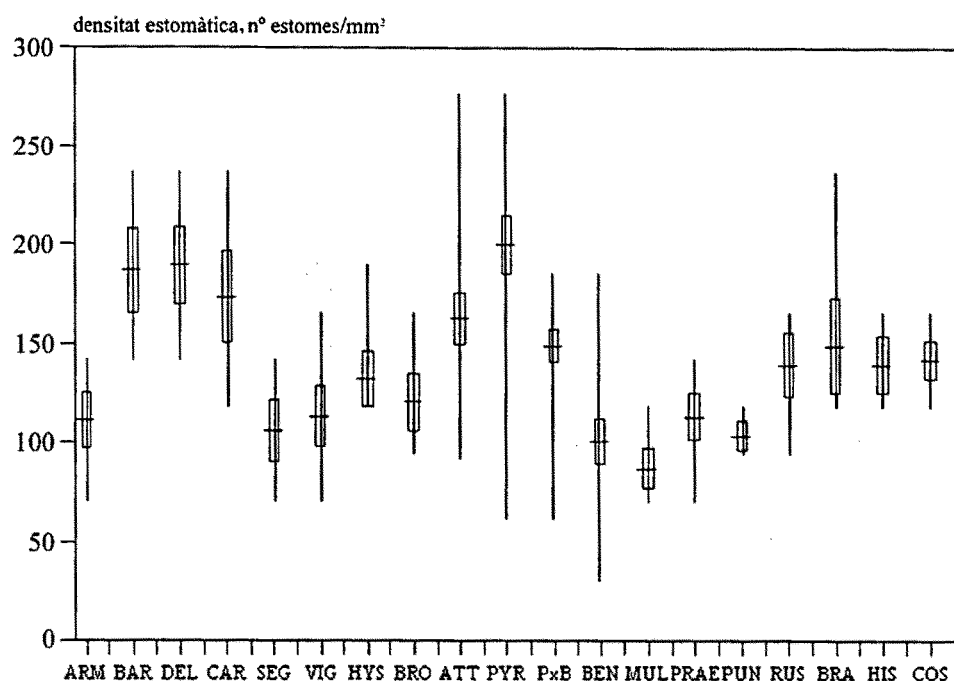
La manera com les condicions ambientals i els factors externs en general afecten les dimensions estomàtiques és difícil de copçar si es té en compte el conjunt dels tàxons considerats. En canvi, si es té en consideració únicament un grup de tàxons relacionats, és més fàcil adonar-se de les respostes de la planta davant de determinats factors. Aquest és el cas, per exemple, del factor altitud; si considerem la totalitat dels tàxons estudiats, no es fa evident cap tendència de les dimensions estomàtiques a disminuir o augmentar en relació amb l'altitud. Si considerem, en canvi, únicament el grup de tàxons *D. seguieri*-*D. vigoi*, es posa clarament de manifest la tendència evidenciada per TARNAVSCHI & PAUCA-COMANESCU (1972) segons la qual les dimensions estomàtiques disminueixen lleugerament amb l'alçada. Entre els dos tàxons esmentats *D. vigoi* viu a altituds superiors que *D. seguieri* i presenta els estomes més petits.

En conjunt l'àrea estomàtica és un caràcter més variable que la longitud o l'amplada dels estomes. Com s'observa a la figura 6.18, els intervals de variació dels diferents tàxons per a aquest caràcter són més amplis.

## Densitat dels estomes

| Tàxon                       | $\bar{x}$ | s     | Interval de variació | I. C.   |
|-----------------------------|-----------|-------|----------------------|---------|
| <i>D. armeria</i>           | 111,31    | 22,46 | 71,05 - 142,09       | ± 13,92 |
| <i>D. barbatus</i>          | 187,08    | 34,32 | 142,09 - 236,82      | ± 21,27 |
| <i>D. deltoides</i>         | 189,45    | 31,57 | 142,09 - 236,82      | ± 19,56 |
| <i>D. carthusianorum</i>    | 173,66    | 37,44 | 118,41 - 236,82      | ± 23,20 |
| <i>D. seguieri</i>          | 106,57    | 25,57 | 71,05 - 142,09       | ± 15,84 |
| <i>D. vigo</i>              | 113,67    | 24,45 | 71,05 - 165,77       | ± 15,15 |
| <i>D. hyssopifolius</i>     | 132,62    | 22,87 | 118,41 - 189,46      | ± 14,17 |
| <i>D. broteri</i>           | 120,77    | 23,54 | 94,73 - 165,77       | ± 14,59 |
| <i>D. attenuatus</i>        | 162,95    | 46,25 | 92,59 - 277,77       | ± 12,81 |
| <i>D. pyrenaicus</i>        | 199,99    | 53,36 | 61,72 - 277,77       | ± 14,79 |
| <i>D. pyr. x D. benear.</i> | 101,22    | 39,45 | 30,86 - 185,18       | ± 8,46  |
| <i>D. benearnensis</i>      | 101,22    | 39,45 | 30,86 - 185,18       | ± 10,93 |
| <i>D. multiceps</i>         | 87,62     | 15,98 | 71,05 - 118,41       | ± 9,90  |
| <i>D. praepyrenaicus</i>    | 113,67    | 18,67 | 71,45 - 142,09       | ± 11,57 |
| <i>D. pungens</i>           | 104,20    | 12,22 | 94,73 - 118,41       | ± 7,57  |
| <i>D. ruscinonensis</i>     | 139,72    | 26,05 | 94,73 - 165,77       | ± 16,14 |
| <i>D. brachyanthus</i>      | 149,19    | 38,75 | 118,41 - 236,82      | ± 24,01 |
| <i>D. hispanicus</i>        | 139,72    | 23,55 | 118,41 - 165,77      | ± 14,59 |
| <i>D. costae</i>            | 142,09    | 15,78 | 118,41 - 165,77      | ± 9,78  |

Taula 6.10. Densitat dels estomes (nombre d'estomes / mm<sup>2</sup>).



**Figura 6.19.** Test de Simpson & Roe per a la densitat dels estomes

La densitat estomàtica és un caràcter que presenta una gran variabilitat intraspecífica, probablement per mor de les fortes influències ambientals a que està sotmès (TIMMERMAN, 1927; LÜCK, 1966) (vegeu la taula 6.10 i la figura 6.19).

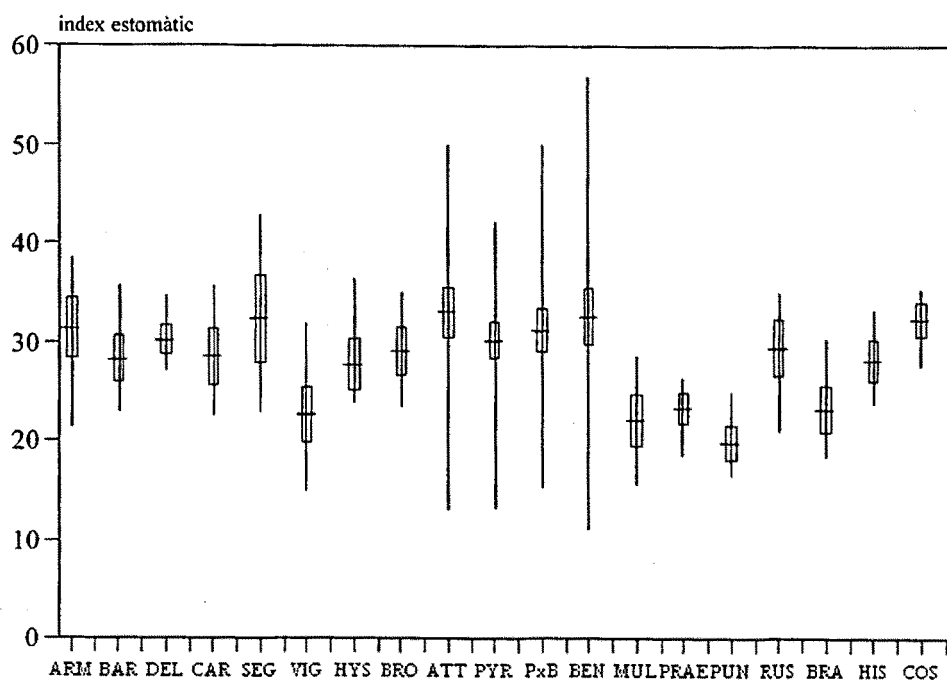
En contra de l'opinió de diversos autors (WILKINSON, 1979) i d'acord amb els resultats obtinguts per CAROLIN (1954), considerant el conjunt dels tàxons estudiats, no existeix una clara correlació inversa entre les dimensions i la densitat estomàtiques. En el nostre cas, per exemple, *D. hispanicus* i *D. brachyanthus* són els tàxons que presenten estomes més petits i no són pas els que tenen una densitat estomàtica més elevada. Per a l'altre grup de tàxons amb estomes petits, el constituït per *D. armeria*, *D. barbatus* i *D. deltoides* sí que és possible observar una certa tendència a presentar densitats estomàtiques elevades. *D. barbatus* i *D. deltoides* presenten una densitat de les més elevades; *D. armeria*, en canvi, se salta la norma. En el cas del grup constituït per *D. pyrenaicus*, *D. pyrenaicus* x *D. benearnensis* i *D. benearnensis* sí que es dona una proporcionalitat inversa entre les dimensions i la densitat estomàtiques. De l'esmentat grup, *D. pyrenaicus* és l'espècie amb els estomes més petits i la densitat estomàtica més alta. *D. benearnensis*, en canvi, és el tàxon amb estomes més grans i densitat més baixa i, com era d'esperar, *D. pyrenaicus* x *D. benearnensis* ocupa posicions intermèdies en tots dos caràcters. Considerant un grup de tàxons relacionats sí que es compleix la tendència a la proporcionalitat inversa entre les dimensions i la densitat dels estomes.

La densitat estomàtica no pot ser considerada un bon caràcter taxonòmic a causa que els amplis intervals de variació que presenten els diferents tàxons fa que quedin superposats uns amb altres. De tots els tàxons, els que constitueixen el grup *D. attenuatus*-*D. pyrenaicus*-*D. benearnensis*, són els que tenen un marge de variació més gran.

## Índex estomàtic

| Tàxon                       | $\bar{x}$ | s     | Interval de variació | I. C.      |
|-----------------------------|-----------|-------|----------------------|------------|
| <i>D. armeria</i>           | 31,40     | 4,90  | 21,42 - 38,46        | $\pm 3,03$ |
| <i>D. barbatus</i>          | 28,27     | 3,73  | 23,07 - 35,71        | $\pm 2,31$ |
| <i>D. deltoides</i>         | 30,22     | 2,43  | 27,27 - 34,61        | $\pm 1,50$ |
| <i>D. carthusianorum</i>    | 28,51     | 4,56  | 22,72 - 35,71        | $\pm 2,82$ |
| <i>D. seguieri</i>          | 32,33     | 7,21  | 23,07 - 42,85        | $\pm 4,46$ |
| <i>D. vigoi</i>             | 22,71     | 4,55  | 15,00 - 31,81        | $\pm 2,82$ |
| <i>D. hyssopifolius</i>     | 27,71     | 4,16  | 23,81 - 36,36        | $\pm 4,16$ |
| <i>D. broteri</i>           | 29,13     | 3,99  | 23,52 - 35,00        | $\pm 3,99$ |
| <i>D. attenuatus</i>        | 33,07     | 9,07  | 13,04 - 50,00        | $\pm 2,51$ |
| <i>D. pyrenaicus</i>        | 30,21     | 6,47  | 13,33 - 42,10        | $\pm 1,79$ |
| <i>D. pyr. x D. benear.</i> | 31,23     | 6,82  | 15,38 - 50,00        | $\pm 2,18$ |
| <i>D. benearnensis</i>      | 32,62     | 10,46 | 11,11 - 57,14        | $\pm 2,89$ |
| <i>D. multiceps</i>         | 22,21     | 4,22  | 15,78 - 28,57        | $\pm 2,61$ |
| <i>D. praepyrenaicus</i>    | 23,33     | 2,71  | 18,75 - 26,31        | $\pm 1,67$ |
| <i>D. pungens</i>           | 19,89     | 2,68  | 16,66 - 25,00        | $\pm 1,66$ |
| <i>D. ruscinonensis</i>     | 29,52     | 4,52  | 21,05 - 35,00        | $\pm 4,52$ |
| <i>D. brachyanthus</i>      | 23,20     | 3,82  | 18,51 - 30,30        | $\pm 2,36$ |
| <i>D. hispanicus</i>        | 28,26     | 3,38  | 23,81 - 33,33        | $\pm 3,38$ |
| <i>D. costae</i>            | 32,39     | 2,76  | 27,77 - 35,29        | $\pm 1,71$ |

Taula 6.11. Índex estomàtic.



**Figura 6.20.** Test de Simpson & Roe per a l'Índex estomàtic.

El comportament de l'índex estomàtic (SALISBURY, 1927) fou curiosament analitzat per ROWSON (1943, 1946). Aquest autor arriba a la conclusió que és un caràcter molt més estable i independent dels factors externs; que la densitat estomàtica no varia segons la posició de la superfície foliar, és independent de les dimensions de la fulla i de les condicions sota les quals aquesta s'ha desenvolupat, es manté constant per a una espècie determinada i, en canvi, varia entre les diferents espècies d'un mateix gènere. En el cas del gènere *Dianthus*, els resultats a nivell taxonòmic de l'índex estomàtic no són tan bons com fóra d'esperar. Per al conjunt de tàxons examinats, l'índex estomàtic es comporta com un caràcter força variable dins de cada tàxon, de tal manera que els intervals de variació de les diferents entitats taxonòmiques se superposen entre ells i, per tant, fa impossible la caracterització mitjançant aquest paràmetre (vegeu la taula 6.11 i la figura 6.20). Malgrat tot, la variabilitat d'aquest paràmetre és lleugerament inferior que la de la densitat.

#### 6.3.4. Membrana cuticular

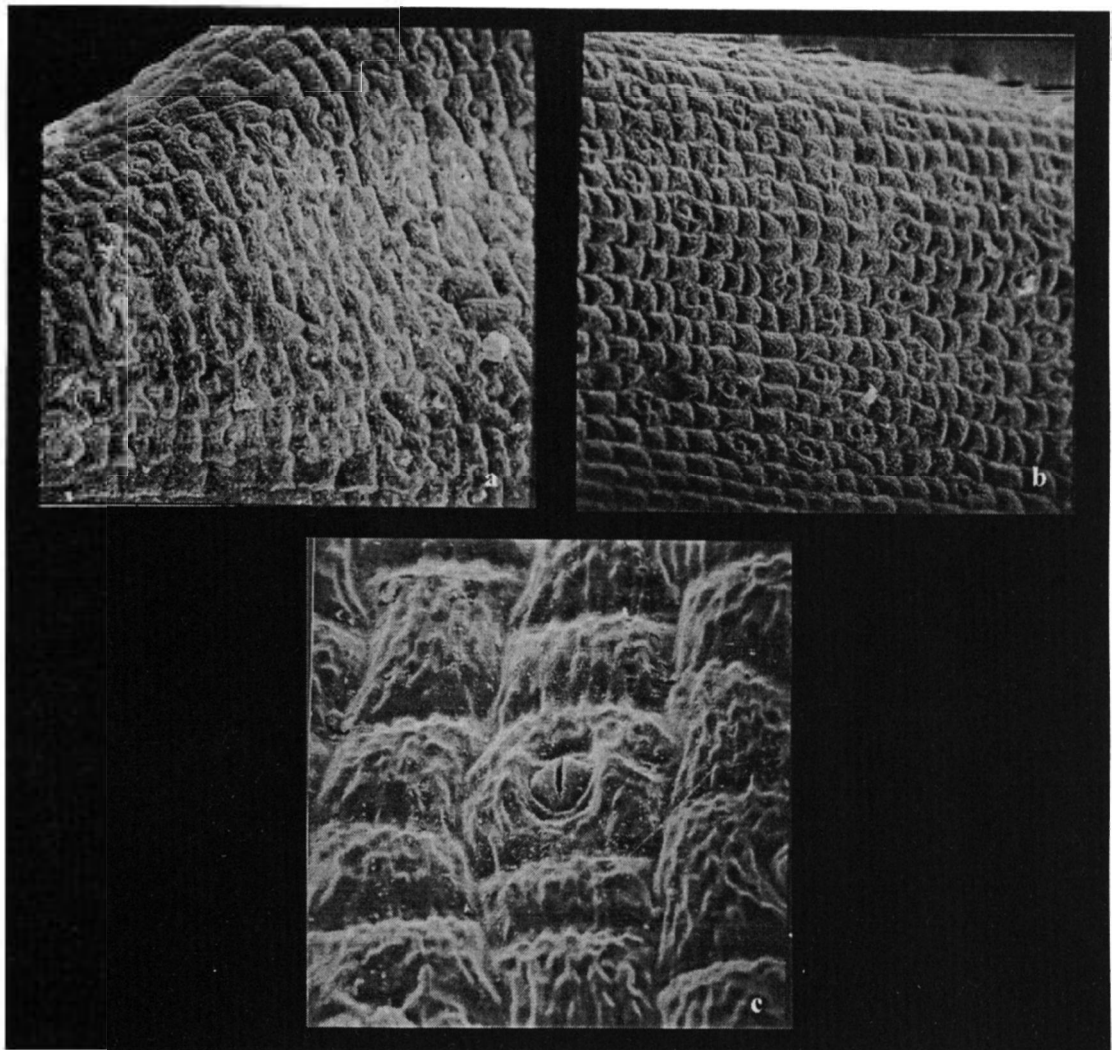
La membrana cuticular presenta diverses característiques que poden tenir un important valor taxonòmic: el tipus, la morfologia i l'extensió de l'ornamentació de la membrana cuticular, o, dit d'una altra manera, el microrelleu o la "escultura secundària" (BARTHOLOTT, 1981) de la membrana cuticular.

L'ornamentació de la superfície externa de la cutícula consisteix normalment en replecs d'aspecte morfològic divers. El tipus més freqüent són les estries. En el cas del gènere *Dianthus*, i d'acord amb la nomenclatura adoptada per WILKINSON (in METCALFE & CHALK 1979), les estries són amples, i fóra més apropiat parlar de bandes o crestes. Aquestes són relativament curtes, i no

sobrepassen mai la longitud de la cèl·lula que les exhibeix. L'orientació és aproximadament paral·lela a l'eix cel·lular més llarg, excepte en el cas de les cèl·lules subsidiàries, on s'orienten de forma més o menys concèntrica al voltant de l'estoma (vegeu la figura 6.21). En ocasions, les bandes que forma la cutícula poden ramificar-se.

Pel que fa a la variabilitat de l'ornamentació entre els diferents tàxons, no és gaire accentuada. De manera general, podem dir que els tàxons xeròfits presenten una ornamentació cuticular més densa i pronunciada, mentre que els mesòfits posseeixen superfícies cuticulars relativament llises. Tot i la variabilitat esmentada, l'ornamentació de la membrana cuticular no pot considerar-se com un caràcter taxonòmic útil en la identificació dels diferents tàxons, ja que depèn principalment dels factors ambientals en què es desenvolupen els individus.

El gruix de la cutícula és un altre dels caràcters que ens proporciona l'estudi de la membrana cuticular. Es tracta d'un caràcter fortament controlat pels diversos factors ambientals com poden ser la llum, la temperatura, el tipus de sòl, la humitat atmosfèrica, l'altitud etc. Malgrat això, i de manera generalitzada, és possible afirmar que existeix una proporcionalitat directa entre la xericitat ambiental i el gruix de la cutícula. Tenint en compte tots aquests factors, en el cas del gènere que ens ocupa no ens ha resultat possible utilitzar el gruix de la cutícula amb finalitats taxonòmiques. Únicament posar de manifest que les espècies mesòfiles (*D. deltoides*, *D. barbatus*, etc.) tenen cutícules comparativament més primes que les xeròfiles (*D. pyrenaicus*, *D. hispanicus*, *D. brachyanthus*, etc.).



**Figura 6.21.** Ornamentació de la membrana cuticular al M.E.S. **a)** *D. pyrenaicus*: membrana cuticular amb bandes curtes densament disposades,  $\times 167$ ; **b)** i **c)** *D. vigoi*: membrana cuticular amb bandes curtes densament disposades,  $\times 152$  i  $\times 760$  respectivament.

### 6.3.5. Secrecions epicuticulars

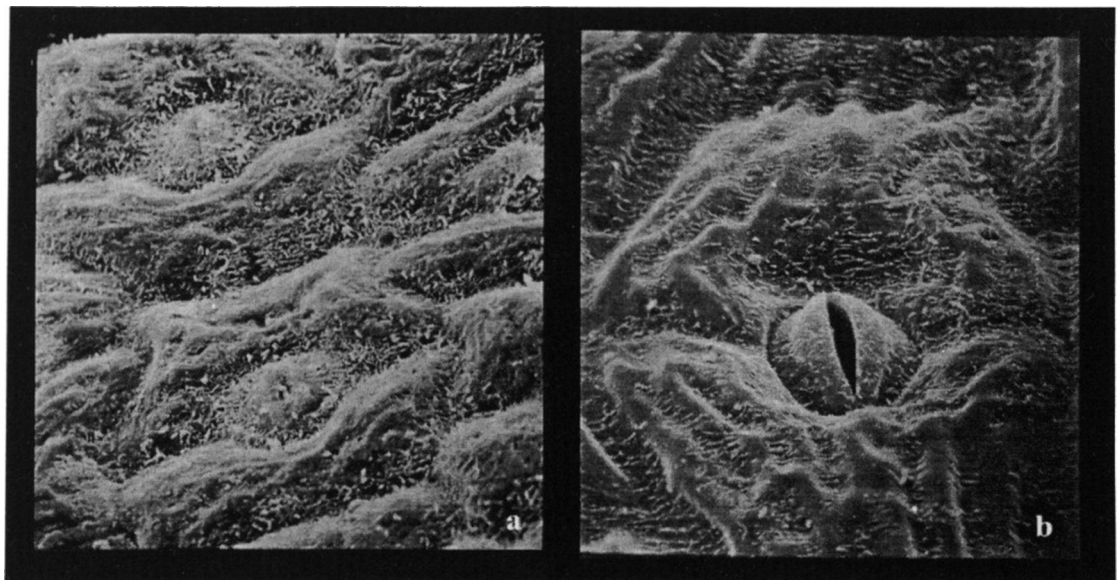
Les secrecions epicuticulars en forma de cera són presents a moltes plantes. La utilització de la seva morfologia i la seva distribució a nivell taxonòmic és relativament recent (WILKINSON, 1979) i ha estat discutida per diversos autors. Les seves limitacions són posades de manifest per MARTIN & JUNIPER (1970) quan expressen que "sovint la morfologia i la distribució de les secrecions epicuticulars dins un determinat gènere o una família presenta moltes semblances, però sovint també aquestes semblances depassen els límits taxonòmics".

Estem en total acord amb l'opinió de WILKINSON (1979) quan expressa que, segons la seva experiència, la utilització a nivell taxonòmic dels caràcters relatius a la cutícula i a les secrecions epicuticulars s'ha de fer a nivell qualitatiu més que a nivell quantitatiu, ja que la variabilitat deguda als factors externs actua sobretot a aquest darrer nivell.

Per a la descripció morfològica dels dipòsits de cera epicuticulars, hem seguit la classificació i la nomenclatura establertes per BARTHLOTT & WOLLENBEBER, (1981).

Els diferents tàxons del gènere *Dianthus* presenten recobriments discontinus de cera, en forma d'agregats, que poden estar constituïts per filaments o bastonets orientats a l'atzar (vegeu la figura 6.22). La morfologia dels dipòsits de cera és constant per a tots els tàxons del gènere, mentre que la densitat d'aquest recobriment és variable en el conjunt dels tàxons estudiats, alhora que està fortament condicionada per factors ambientals. No podem considerar, per tant, els dipòsits de cera com un caràcter que permeti discriminar els diferents tàxons.

Quan els dipòsits de cera són abundants i estan ordenats de determinades maneres, donen un aspecte glauc a les parts de la planta que els presenten i tenen un paper important en la impermeabilització de les fulles i en l'absorció de l'energia solar. En el cas del gènere *Dianthus*, molt dels tàxons estudiats per nosaltres posseeixen fulles més o menys marcadament glaucescents. BARBER (1955) suggereix que la glaucescència pot oferir certs avantatges a les plantes sotmeses a una radiació intensa. Aquesta és la situació en què viuen, precisament, la majoria de tàxons del gènere *Dianthus*, ja que ocupen ambients oberts i assolellats. Hem observat una estreta relació entre el grau de glaucescència del tàxon i la quantitat de dipòsits de cera. En aquest aspecte, *D. attenuatus* i *D. pyrenaicus* són els tàxons més glaucs i, alhora, els que presenten secrecions epicuticulars més abundants.



**Figura 6.22.** Secrecions epicuticulars al M.E.S. a) *D. pyrenaicus*: dipòsits de cera abundants i densament disposats,  $\times 830$ ; b) *D. vigoi*: dipòsits de cera no tan abundants i més laxament disposats,  $\times 1600$ .

## 6.4. DISCUSSIÓ

A partir de l'anàlisi dels caràcters fitodermològics estudiats, creiem convenient ressaltar els següents aspectes:



### Cèl·lules epidèrmiques

La morfologia de les cèl·lules epidèrmiques dels tàxons estudiats oscil·la entre quadrangular i més o menys llargament rectangular. Les dimensions són força variables tant per al conjunt de tàxons com en el cas d'un tàxon concret, de manera que no resulten útils com a caràcter taxonòmic.

El contorn de la paret anticlinal, en canvi, sí que es comporta com un bon caràcter taxonòmic en el cas del gènere *Dianthus*, atès que permet la caracterització de tàxons concrets. Aquest és el cas de *D. armeria* i *D. deltoides*, amb les parets anticlinals fortament ondulades, en front de la resta de tàxons, que presenten les esmentades parets gairebé rectilínies o molt suaument sinuades.

### Tricomes i papil·les

La seva presència és característica de tàxons concrets com *D. armeria*, que presenta llargs pèls pluricel·lulars sobre tota la seva superfície, o *D. deltoides*, que presenta papil·les recobrint la seva superfície. Cal dir, però, que altres tàxons poden presentar, de manera esporàdica, pubescència sobre parts concretes de la planta (*D. multiceps* al marge de les fulles, per exemple) o inclús de manera generalitzada (*D. broteri*).

### Estomes

L'aparell estomàtic és l'estructura que proporciona els caràcters epidèrmics més importants i en més gran nombre.

El grau d'enfonsament de l'estoma determina el tipus estomàtic en secció transversal. És un caràcter fortament influït per l'ambient i, per això, presenta una variabilitat important a nivell intraspecífic (cas de *D. benearnensis*).

Les dimensions estomàtiques, de les quals hem efectuat diverses mesures (longitud, amplada i àrea dels estomes), són, en conjunt, caràcters més constants que els relatius a la densitat amb que es disposen els estomes sobre la superfície foliar.

Respecte a la influència dels diversos factors externs sobre les dimensions dels estomes, no és possible extreure conclusions generals per al conjunt de tàxons estudiats, però sí en el cas de grups d'espècies properes:

La tendència general que els tàxons d'ambients humits presentin estomes de dimensions reduïdes en comparació amb els tàxons que ocupen hàbitats més xerics, en el cas del gènere *Dianthus* es compleix per a uns determinats tàxons (*D. armeria*, *D. barbatus* i *D. deltoides*) i per altres no (*D. hispanicus* i *D. brachyanthus*).

L'altitud és un altre dels factors que influeixen sobre les dimensions estomàtiques. La tendència general és que a més altitud disminueixen les dimensions estomàtiques. Justament és aquesta la situació que hem trobat en el cas de *D. seguieri* i *D. vigoii*; el segon viu a més altitud i té els estomes més petits. En altres grups de tàxons, però, no es compleix aquesta premissa (grup *D. brachyanthus*-*D. hispanicus*, per exemple).

Pel que fa a la influència del nivell de ploïdia sobre les dimensions estomàtiques, en parlarem al capítol 9 (Cariologia).

### Densitat

La tendència descrita és que es doni una correlació inversa entre les dimensions i la densitat dels estomes. Aquesta tendència no es compleix si tenim en compte la totalitat dels tàxons estudiats; sí que es certa però, si ens centrem en grups d'espècies estretament relacionades entre elles, com és el cas de *D. pyrenaicus*-*D. pyrenaicus* x *D. benearnensis*-*D. benearnensis*.

Els caràcters que fan referència a la densitat dels estomes sobre la superfície foliar són bastant més variables que els relatius a les dimensions i, d'acord amb els resultats obtinguts, no els considerem útils des del punt de vista taxonòmic.

La relació nombre d'estomes de la superfície adaxial/nombre d'estomes de la superfície abaxial està directament relacionada amb el tipus de fulla. El valor del quocient per a les fulles isolaterals és proper a 1, situació que es dona a tots els tàxons amb fulles linears estudiats per nosaltres; i en el cas de les fulles bifacials, el quocient pren valors inferiors a 1, situació que es dona als tàxons amb el limbe foliar més ample (*D. barbatus* i *D. armeria*)

L'índex estomàtic, malgrat ser una mesura lleugerament més constant que la densitat, tampoc no ha demostrat tenir utilitat taxonòmica en el cas del gènere *Dianthus*.

### Membrana cuticular

Tots els tàxons estudiats presenten uniformitat pel que fa a aquest caràcter. L'ornamentació de la membrana cuticular mostra bandes, relativament curtes, orientades paral·lelament a l'eix més llarg de la cèl·lula epidèrmica. L'única variació observada entre els diversos tàxons ha estat el grau del plegament, més pronunciat als tàxons més xeròfils i més suau als mesòfils. Donada aquesta situació, tampoc no hem considerat útil aquest caràcter a nivell taxonòmic.

### Secrecions epicuticulars

La morfologia de les secrecions epicuticulars és uniforme a tot el gènere: agregats constituïts per filaments o bastonets orientats a l'atzar. El que sí que varia en el conjunt de tàxons és la densitat d'aquests dipòsits. En general, podem dir que la densitat d'aquests dipòsits és més elevada en els tàxons més glaucs.