HIPERTEXTOS DE BOTÁNICA MORFOLÓGICA

www.botanica.unne.edu.ar



Morfología de las Plantas Vasculares

Facultad de Ciencias Agrarias

UNNE

2025

En la portada se ilustra el **mamón** o papaya (*Carica papaya*), una especie perteneciente a la familia Caricaceae. Se trata de una planta herbácea perenne, caracterizada por su tallo erecto, hueco (excepto en los nudos) y poco ramificado. Sus hojas son simples, palmadas, profundamente lobuladas, con pecíolo largo y se disponen en espiral en la parte superior del tallo. La especie puede ser dioica o polígama, con individuos que presentan flores unisexuadas o hermafroditas. Las flores son de color blanco a crema, se disponen en inflorescencias axilares, son tubulares, con ligeras diferencias en la soldadura de los pétalos según el tipo floral.

Esta especie posee importancia agronómica debido a su fruto comestible: una baya grande, carnosa, indehiscente, de forma ovalada o alargada (variable según el tipo de flor que lo originó y la variedad del cultivo). El fruto presenta un epicarpio delgado de color verde que cambia a amarillo o anaranjado al madurar, un mesocarpio carnoso y un endocarpio poco diferenciado. En su interior alberga numerosas semillas reniformes con una cubierta mucilaginosa. Los frutos son ricos en agua, azúcares, carotenoides (provitamina A), vitamina C, complejo B, minerales y enzimas proteolíticas como la papaína, y tienen múltiples aplicaciones medicinales, alimentarias e industriales.

En condiciones óptimas -con temperaturas medias constantes cercanas a los 25°C, alta insolación, ausencia de heladas y un aporte hídrico aproximado de 1300 mm anuales- la planta presenta un crecimiento rápido. La polinización puede ocurrir mediada por insectos o por la acción del viento. La fructificación se mantiene de forma continua durante gran parte del año, lo que permite una cosecha escalonada.

Diseño de tapa: Dra. Valeria Vanesa González

Morfología de Plantas Vasculares

Tema 1: La organización del cuerpo de las Plantas

1.1: Clasificación de las Plantas Vasculares

Son organismos pluricelulares generalmente terrestres, con tejidos de conducción especializados. Reciben también el nombre de embriófitos por desarrollar un embrión pluricelular después de la fecundación. Varios autores consideran que sólo los cormófitos constituyen el reino **PLANTAE**. Incluye los musgos, helechos, coníferas y plantas con flores, en una variedad que supera las 250.000 especies. Está formado por tres grupos principales: Briófitas, Pteridofitas (helechos) y Espermatófitas. Este sistema y denominaciones fueron reemplazados por el denominado **APG III**, publicado en el 2009.

La actual clasificación se denomina APG IV: es la cuarta versión de un moderno sistema de taxonomía de plantas para plantas con flores (angiospermas), en su mayoría de base molecular, que está siendo desarrollado por el Angiosperm Phylogeny Group (APG). Fue publicado en 2016, agrupa a las angiospermas en 415 familias.

CLAVE DICOTÓMICA PARA RECONOCER LOS ORGANISMOS DEL REINO PLANTAE

I. Plantas No Vasculares:

Plantas sin tejidos vasculares:……..……**BRIOPHYTA** (Musgos)

II. Traqueófitas:

Plantas con tejidos vasculares diferenciados en xilema y floema.

A. Plantas sin flores ni semillas, esporangios en soros, sifonoestela .....…….....…. **HELECHOS**

A”. Plantas con flores y semillas.

B. Los óvulos, que se transformarán en semillas, están desnudos, desprotegidos, ubicados sobre el carpelo abierto, semillas con endosperma primario (haploide) .....**GIMNOSPERMAS**

C. Anterozoides ciliados .....**Cicadales + Ginkgo**

C”. Gametas masculinas inmóviles……...…….....**Coníferas**

B”. Los óvulos están encerrados en uno/varios carpelos; a la madurez se transforman en semillas encerradas en el fruto……..**ANGIOSPERMAS**

D. Plantas que no desarrollan cámbium

E. Gineceo dialicarpelar, piezas florales dispuestas de manera espiralada, 2 cotiledones….....**ANGIOSPERMAS BASALES**

E”. Gineceo gamocarpelar, piezas florales dispuestas de manera verticilada, verticilos trímeros, 1 cotiledón…….. **MONOCOTILEDÓNEAS**

D”. Plantas que desarrollan cambium.

F. Gineceo dialicarpelar, estambres generalmente sin diferenciación entre antera y filamentos……..…….. **MAGNOLÍDEAS**

F”. Gineceo gamocarpelar (raro dialicarpelar), estambres con antera y filamentos diferenciados……..…… **EUDICOTILEDÓNEAS**

La clasificación previa al sistema APG reconocía los siguientes grupos taxonómicos:

Pteridophyta. Comprende los licopodios y selaginelas, los equisetos (colas de caballo) y los helechos propiamente dichos. La reproducción tiene lugar por medio de esporas producidas en esporangios, no hay flores ni semillas, razón por la cual se las denominaba antiguamente criptógamas vasculares (12.000 especies).

Representantes de Pteridophyta

Selaginella willdenowii



Equisetum sp.



Blechnum brasiliense



Cybotium, helecho arborescente



Spermatophyta (235.760 especies). La reproducción se produce con formación de flores y semillas. Por la posesión de flores estas plantas se denominan fanerógamas o **antófitos**.

La división Spermatophyta incluye: Gimnospermae y Angiospermae.

Gymnospermae (760 especies). Sus semillas se encuentran desnudas en la axila de brácteas o directamente sobre el eje de la inflorescencia. Incluye los pinos, abetos, cipreses, *Cycas*, *Ginkgo,* etc.

Representantes de Gymnospermae

Pinus sp.



Cupressus sempervirens



Ginkgo biloba



Cycas revoluta



Angiospermas (235.000 especies)

Constituyen el grupo vegetal dominante en la actualidad. Presentan sus óvulos o futuras semillas encerrados en un recipiente que es el ovario, que se transformará en fruto. Los grupos más importantes en esta materia:

1. **Eudicotyledoneae** (170.000 especies). Plantas herbáceas a árboles de gran desarrollo. Ejs.: lechuga, remolacha, tomate, lapacho, chivato, etc.
2. **Monocotyledoneae** (65.000 especies). Principalmente plantas herbáceas. Ejs.: cebolla, trigo, lirios, palmeras, orquídeas.

Representantes de Angiospermae			
Eudicotiledóneas		**Monocotiledóneas**	
Delonix regia (chivato)	*Podranea ricasoliana*	*Triticum aestivum* (trigo)	*Washingtonia filifera* (palmera)
			

Tema 1.2: Organización del Cuerpo de las Plantas

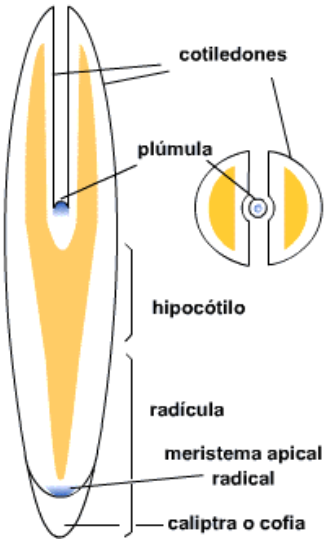
DIFERENCIACIÓN MORFOLÓGICA DE TALLO, HOJA Y RAÍZ

El cuerpo de las plantas vasculares está marcadamente polarizado y formado por dos porciones básicas que viven en ambientes diferentes (Ingrouille, 1992): un **vástago** orientado hacia la luz, que vive en ambiente aéreo, compuesto por **tallo** y **hojas,** y una **raíz**, órgano de fijación y absorción que vive en el suelo. Este tipo de cuerpo vegetativo se llama **cormo** y se presenta en pteridófitas y espermatófitas, que por eso se llaman también **cormófitos**.

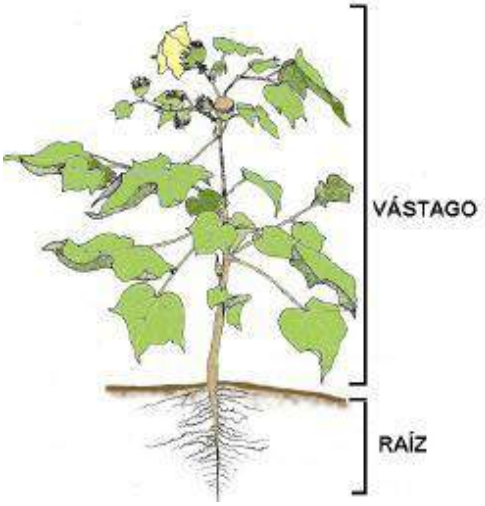
Es difícil hacer una distinción entre tallo y hojas, ambos órganos tienen origen común en el meristema apical caulinar, y están relacionados con estrecha dependencia a lo largo de todo su período de crecimiento. Por eso tallo y hojas se consideran como una unidad que constituye el **vástago**.

En las espermatófitas la diferenciación en raíz y vástago aparece ya en el embrión joven. Las partes del embrión son **radícula, hipocótilo, cotiledones y plúmula**. En algunos casos se distingue también el primer entrenudo, entre el nudo cotiledonar y la plúmula: el **epicótilo**. Durante la germinación el embrión crece, la radícula formará la raíz primaria, y la plúmula formará el vástago.

Embrión de espermatófitas



Esquema del cormo



EL TALLO

Porción de rama de *Gossypium hirsutum*, algodonero



Es el eje que sostiene las hojas, órganos de asimilación con forma aplanada para una absorción lumínica óptima, y les asegura mediante una **filotaxis** adecuada, una disposición favorable para captar la mayor radiación con el mínimo sombreamiento mutuo.

En plantas sin hojas, como la mayoría de las Cactaceae, el tallo se encarga de la fotosíntesis. En el momento de la reproducción, el tallo lleva también las flores y los frutos.

El tallo es además la vía de circulación entre raíces y hojas y almacena sustancias de reserva y agua. Puede tener muchos metros de altura, el tallo leñoso más largo que se conoce es el de la palma trepadora *Calamus manan* de 185 m.

El lugar de inserción de la hoja en el tallo es el **nudo**, y la parte del tallo comprendida entre dos nudos sucesivos es el **entrenudo** o **internodio**.

En árboles caducifolios, los nudos quedan marcados por las cicatrices foliares.

El vástago de las Gramineae es repetitivo, y se lo ha interpretado como compuesto de unidades repetitivas llamadas **fitómeros**, que los investigadores definen de manera diferente, pero cada una incluye al menos un nudo, un entrenudo, una hoja y una raíz adventicia (Clark & Fisher, 1987).

Dimorfismo de las ramas: macroblastos y braquiblastos

En los vegetales leñosos el crecimiento de un tallo se efectúa en dos tiempos bien separados:

1) En la yema tiene lugar el crecimiento terminal, por multiplicación de las células meristemáticas. Se forman primordios foliares separados por entrenudos extremadamente cortos.

2) Cuando la yema se desarrolla, el tallo crece por crecimiento intercalar de los entrenudos, primero los basales y luego los apicales. Este crecimiento ocurre por elongación celular más que por división. Según el grado de desarrollo de los entrenudos se distinguen dos tipos de ramas:

- **Macroblastos** o ramas largas, ejes con importante crecimiento de entrenudos y por lo tanto hojas bien separadas entre sí
- **Braquiblastos** o ramas cortas, son ejes con crecimiento internodal reducido y por lo tanto hojas muy próximas entre sí, dispuestas muchas veces en roseta. Las plantas brevicaules en roseta o rosuladas (mal llamadas acaules) son ejemplos de braquiblastos: *Brassica oleracea* var. *Capitata,* repollo; *Beta vulgaris*, remolacha; *Raphanus sativus*, rábano; *Lactuca sativa*, lechuga; especies de *Agave* y *Plantago,* llantén.

Macroblasto en *Brunfelsia australis* (azucena del monte)



Braquiblasto en planta brevicaule de *Plantago tomentosa* (llantén)



Pueden darse los dos tipos de ramas en la misma planta. En *Pinus* las ramas largas tienen hojas escuamiformes en cuyas axilas se producen braquiblastos que llevan las hojas aciculares. En *Ginkgo* los braquiblastos llevan hojas flabeladas y estructuras reproductivas masculinas. En *Pyrus communis,* peral; y *Malus sylvestris*, manzano, las flores nacen sobre braquiblastos.

Plantas con ramas diferentes

Rama larga con braquiblastos en *Pinus sp.*



Macroblasto y braquiblastos en *Ginkgo biloba*



DIRECCIÓN PREDOMINANTE DEL CRECIMIENTO DEL EJE Y SIMETRÍA

Cuando el eje principal se eleva verticalmente sobre el suelo, la planta es erecta y el eje **ortótropo**. En tal caso las ramas suelen desarrollarse radialmente alrededor del eje y cada rama crece horizontalmente y muestra dorsiventralidad. Cuando el eje principal crece en dirección horizontal, el eje es **plagiótropo**. La planta en este caso se llama **postrada** o reptante, y su simetría suele ser dorsiventral.

a) Eje ortótropo en *Helianthus annuus* (girasol)



b) Eje plagiótropo en *Dichondra microcalyx* (oreja de ratón)

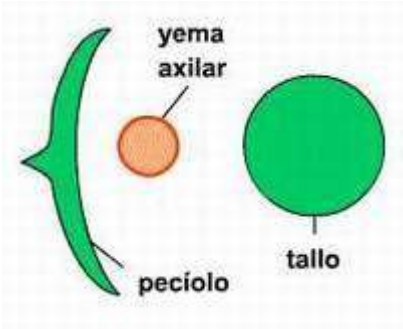


Tema 1.3: Yemas

Las estructuras encargadas del crecimiento del tallo son las yemas, que también producen hojas y ramificaciones. Una yema es el extremo joven de un vástago, y por lo tanto además del meristema apical, lleva hojas inmaduras o primordios foliares. La yema situada en el extremo del eje es la **yema terminal**.

Yemas axilares en *Quercus robur*, roble





Se distinguen dos tipos de yemas por su estructura:

Yemas escamosas. El ápice está protegido por hojas modificadas con aspecto escamoso, dispuestas apretadamente. Generalmente estas **escamas**, **pérulas** o **tegmentos** son oscuras y coriáceas, cumplen el rol de protección del ápice vegetativo. Las escamas, estrechamente aplicadas unas sobre otras y provistas de una gruesa cutícula, impiden la desecación de los tejidos embrionales durante el invierno, cuando la circulación de la savia es más lenta. Se encuentran con frecuencia en especies tropicales siempreverdes y también en especies deciduas.

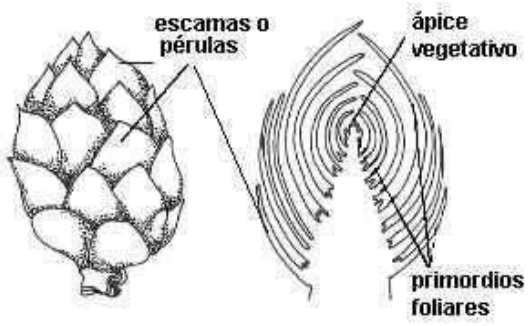
Si se hace un corte longitudinal de la yema, se observa, por debajo de las escamas protectoras, el **ápice vegetativo**, asiento del meristema apical caulinar, y los primordios foliares. Cuando en la primavera el meristema inicia su actividad, las escamas caen, y los primordios foliares se desarrollan en hojas adultas. En *Eucalyptus* las yemas pueden tener hasta 50 pares de primordios foliares.

Suelen tener pelos en abundancia que retienen aire y constituyen un abrigo para el meristema, protegiéndolo de las variaciones térmicas bruscas. Las escamas pueden tener coléteres, estructuras glandulares secretoras de sustancias pegajosas como mucílagos y resinas, que contribuyen a la defensa contra la desecación al asegurar una mayor impermeabilidad; son comunes sobre todo en las plantas de hojas caducas.

Detalle de yema escamosa de *Quercus robur,* roble



Esquema de morfología externa y corte de yema escamosa



Yemas desnudas. Están desprovistas de escamas protectoras y en este caso generalmente están protegidas por las hojas jóvenes. Estas yemas se presentan generalmente en vegetales herbáceos. En ciertos casos es difícil distinguir las yemas del resto del tallo, especialmente cuando los primordios no están claramente agrupados, como sucede en el espárrago y en grandes monocotiledóneas como *Agave* y *Pandanus*.

Yemas desnudas

a) Corte long, de *Brassica oleracea* var. *capitata,* repollo



b) Corte longitudinal de *Lactuca sativa,* lechuga



c) Morfología externa de *Asparagus officinalis,* espárrago



NÚMERO DE YEMAS AXILARES

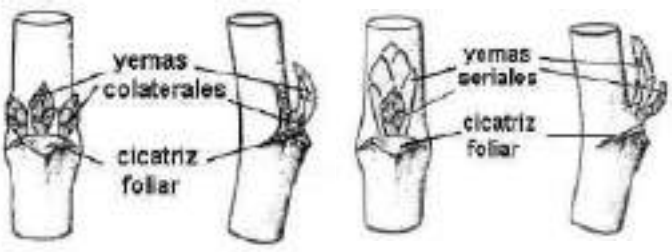
Las yemas axilares son generalmente únicas, es decir que en la axila de cada hoja nace una sola yema; en algunas especies pueden presentarse yemas axilares múltiples o supletorias que originan flores, ramas, espinas o zarcillos. En algunas plantas como *Gossypium* y *Bambusa* hay yemas múltiples que se forman por fragmentación de un meristema axilar único (Lindorf *et al*., 1991).

Según como estén dispuestas, hay dos tipos de yemas múltiples:

Yemas seriales: situadas una por encima de la otra en la axila de la hoja tectriz, formando una fila vertical. Ejs: *Passiflora caerulea,* mburucuyá; *Lonicera japonica,* madreselva, *Boungainvillea spectabilis,* Santa Rita, *Turnera orientalis.* También están presentes en Bignoniaceae, Fabaceae, Rubiaceae.

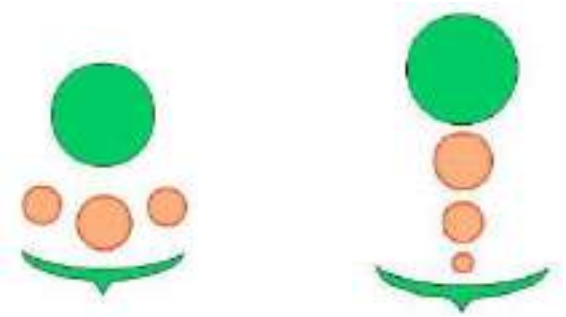
Yemas colaterales o adyacentes: situadas una al lado de la otra en la axila de una misma hoja formando una fila horizontal. En el ajo, *Allium sativum*, cada diente es una yema axilar; en las inflorescencias del bananero cada conjunto de yemas originará una "mano" de bananas. También están presentes en Araceae y Palmae.

Disposición de yemas múltiples en vista frontal y lateral del nudo



Yemas seriales de *Lonicera japonica*





Yemas adventicias

Se forman sin relación con los meristemas apicales sobre raíces, tallos, hipocótilos y hojas. Las hojas de *Kalanchoe* forman yemas adventicias en las escotaduras del margen foliar.

Pueden ser superficiales, formándose en la epidermis o profundas, en tejidos corticales o cámbium. En algunas plantas son yemas floríferas.

Yemas adventicias en hojas de *Kalanchoe fedtschenkoi*



Yemas Durmientes

El fenómeno de la **caulifloria** se debe al desarrollo tardío (años o décadas después) de yemas durmientes que quedan en la corteza.

Caulifloria en *Theobroma cacao*, cacao



Caulifloria en *Myrciaria cauliflora,* guapurú: árbol, flores y frutos.

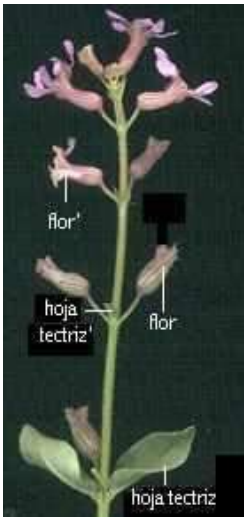


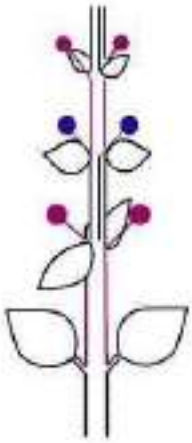


Concaulescencia y Recaulescencia

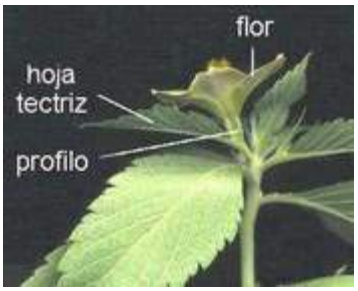
Las yemas se originan sobre el tallo, en la axila foliar, y mediante reajustes en el crecimiento en algunos casos atípicos se desplazan sobre el tallo o sobre la misma hoja.
A veces el tallo, al crecer, arrastra a la yema que parece insertarse más arriba de la hoja tectriz: **concaulescencia**, como por ejemplo en *Cuphea* y algunas Solanaceae.
La yema puede desplazarse sobre la hoja tectriz: **recaulescencia**, como sucede en *Turnera*, *Tilia y Boungainvillea spectabilis*.

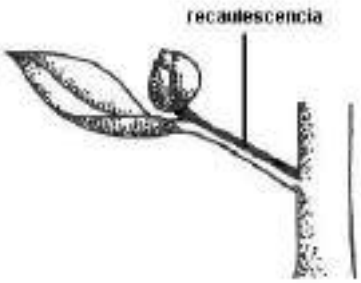
Concaulescencia en *Cuphea*





Recaulescencia: flor epifila de *Turnera orientalis*





Tema 1.4: Sistema de Ramificación

A. Plantas monocaules

Son los cormófitos cuyo vástago no se ramifica, excepto en la inflorescencia. Ejs.: *Zea mays*, el maíz, *Lilium longiflorum* (azucena), *Agave sp.* (pita), etc.

B. Plantas pluricaules.

Son los cormófitos cuyo vástago se ramifica. Hay varios tipos de ramificación:

1. **Ramificación dicotómica**
2. **Ramificación lateral**
   - **Sistema monopódico**
   - **Sistema simpódico**
     - **Monocasio**
     - **Dicasio**

Planta monocaule: *Zea mays, maiz*



Ramificación dicotómica en *Psilotum nudum*



1. Ramificación dicotómica. El ápice se divide en dos por división de la célula apical. Se presenta en algunas pteridófitas como *Lycopodium* y *Psilotum.*En otros casos (ej.: *Lycopodium complanatum*), el ápice cesa de crecer, en la periferia se diferencian 2 células en células apicales y cada una origina un nuevo ápice.
En las espermatófitas la ramificación dicotómica es muy rara, sólo ha sido confirmada en: 1) Palmeras: *Nypa, Hyphaene* y *Chamaedorea*. 2) Cactaceae: en *Mammillaria* (Mauseth, 1988) ocurre algo similar a lo de *Lycopodium.* 3) Flagellariaceae (lianas monocotiledóneas del viejo mundo, del orden Restionales).
2. Ramificación lateral. Es el tipo dominante en las espermatófitas. Las ramas se originan en yemas axilares, a partir de la segunda o tercera hoja desde el ápice. En pteridófitas lo más común es que las yemas se originen sobre la cara abaxial de las hojas o del pecíolo. En algunas especies con rizomas dorsiventrales las yemas surgen sin relación con las hojas (ramificación acrógena). *Equisetum* es un caso único entre las plantas vasculares: tiene ramificación monopodial y las yemas alternan con las hojas fusionadas en cada verticilo (Gifford & Foster, 1989).

SISTEMAS BÁSICOS DE RAMIFICACIÓN LATERAL

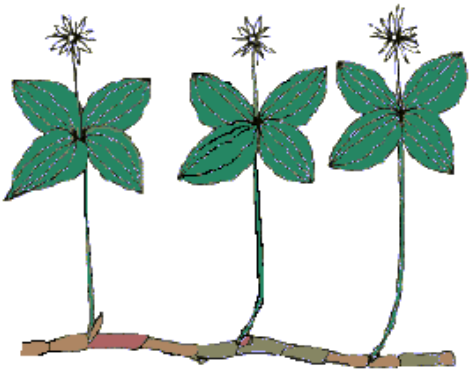
Sistema monopódico

La ramificación monopódica es típica de las coníferas de forma piramidal o cónica: *Pinus, Picea, Abies*. El ápice del eje principal crece indefinidamente, los ejes laterales se desarrollan menos que el eje principal y quedan subordinados a él.
El eje principal crece más intensamente que los ejes laterales de primer orden, y éstos a su vez más intensamente que los de segundo orden, y así sucesivamente. Todo el sistema es atravesado por un eje principal único o monopodio, con crecimiento indefinido.
Estos procesos están relacionados con la dominancia apical, o sea el efecto inhibidor que ejerce la yema apical sobre las yemas laterales.
También puede observarse este tipo de ramificación en plantas herbáceas. Algunos rizomas crecen principalmente de manera monopódica: el eje principal se desarrolla en forma subterránea y más o menos rápidamente, y los vástagos aéreos se originan en yemas axilares. Debido a estas características estas plantas tienen tendencia a ser muy invasoras.

Ramificación monopódica en *Pinus sp.*



Crecimiento monopodial del rizoma en *Paris quadrifolia*



Sistema simpódico

Las ramas laterales se desarrollan más que el eje principal. El eje madre puede incluso interrumpir por completo su crecimiento, porque su yema apical quede en reposo o se transforme en una flor o muera. Entonces una o varias yemas axilares, generalmente las superiores, se encargan de continuar el crecimiento y de formar nuevos brotes laterales o sea de proseguir su ramificación.

- **Monocasio**: cuando la ramificación se continúa constantemente por una sola rama lateral. Con frecuencia esta rama se dispone en la prolongación de su brote madre, desviando el extremo de éste hacia un lado. Así se origina un sistema de ramificación con un eje aparente: **simpodio**, que se compone de ramas laterales de orden diferente. Este sistema puede parecerse al monopodio cuando el eje aparente crece recto, y los extremos de las ramas que detienen su desarrollo se disponen de modo semejante a ramas laterales y oblicuas, como sucede en los ejes con zarcillos de la vid, *Vitis vinifera*.
- **Dicasio**: cuando son dos las ramas laterales del mismo orden que continúan el crecimiento (suelen estar opuestas entre sí). Un dicasio puede parecer una dicotomía, pero las ramas laterales no se disponen en un plano sino en distintas direcciones del espacio. Ej.: *Datura ferox,* chamico.

Eje simpódico con zarcillos en *Vitis vinifera,* vid





Dicasio (esquema)



En regiones extratropicales, en las montañas de zonas tropicales y en climas tropicales secos, muchas plantas presentan crecimiento simpodial: la yema terminal muere pronto y es reemplazada por yemas laterales. La ramificación simpodial está ampliamente extendida en las dicotiledóneas herbáceas y se observa en prácticamente todas las monocotiledóneas (Takhtajan,1991)

Tema 1.5: Porte

En las plantas perennes leñosas podemos distinguir dos tipos básicos: tipo **árbol** y tipo **arbusto**, y además los denominados **subarbustos** o **sufrútices** en los que sólo está lignificada la porción basal del tallo.

Tipo arbusto. Presenta un conjunto apretado de tallos donde no se puede diferenciar un tronco.

Tipo árbol. Presenta un tronco y una copa.

- **Árboles no ramificados o monocaules**. No tienen ramas laterales.
- **Árboles ramificados o pluricaules.** Tienen ramas laterales.

1. **Árboles con ramas equivalentes.** No tienen un eje principal.
2. **Árboles diferenciados en tronco y ramas**. Se puede diferenciar el tallo principal engrosado o tronco y ramas laterales. Hay tres variantes:
   a. **Ramificación simpódica**

b. **Ramificación monopódica**
c. **Ramificación combinada**

Tipo arbusto: El arbusto es un cormófito pluricaule que presenta un conjunto apretado de tallos, creciendo desde el suelo sin que se pueda distinguir entre ellos un tronco. El primer año de su desarrollo el tallo principal del arbusto se eleva bastante poco del suelo. El segundo año forma ramas vigorosas que sobrepasan al tallo principal. Este crecimiento dominante de las ramas de la base del tallo se llama **ramificación basítona**.
Las ramas así formadas se incurvan o se inclinan hacia el suelo. Sobre estas ramas arqueadas u oblicuas, las ramificaciones dominantes aparecen al tercer año en la base de cada una de ellas y sobre la cara superior: **ramificación epítona**.

Ramificación tipo arbusto, basitonía

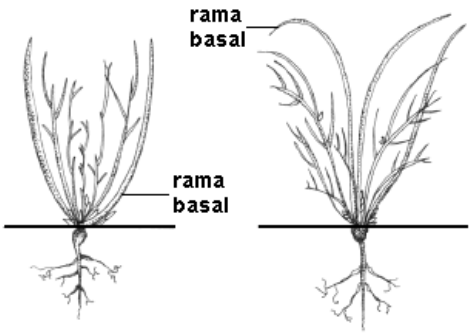
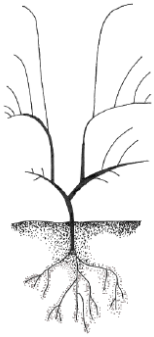


Imagen modificada de Strasburger 1994

Epitonía



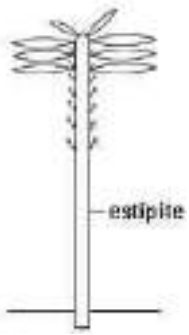
Esquema tomado de Camefort1972.

Arbusto: *Ligustrum sinense* (ligustrina)



Tipo árbol: Posee generalmente un tronco o tallo principal engrosado y una copa. La arquitectura de los árboles depende de su sistema de ramificación (Lindorf y col., 1991).
1. Árboles no ramificados: son cormófitos **monocaules**, carecen de ramas laterales. Forman un eje único llamado **estípite**, que a veces puede ser muy largo, terminado en una roseta o corona de hojas. Ejs.: helechos arborescentes, palmeras. Algunas palmeras como el cocotero carecen de yemas axilares vegetativas pero tienen yemas axilares reproductivas. Hay algunas dicotiledóneas monocaules como *Carica papaya* (mamonero) y *Espeletia schultzii*. Tienen yemas axilares inhibidas, que pueden desarrollarse si se daña la yema apical (Lindorf, 1991).

Esquema de árbol monocaule



Esquema tomado de Tomlison 1990

Acrocomia totai (mbocayá, cocotero)



Carica papaya (mamonero)



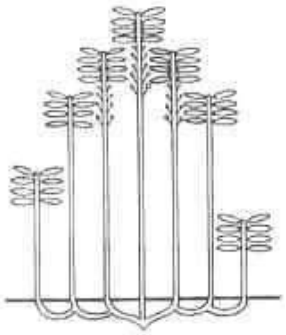
Ciertas plantas como los individuos masculinos de *Cycas revoluta* y *C. circinalis* (Gymnospermae), *Talisia mollis* (Sapindaceae), *Jatropha multifida* (Euphorbiaceae) son aparentemente no ramificadas. En realidad, el tronco se origina de manera simpódica (Lindorf, 1991).

2. Árboles ramificados (pluricaules)

Árboles con ramas equivalentes. En este caso se forman varios ejes equivalentes, no hay un tronco principal. Dichos ejes nacen en rizomas profusamente ramificados como en el caso de los bambúes, ciertas palmeras cespitosas como *Areca lutescens*, y algunos helechos arborescentes. En monocotiledóneas como *Musa paradisiaca*, el bananero, cada eje aéreo se origina sobre un eje principal subterráneo: un rizoma. La porción columnar que lleva las hojas es un pseudotronco, formado por las vainas foliares concéntricas dispuestas alrededor del eje florífero. Por esta razón muchos autores no lo consideran como árbol.

Árbol ramificado con ramas equivalentes

esquema



Esquema tomado de Tomlison 1990

Areca lutescens



Musa paradisiaca, bananero



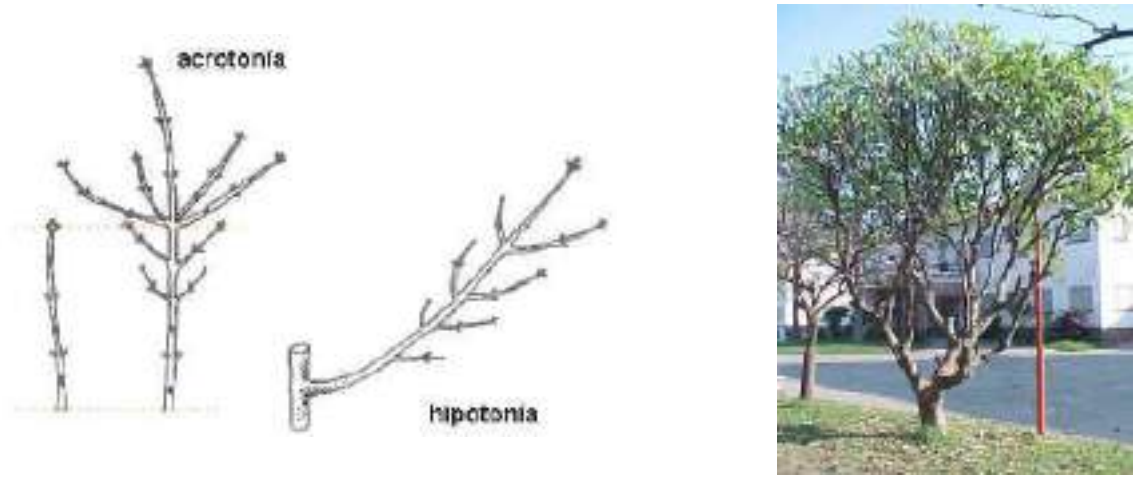
Árboles diferenciados en tronco y ramas: El tronco puede edificarse en forma monopodial (desarrollo continuado de la yema apical) o simpodial (desarrollo sucesivo de yemas axilares que reemplazan a la yema apical).

a. **con ramificación simpódica** (Ejs. *Tabebuia heptaphylla,* lapacho*; Plumeria rubra,* jazmín magno). Las primeras ramificaciones que aparecen son poco importantes, se

secan y caen rápidamente. Para formarse la ramificación definitiva, la yema terminal se inactiva o muere y las yemas axilares más próximas al ápice (**acrotonía**) originan ramas que se alargan oblicuamente.
A su vez, las ramas laterales oblicuas se ramifican mediante el desarrollo de yemas axilares próximas a la yema terminal, pero se desarrollan más las de la cara inferior de la rama. Este crecimiento preponderante de las ramas situadas sobre la cara inferior se denomina **hipotonía**. Impide la presencia de ramas vigorosas en el centro del árbol, y contribuye a una mejor exposición de las hojas.

Árbol con ramificación simpódica

a, esquemas b, *Plumeria rubra* (jazmín magno)

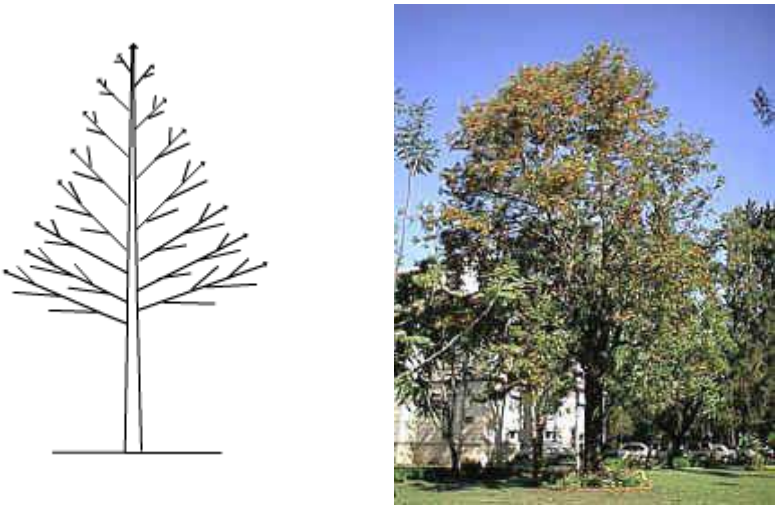


Esquema tomado de Camefort 1972

b. **con ramificación monopódica**. Es típica de coníferas como *Pinus* y *Araucaria,* pero se encuentra también en dicotiledóneas como *Grevillea robusta* (roble sedoso)*, Eucalyptus spp., Magnolia grandiflora* y *Pachira insignis*. Es característica también en muchos árboles del subtrópico húmedo, y particularmente de la selva húmeda tropical; en estos climas el meristema apical se preserva durante largo tiempo, y se forma un eje principal vigoroso y pocas ramas laterales (Takhtajan, 1991).

Árbol diferenciado en tronco y ramas con ramificación monopódica

a, esquema b, *Grevillea robusta,* roble sedoso



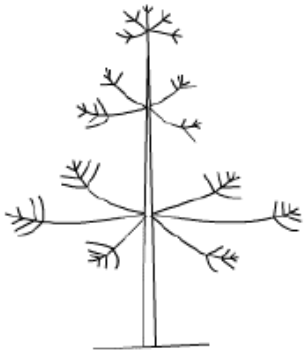
c. En *Araucaria* sobre las ramas principales se forman ramas laterales casi horizontales por desarrollo dominante de yemas laterales: desarrollo **anfítono**.

Ramas de desarrollo anfítono en *Araucaria excelsa*

a, Árbol



b, Esquema de ramificación



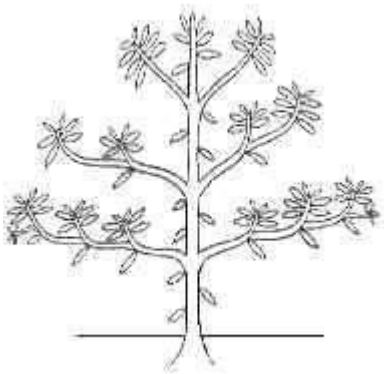
c, Verticilo de ramas visto desde el ápice



d. **con ramificación combinada**. El eje principal tiene desarrollo monopodial y las ramas ramificación simpodial. Durante varios años (6-7) después de la germinación de la semilla el tallo principal crece sin ramificarse, se desarrolla sólo la yema terminal, las axilares permanecen inactivas. Luego la yema terminal entra en reposo, y las yemas axilares de las hojas próximas al ápice se desarrollan formando un piso de ramas. Mientras las ramas se alargan la yema principal se activa nuevamente, y cuando entra en reposo el proceso se repite, dando lugar a varios pisos de ramas laterales cuya ramificación es simpodial.

Árbol pluricaule con ramificación combinada

Achras sapota



Terminalia catappa



Esquema tomado de Lindorf 1991

Tema 1.6: Duración de la vida de las Plantas

PLANTAS HAPAXÁNTICAS (Guédès, 1979) también llamadas monocárpicas (Lindorf *et al*., 1991): son las que florecen sólo una vez y después mueren. Si florecen y mueren en el primero y único año de su vida, son **anuales** (arveja, soja, tabaco, zapallo, zapallito), pero si florecen en el segundo año son **bienales** (zanahoria, cebolla, lechuga, remolacha). También pueden ser **pluriennales:** algunas demoran varios años hasta florecer, como

Digitalis purpurea, Agave spp. y otras pueden demorar varias décadas o incluso centurias como *Agave americana* (varias décadas a 100 años), *Phyllostachys bambusoides* (120 años) o *Fourcroya gigantea*, Agavaceae (400 años). Las plantas hapaxánticas pueden ser monocaules como *Agave* o pluricaules como algunas bambúseas. Muchas dicotiledóneas hapaxánticas se ramifican (ramificación basítona) pero siempre son herbáceas, los tallos forman poco leño secundario y no tienen peridermis.

Plantas hapaxánticas o monocárpicas

anuales

Cucurbita maxima, zapallo



bienales

Lactuca sativa, lechuga



Pluriennales

Agave sp. planta viva y senescente, después de la floración





PLANTAS POLACÁNTICAS (Guédès, 1979) también llamadas pleonánticas (Tomlinson, 1990), policárpicas (Lindorf *et al*., 1991) **o perennes**: florecen repetidamente, cada floración al final de cada período de crecimiento.

Si la parte aérea muere cada año y quedan sólo los órganos subterráneos, la planta es **perenne herbácea**; la parte subterránea puede ser un rizoma, una raíz tuberosa, un sistema de raíces adventicias, o un bulbo; la ramificación puede ser simpodial o monopodial.

En las **perennes leñosas** la parte aérea no muere después de la floración, se lignifica y soporta condiciones adversas; las yemas permanecen como yemas durmientes y reanudan el crecimiento en la próxima estación. Pueden desarrollarse como subarbustos, arbustos o árboles (Guédès, 1979), monocaules (algunas Cycadales*, Phoenix canariensis* y otras Palmae) o pluricaules con ramas equivalentes, como en *Areca lutescens,* o con tronco y ramas con ramificación simpodial (*Tabebuia heptaphylla,* lapacho rosado; *Plumeria rubra*, jazmín magno) o monopodial (*Pinus, Grevillea robusta*).

Plantas polacánticas o perennes herbáceas

Sanseviera thyrsiflora



Canna sp. (achira)



Plantas perennes leñosas

Arbusto: *Nerium oleander*, laurel blanco



Árbol simpodial: *Tabebuia heptaphylla,* lapacho



Tema 1.7: Raíz

La raíz es el órgano generalmente subterráneo, especializado en:

- Fijación de la planta al substrato.
- Absorción de agua y sustancias disueltas.
- Transporte de agua y solutos a las partes aéreas.
- Almacenamiento: las plantas bienales como la zanahoria almacenan en la raíz durante el primer año reservas que utilizarán el segundo año para producir flores, frutos y semillas.
- En algunas plantas como *Isoetes* (pteridófita) y *Littorella* (Plantaginaceae) las raíces transportan dióxido de carbono (CO_2) para la fotosíntesis, ya que sus hojas usualmente carecen de estomas.

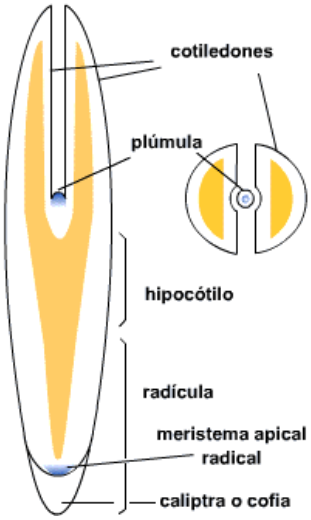
La raíz está presente en todos los vegetales vasculares excepto las Psilotales (pteridófitas) que presentan rizoides. Ciertas espermatófitas especializadas carecen de raíz porque se atrofia el polo radical, el embrión no presenta radícula; entre ellas hay plantas acuáticas como *Wolffia* (lenteja de agua), *Utricularia* y *Ceratophyllum demersum* y plantas epífitas como *Tillandsia usneoides* y algunas orquídeas. Algunas de ellas pueden formar raíces adventicias (Lindorf *et al*., 1991). En *Salvinia*, pteridófita acuática, la función radical es desempeñada por hojas modificadas.

Sistemas de raíces: Orígen

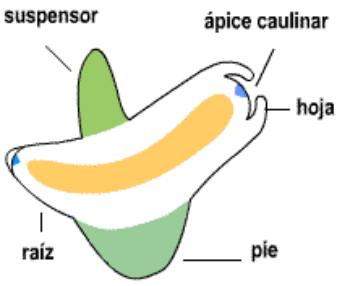
En las espermatófitas la radícula o raíz embrional situada en el polo radical del embrión origina la raíz primaria después de la germinación.

En las pteridófitas el embrión no es bipolar, generalmente la raíz embrional es lateral con respecto al vástago. En *Psilotum* cuyo embrión no tiene radícula, sólo se formarán rizoides.

Embrión de eudicotiledónea



Embrión de pteridófita.



Sistema radicular

En las gimnospermas y dicotiledóneas la raíz primaria produce, por alargamiento y ramificación, el sistema radical **alorrizo**, caracterizado porque hay una raíz principal y raíces laterales no equivalentes morfológicamente. El sistema radical generalmente es unitario, presenta ramificación racemosa, acrópeta, la raíz es **axonomorfa** o **pivotante**, tiene raíces de 2°- 5° orden, y crecimiento secundario. En las monocotiledóneas igual que en las pteridófitas, la raíz embrional por lo general muere pronto. El sistema radical de la planta adulta se forma por encima del lugar de origen de la raíz primaria, en las gramíneas o Poaceae sobre el tallo o sobre el hipocótilo. El sistema radical es **homorrizo**, está formado por un conjunto de **raíces adventicias**.

Sistema radical alorrizo



Sistema radical homorrizo



Imágenes modificadas de Strasburger (1994)

Raíces adventicias

Son las que no se originan en la radícula del embrión, sino en cualquier otro lugar de la planta, pueden surgir de partes aéreas de la planta, en tallos subterráneos y en raíces viejas. Pueden tener o no ramificaciones, pero tienen forma y tamaño relativamente homogéneo. No tienen crecimiento secundario generalmente. Son raíces fasciculadas o sistemas radicales fibrosos. Su duración varía, en algunos pastos perennes pueden durar varios años (Clark & Fisher, 1986).

En muchas monocotiledóneas como la gramilla (*Cynodon dactylon*) y dicotiledóneas como la frutilla (*Fragaria*) que presentan tallos postrados, frecuentemente el sistema radical no es unitario, pues en cada nudo nace un fascículo de raíces adventicias.

Algunos cormófitos monocaules como la palma *Socratea* y *Pandanus,* monocotiledóneas arbóreas o arbustivas, logran mayor estabilidad desarrollando raíces adventicias llamadas **raíces fúlcreas** o **raíces zancos**. Dichas raíces también aparecen en gramíneas como el maíz y el sorgo. Son gruesas, se forman en los nudos basales, y penetran al suelo donde cumplen doble función: sostén y absorción.

Rizoma de Sanseviera thyrsiflora con raíces adventicias



Raíces adventicias en tallo de *Oplismenus hirtellus*



Raíces fúlcreas o zancos en *Zea mays,* maíz



En el Parque Mitre de la ciudad de Corrientes (Argentina) hay un ejemplar cultivado de *Ficus benghalensis*, la "higuera de la India" o "banyan tree", caracterizado por desarrollar raíces fúlcreas Dichas raíces nacen sobre ramas extendidas horizontalmente, se extienden hacia el suelo y finalmente lo penetran. Se desarrollan formando columnas que crecen en diámetro y además pueden unirse por concrescencia, adquiriendo el aspecto de nuevos troncos. Como las ramas quedan sostenidas por estas raíces columnares, pueden alcanzar una longitud mucho mayor que las ramas de otras especies, que tienen soporte sólo en el punto de unión con el tronco. De esta manera una sola planta puede cubrir una enorme extensión: hay casos registrados en India de árboles cuya copa cubre una superficie de más de 20.000 m^2. El tronco inicial también puede unirse por concrescencia con las raíces fúlcreas, y va aumentando de tamaño; se conocen troncos de cerca de 3 m de diámetro.

Ficus benghalensis, higuera de la India

Aspecto general del árbol



Raíces fúlcreas en desarrollo y fijadas al suelo

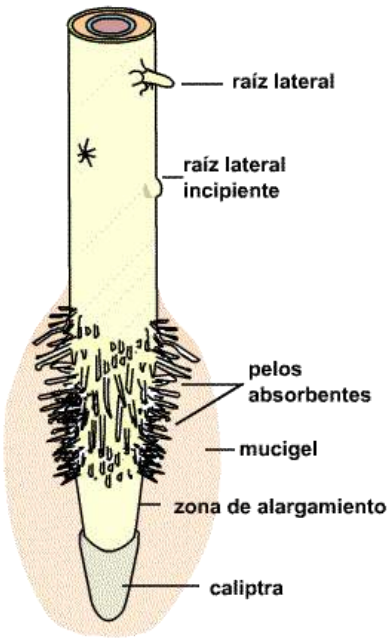


Algunas plantas tienen raíces gemíferas: se forman yemas en las raíces que permiten la propagación vegetativa de la planta (*Linaria vulgaris*, *Rumex acetosella, Populus spp.*).

MORFOLOGÍA EXTERNA DE UNA RAÍZ PRIMARIA

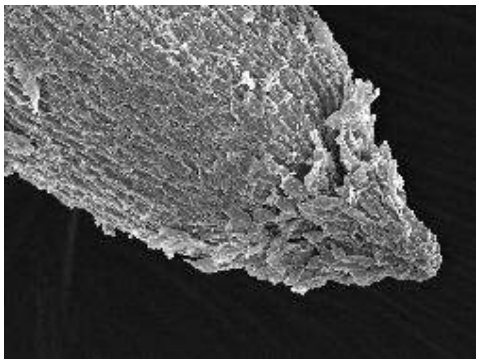
- **Caliptra, cofia o pilorriza:** se encuentra en el ápice protegiendo al meristema apical
- **Zona de crecimiento o alargamiento,** zona glabra de 1-2 mm long. En raíces aéreas de *Rizophora mangle* sobrepasa los 15 cm de longitud.
- **Zona pilífera**, región de los pelos absorbente.
- **Zona de ramificación**, región sin pelos, donde se forman las raíces laterales. Se extiende hasta el cuello, que la une al tallo.
  El extremo de la raíz está revestido de **mucigel**, envoltura viscosa constituida por mucílago (polisacáridos), que la protege contra productos dañinos, previene la desecación, es la interfase de contacto con las partículas del suelo y proporciona un ambiente favorable a los microorganismos.

Morfología externa de la raíz



CALIPTRA

Caliptra de *Potamogeton pedersenii* (foto MEB)



Protege al meristema evitando el contacto con partículas sólidas del suelo y evitando lesiones. A pesar de que continuamente se forman nuevas células en la parte profunda de la caliptra, ésta no aumenta de tamaño porque las células externas se desprenden, se descaman, por gelificación de las laminillas medias. Las células externas juegan el papel de lubricante que facilita la penetración de la raíz en el suelo. Entre la caliptra y la protodermis las paredes se vuelven mucilaginosas, facilitando la separación de la caliptra de los lados de la raíz en crecimiento.

RAMIFICACIÓN DE LA RAÍZ

El grado de ramificación está influenciado por el suelo. Las raíces son escasamente ramificadas si crecen en agua o pantano. En suelos aireados y secos son muy ramificadas. Muchos árboles tienen un sistema radical dividido que les permite aprovechar mejor la provisión de agua: **raíces horizontales**, superficiales para absorber el agua de lluvia, y **raíces profundas verticales** para alcanzar el agua de las capas internas del suelo, cuando baja el nivel freático.

En **dicotiledóneas tropicales** se han descripto cuatro patrones de ramificación de raíces para árboles viejos:

- Sistema sin raíz principal, con raíces tabulares: raíces superficiales gruesas horizontales formando grandes contrafuertes o aletones parietiformes, con puntos de anclaje vertical débiles. Árboles de selva tropical: *Ficus elastica*.
- Sistema formado por raíces superficiales gruesas horizontales con zonas de anclaje y raíz principal bien desarrollada.
- Raíz principal prominente, con raíces oblicuas muy desarrolladas, raíces superficiales débiles.
- Raíces zancos prominentes y raíces subterráneas débiles.

Para **árboles de zonas templadas** se distinguen los siguientes:

- **En forma de estaca**: una raíz principal dominante, de crecimiento vertical: *Quercus*, algunas coníferas.
- **En forma de plato**: raíces horizontales superficiales de las que nacen raíces más o menos verticales*: Abies, Fraxinus, Populus.*

Glosario

Acrópeta /o: dícese de lo que se desarrolla desde la base hacia el ápice.

Bráctea: órgano foliáceo situado en la proximidad de las flores y distinto por su forma, tamaño, consistencia, color, etc., de las hojas normales y de las que, transformadas constituyen las piezas florales.

Brevicaule: de tallo corto.

Caulifloria: fenómeno relativo a algunos árboles o arbustos que echan las flores en el tronco y en las ramas añosas; se trata de la brotación tardía de yemas durmientes.

Caulógeno: que se origina en el tallo.

Caducifolia /o: árboles y arbustos que no se conservan verdes todo el año, dejan caer sus hojas en épocas desfavorables, estación fría o seca.

Cutícula: capa cérea o grasa de la pared exterior de las células epidérmicas, formada por cutina y ceras, falta en las raíces y en órganos sumergidos de las plantas acuáticas.

Decidua /o: que deja caer sus hojas en épocas desfavorables.

Dimorfismo: fenómeno relativo a las plantas o a los órganos dimorfos, es decir, que poseen dos formas.

Embrión: rudimento del esporófito joven, cuando la ovocélula después de fecundada ha constituido un cuerpo primordial de células diploides (2n).

Esporangio: estructura hueca uni- o pluricelular donde se producen las esporas. En las pteridófitas estas estructuras se hallan en las frondes fértiles o esporofilos.

Espora: célula reproductiva especial, provista por lo general de una gruesa pared, habitualmente unicelular, capaz de dar lugar a un adulto sin fusionarse con ninguna otra célula.

Estoma: estructura que conforma una pequeña abertura y se halla situada sobre la superficie de las hojas y de los tallos (epidermis), a través de donde circulan los gases; se abre y cierra en determinadas condiciones.

Filotaxis: ordenación de las hojas sobre el tallo.

Gelatinización: se refiere a las paredes celulares que se transforman parcialmente en mucílago. Gelificación.

Inflorescencia: sistema de ramificación que se resuelve en flores.

Intercalar: crecimiento localizado en la base o en la parte media de un órgano.

Laminilla media: capa de material intercelular, rica en compuestos pécticos, que mantienen unidas las paredes primarias de células adyacentes.

Meristema apical caulinar: grupo de células meristemáticas (indiferenciadas) en el ápice del vástago que por división celular produce los precursores de los tejidos primarios.

Ortótropo: orientado verticalmente.

Óvulo: estructura de las plantas con semillas que contiene el gametófito femenino con la ovocélula, toda ella está rodeada por una nucela y uno o dos tegumentos; cuando madura, el óvulo da lugar a la semilla.

Parietiforme: en forma de pared o tabique.

Perenne: planta que vive 3 ó más años y produce estructuras reproductoras año tras año.

Primordio: estado, todavía rudimentario, de un órgano que empieza a formarse.

Protodermis: tejido meristemático primario que da lugar a la epidermis.

Raíz axonomorfa: raíz cuyo eje es predominantemente ramificada de manera racemosa, con los ejes secundarios, etc., poco desarrollados en comparación del principal.

Raíz caulógena: Que surge o se forma en el tallo, como las raíces de los helechos.

Bibliografía

Camefort, H. 1972. Morphologie des Végétaux Vasculaires. 2ª ed. Doin, Éditeurs.

Clark L. G. & J. B. Fisher. 1986. Vegetative Morphology of Grasses: Shoots and Roots. Int.Grass Symp.: 37-45.

Gifford, E. M. et A. S. Foster. 1989. Morphology and Evolution of Vascular Plants. W. H. Freeman and Company.

Guédès, M. 1979. Morphology of Seed- Plants. J. Cramer.

Ingrouille, M.1992. Diversity and Evolution of Land Plants. Chapman & Hall.

Lindorf, H., L. de Parisca & P. Rodriguez. 1991. Botánica. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. Caracas.

Mauseth, J. 1988. Plant Anatomy. Benjamin/Cummings Pub.Co., Menlo Park, CA.

Nultsch, W. 1996. Botánica General. Editorial Norma.

Raven, P. H., R. F. Evert & S. E. Eichhorn. 1992. Biology of Plants, 5th. ed. Worth Publishers.

Strasburger E. y col. 1994. Tratado de Botánica, 8ª ed. castellano. Ediciones Omega S.A.

Takhtajan, A. 1991. Evolutionary Trends in Flowering Plants. Columbia University Press.

Tomlison, P. B. 1990. The Structural Biology of Palms. Clarendon Press Oxford.

Tema 2: Hoja

Tema 2.1: Hoja, definición, origen, función y sucesión foliar

Las hojas son órganos vegetativos, generalmente aplanados, situados lateralmente sobre el tallo, encargados de la fotosíntesis.

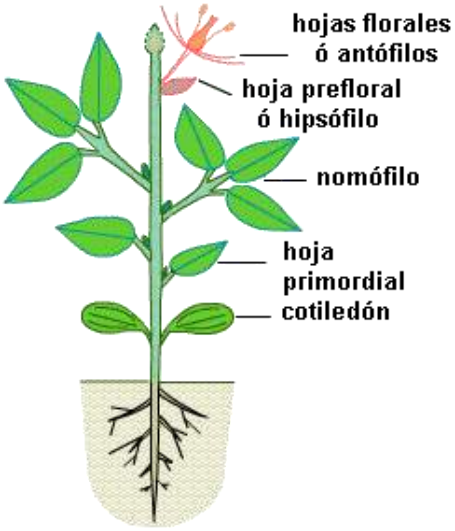
La morfología y anatomía de tallos y hojas están estrechamente relacionadas. Un órgano no puede existir sin el otro, en conjunto constituyen el **vástago**.

SUCESIÓN FOLIAR

En numerosas especies de dicotiledóneas la forma de la hoja se modifica en el curso del desarrollo del individuo.
Se distinguen los siguientes tipos de hojas

1. Hojas embrionales o cotiledones

Sucesión foliar



Son las primeras hojas que nacen sobre el eje. Generalmente su número es característico para cada grupo de plantas: **un cotiledón** en monocotiledóneas, **dos** en dicotiledóneas y **dos a varios** en gimnospermas. En algunos casos no emergen a la superficie y sólo sirven para absorber (gramíneas) o ceder sustancias alimenticias a la plantita en desarrollo (*Pisum, Quercus*). En otros casos son órganos fotosintetizadores, verdes. En general tienen vida breve, y su forma es diferente a la de los nomófilos, como en el palo borracho rosado (*Ceiba*), en el fresno, etc.

En algunas Gesneriaceae tropicales como *Monophyllea* y *Streptocarpus*, son las únicas hojas que se forman. Una se agranda considerablemente, y constituye una hoja vegetativa de larga duración. En su axila se desarrolla la inflorescencia.

2. Hojas primordiales

Son las primeras hojas que nacen por encima de los cotiledones de la planta joven. En plantas con hojas compuestas como el fresno, el poroto y el chivato, las hojas primordiales son simples o con menor número de folíolos, mientras en otras plantas como la arveja son más reducidas

3. Hojas vegetativas o nomófilos

Aparecen después de las hojas primordiales y son las que se forman durante toda la vida de la planta. Son morfológicamente más complejas, y son las hojas características de cada especie.

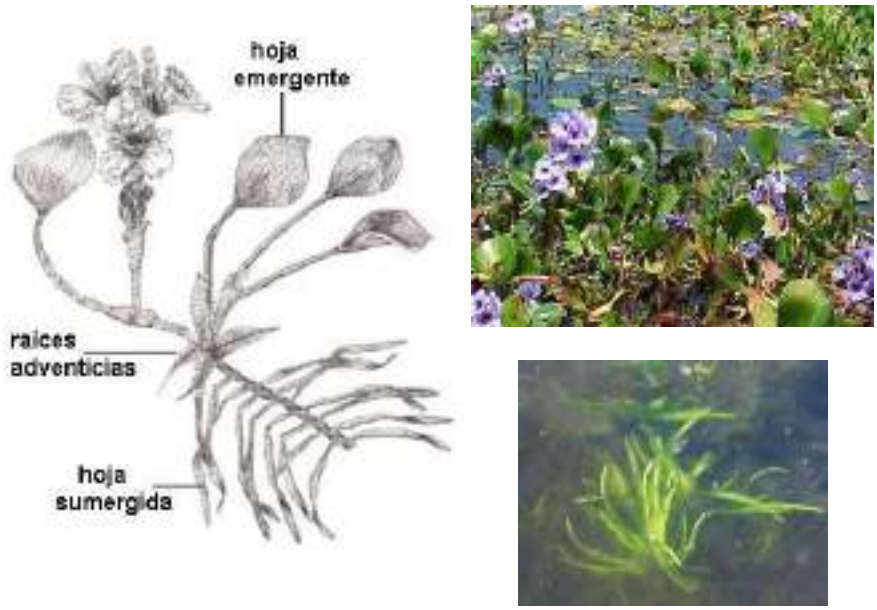
En ciertas plantas hay hojas de tamaño y forma diferentes: el fenómeno se llama **heterofilia**.

Por ejemplo en el *Eichhornia azurea,* camalote las hojas sumergidas son acintadas y las hojas emergentes tienen la lámina elíptica o romboidal.

Sucesión foliar en *Delonix regia,* chivato



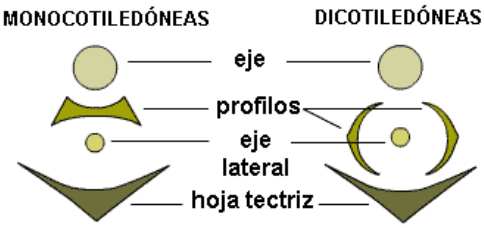
Heterofilia en *Eichornia azurea*



4. Profilos

Son las primeras hojas sobre un eje lateral. Tienen una posición característica, lateral en dicotiledóneas y dorsal y soldados entre sí en monocotiledóneas. Sobre el eje lateral después de los profilos pueden desarrollarse nomófilos u otras hojas como brácteas o antófilos.

Disposición de los profilos en monocotiledóneas y eudicotiledóneas



5. Hojas preflorales

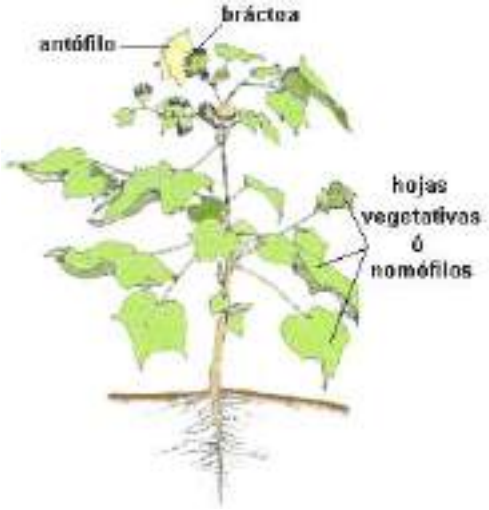
Cuando la planta pasa del estado vegetativo al estado floral, a menudo el cambio es anunciado por una modificación en la forma de las hojas. El limbo se reduce, la hoja a menudo se vuelve sésil, y la coloración puede ser diferente (*Euphorbia pulcherrima*, estrella federal; *Bougainvillea spectabilis*, Santa Rita). Cuando se encuentran sobre el eje principal se llaman **brácteas o hipsófilos**, y cuando se encuentran sobre un eje lateral reciben el nombre de **bractéolas**.

6. Antófilos u hojas florales
Son las hojas modificadas que constituyen los órganos florales.

Brácteas o hipsófilos en *Euphorbia pulcherrima*



Diferentes tipos de hojas en *Gossypium hirsutum,* algodón



Tema 2.2: Hoja de Dicotiledóneas

Las partes de una hoja de dicotiledónea son:

Limbo o lámina: porción verde, aplanada, delgada, con dos caras: la **adaxial**, superior, ventral, haz o epifilo dirigida hacia el ápice, y la cara **abaxial**, inferior, dorsal, envés o hipofilo dirigida hacia la base del tallo.

Cuando ambas caras son del mismo color, la hoja se llama concolora; cuando son de distinto color, generalmente la adaxial es de color verde más oscuro, se llama discolora.

Pecíolo: une la lámina con el tallo, es generalmente cilíndrico, estrecho. Se denomina **sésil** a la hoja que carece de pecíolo.

- **Base foliar**: algunas veces llamada **vaina**, es la porción ensanchada donde el pecíolo se inserta en el tallo.

- **Estípulas**: están situadas sobre la base foliar, a ambos lados del pecíolo, son apéndices de forma diversa, a veces foliáceos. Las diversas partes de la hoja pueden presentar desarrollo y forma muy variables, explicándose así la gran variabilidad morfológica de las hojas en este grupo vegetal.

Hoja de dicotiledónea *Hibiscus rosa-sinensis,* rosa china, sinensia



LÁMINA o LIMBO

El aspecto de la lámina foliar depende de su forma, del grado de división de la misma, del dibujo del margen y del tipo de venación.

Organización:Hoja Simple

Cuando la hoja es simple, consta de una sola lámina foliar. Ésta puede ser:

- **entera**
- **hendida** (fida o lobada): la incisión es menor que el 50%.,
- **partida**, cuando la incisión es mayor que el 50%.,

sectada, cuando la incisión llega casi hasta el nervio o hasta el nervio mismo, con porciones de base ancha, no articuladas sobre la vena (*Myriophyllum*, *Dahlia*, *Petroselinum*, *Foeniculum*).

Organización de la lámina foliar: hoja simple

Entera (*Eugenia uniflora*, ñangapirí)



Pinnatífida (*Turnera sidoides*)



Pinnatipartida (*Quercus robur*, roble)



Pinnatisecta (*Taraxacum officinale*, diente de león)



Palmatífida (*Platanus sp.*, plátano)



Palmatipartida (*Passiflora caerulea*, mburucuyá)



Palmatisecta (*Manihot esculenta*, mandioca)



Hoja Compuesta

La lámina foliar está dividida en varias subunidades llamadas **folíolos**, articuladas sobre el **raquis** de una hoja o sobre las divisiones del mismo. Pueden tener **peciólulos** o ser sésiles.
Según el número de folíolos la hoja puede ser:

Organización de la lámina foliar: hoja compuesta
(la flecha señala la posición de la yema axilar)

Unifoliolada (*Citrus aurantium,* naranjo agrio)



Bifoliolada (*Melicoccus lepidopetalus,* coquito de San Juan),



Trifoliolada o ternada (*Erythrina crista- galli*, seibo)



Cuando hay más de tres folíolos, según su disposición la hoja puede ser:

Pinnada: subunidades o pinnas dispuestas a lo largo de un eje o **raquis**. Puede ser paripinnada o imparipinnada.

Según el grado de división la lámina puede ser: **bipinnada, tripinnada, cuadripinnada**. En dichos casos hay ráquices secundarios, terciarios, etc, y las porciones de lámina se llaman **pínulas**.

- **Palmaticompuesta**: subunidades o folíolos insertos en el extremo del raquis, (lapacho, palo borracho). Si los folíolos están divididos, la disposición de los foliólulos será pinnada. No se conocen hojas bipalmadas o bipalmaticompuestas.

Organización de la lámina foliar: hojas compuestas con más de tres folíolos

Imparipinnada (*Fraxinus*, fresno)



Bipinnada paripinnada (*Acacia sp.*)



Palmaticompuesta (*Tabebuia heptaphylla*, lapacho rosado)



Forma

- **Lámina:** lanceolada, hastada, romboidal, obromboidal, elíptica,oblonga, triangular, obtriangular, cordada, obcordada, ovada, obovada, reniforme, linear. También hay términos especiales como: escuamiforme, acicular, panduriforme, orbicular, etc.

Tipos de lámina foliar

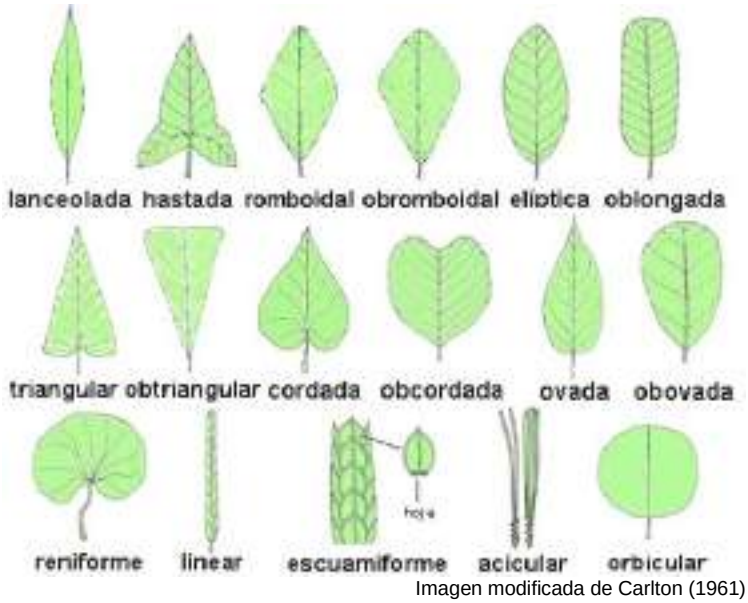


Imagen modificada de Carlton (1961)

- **Base de la lámina**: cuneada, aguda, redondeada, cordada, truncada, hastada, sagitada, peltada.

Variación de la base de la lámina foliar



Imagen modificada de Carlton (1961)

- **Ápice**: acuminado, agudo, redondeado, obtuso, retuso, obcordado, cuspidado, mucronado, truncado, emarginado, atenuado, etc.

Variación del ápice de la lámina foliar



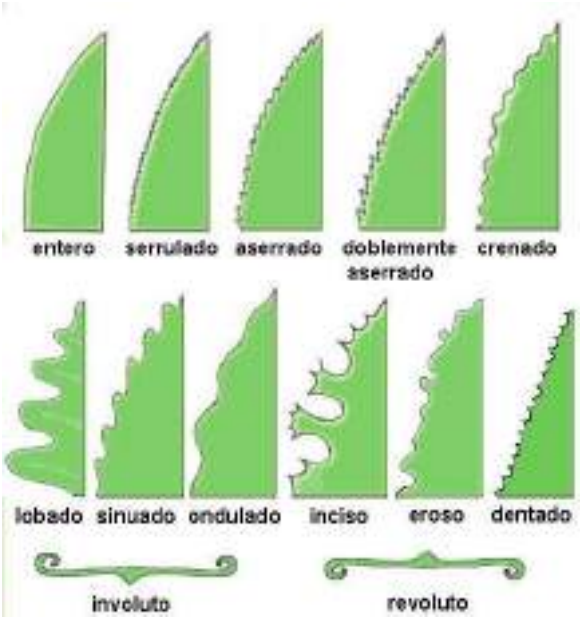
Imagen modificada de Carlton

Margen

- **Entero** (*Erythrina crista-galli,* seibo).
- **Serrulado**, **aserrado** (*Mespilus germanica,* níspero).
- **Doblemente aserrado** (*Turnera orientalis*).
- **Crenado** (*Pelargonium hortorum,* malvón*).*
- **Lobado** (*Quercus robur,* roble).
- **Sinuado, ondulado, inciso, eroso, dentado** (*Macfadyena dentata,* uña de gato*)*.
- **Revoluto** (*Rosmarinus officinalis*, romero).
- **Involuto**.
- **Plano**.

También tienen importancia la espaciación de las proyecciones y su tamaño (igual o desigual, o doble).

Tipos de margen foliar



Tema 2.3: Venación foliar

A la hoja entran uno o más rastros foliares. Pueden continuar en igual número a lo largo de toda la hoja o pueden dividirse, fusionarse y volverse a ramificar.

Las **venas primarias** son haces vasculares sencillos o varios haces asociados. La disposición de las venas se llama **venación o nervadura**.

Generalmente las venas más gruesas son salientes en la haz y poco salientes o hundidas en el envés.

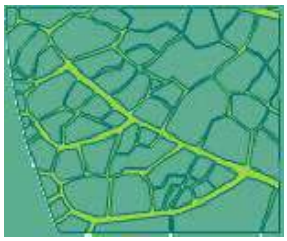
La venación puede ser:

- **Venación abierta**: todas las venas acaban libremente en el interior de las hojas o en sus márgenes No hay anastomosis entre las venas. Rara en dicotiledóneas (*Circaeaster, Kingdonia uniflora*).
- **Venación cerrada**: Las venas se ramifican y se anastomosan unas con otras formando una red que facilita la difusión de líquidos. Es más avanzada, y asegura la nutrición a las porciones rasgadas o heridas. La venación presenta dos niveles de organización, la **venación mayor** y la **venación menor**.

Venación cerrada en *Taliparititi elatus (Malvaceae).*







Tipos de venación mayor

Los tipos de venación mayor se establecen teniendo en cuenta las **venas primarias** o venas más gruesas de la hoja (Hickey, 1974). Una hoja puede tener una vena primaria, en ese caso llamada vena media, o varias. Las **venas secundarias** parten de las venas primarias. El ángulo que determinan en su unión con ellas recibe el nombre de **ángulo de divergencia**.
De las venas secundarias divergen las venas terciarias, y así sucesivamente.

La venación puede ser:

- **Pinnada**. Las hojas con este tipo de venación tienen una vena principal con venas secundarias escalonadas a lo largo de la misma. Presenta tres variantes:
  - **Craspedódroma**: venas secundarias terminando en el margen.
  - **Camptódroma**: venas secundarias terminando antes del margen.
  - **Hifódroma**: venas secundarias y menores ausentes, rudimentarias o escondidas en el mesófilo carnoso o coriáceo.

Tipos de venación

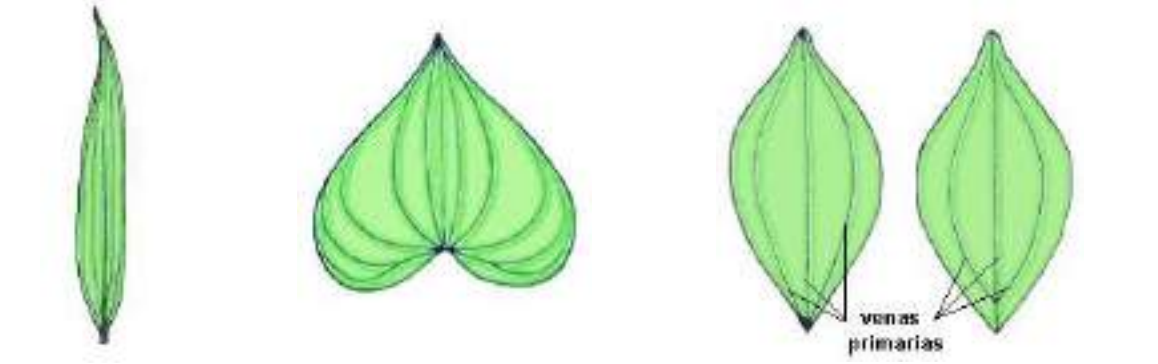
Craspedódroma | Camptódroma | Hifódroma



Imágenes modificadas de Hickey(1974)

- **Paralelódroma**: 2 o más venas primarias originándose a cada lado de la base foliar y corriendo paralelas hasta el ápice donde convergen (*Plantago sp.*).
- **Campilódroma**: varias venas o ramas primarias nacen en un mismo punto, formando arcos recurvos que convergen hacia el ápice. Se da también en monocotiledóneas.
- **Acródroma**: dos o mas venas primarias o venas secundarias fuertemente desarrolladas formando arcos no recurvos que convergen hacia el ápice (*Saponaria sp.*, *Bupleurum sp.*)

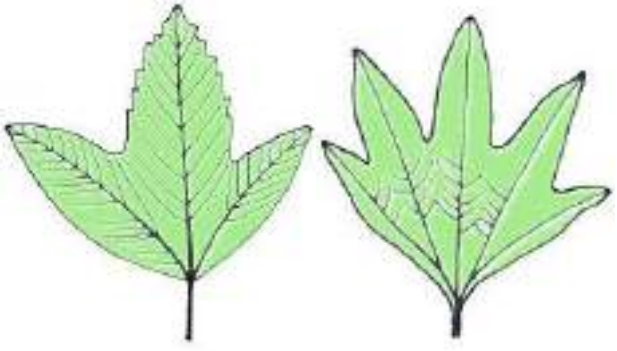
Paralelódroma | Campilódroma | Acródroma



Imágenes modificadas de Hickey(1974)

- **Actinódroma**: tres o más venas basales que divergen radialmente desde un punto (Malvaceae, Tiliaceae)
- **Palinactinódroma** (pedada): venas primarias divergiendo en una serie de ramificaciones dicotómicas, más o menos distanciadas (*Platanus*); las dos venas laterales más inferiores se ramifican formando ángulos muy abiertos con la vena media

Actinódroma | Palinactinódroma

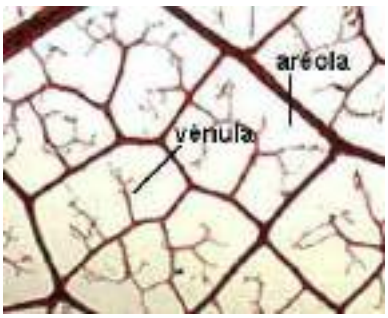


Imágenes modificadas de Hickey(1974)

Hay otros caracteres que también determinan variantes en la venación, como el curso de las venas, recto o sinuoso, si forman o no arcos cerca del borde para anastomosarse, o si forman una vena intramarginal, etc.

Las últimas venas configuran la **venación menor,** y al unirse entre sí determinan áreas de mesófilo que se llaman **aréolas**. Cuando la venación es dicotómica abierta (*Circaeaster*) no hay aréolas. Las aréolas pueden tener forma y tamaño variables, y pueden tener o no terminaciones libres llamadas **vénulas** en su interior. Las vénulas pueden ser simples o ramificadas.

Venación menor en hoja transparentada de dicotiledónea



Tema 2.4.: Pecíolo y base foliar

Pecíolo

Generalmente es estrecho, puede ser cilíndrico o deprimido en la cara superior. Puede ser aplanado y ancho como en *Citrus*

Puede estar ausente, el limbo se une directamente al tallo y la hoja se llama **sésil**.

El limbo de las hojas sésiles puede abrazar al tallo (*Bupleurum*).
Cuando hay dos hojas sésiles insertas en cada nudo, a veces ellas se unen entre sí rodeando completamente el tallo (*Lonicera implexa, Dianthus, Deianira erubescens*).

Hoja peciolada de *Broussonetia papyrifera*



Hojas sésiles

a.Hojas sésiles soldadas entre sí (*Deianira erubescens*)



b.Hojas sésiles en *Dianthus caryophyllus*, clavel



Ciertas plantas tienen engrosamientos con aspecto de articulaciones, **pulvinos**, situados en la base o el ápice del pecíolo, o **pulvínulos** situados en los peciólulos de las hojas compuestas. Ambos son hinchados, con superficie arrugada, y se relacionan con las nastias: movimientos reversibles de las hojas que ocurren como respuesta a estímulos. Los pulvínulos de *Mimosa paupera* mueven las hojas en respuesta al estímulo por contacto.

Folíolos extendidos



Folíolos plegados



Base foliar y estípulas

El desarrollo de la base foliar es muy variable. Puede ser muy marcado como en las especies de la familia Umbelliferae constituyendo una **vaina**. Las bases foliares amplias, envainadoras, son típicas de nudos multilacunares. La base foliar puede estar reducida o faltar, insertándose el pecíolo sobre el tallo.

Las **estípulas** son dos apéndices asociados a la base foliar, a uno y otro lado del pecíolo, presentes a menudo en hojas con nudos trilacunares. Pueden ser libres, de posición lateral, simples (*Gossypium hirsutum,* algodón), o compuestas (pinnadas en *Delonix regia*, chivato y *Peltophorum dubium, ivirá pitä*), pequeñas o con dimensiones comparables a las del limbo como sucede en la arveja, *Pisum sativum*. En *Lathyrus aphaca* cada hoja comprende 2 grandes estípulas y el limbo foliar está representado sólo por un zarcillo. En otras especies, las estípulas están ausentes. En *Ficus religiosa* (gomero), y otras especies de *Ficus* , las estípulas (e) se sueldan entre sí formando un capuchón que protege el meristema apical.

Ficus religiosa



Ficus benjamina



Vaina foliar y estípulas

a, *Apium graveolens,* apio



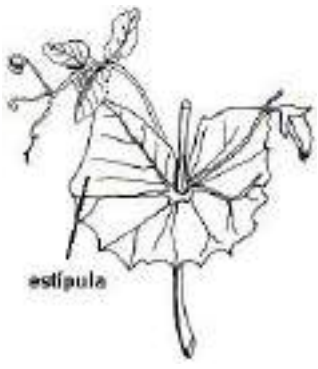
b, *Gossypium hirsutum*



c, *Delonix regia*



d, *Pisum sativum,* arveja



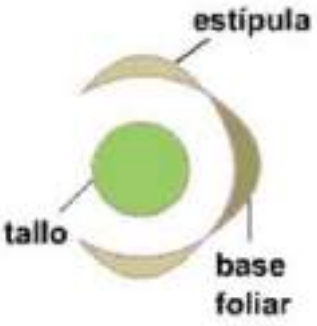
En algunas especies las estípulas pueden ser:

- **adnatas** al pecíolo, como sucede en *Rosa*.
- **coherentes** entre sí, las de la misma hoja, con las siguientes variantes:
  - **a)** axilares o intrapeciolares, entre la hoja y el tallo;
  - **b)** opositifolias, soldadas abrazando el tallo;

Estípulas

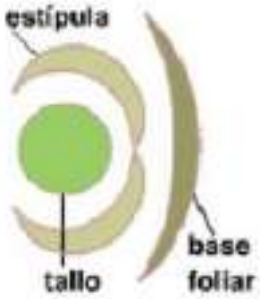
a. Estípulas (e) adnatas al pecíolo, *Rosa sp.*





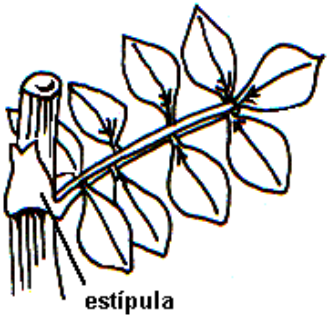
b. Estípulas (e) coherentes entre sí, *Platanus sp.*





- **c) ócrea**, formando un tubo que encierra el tallo;

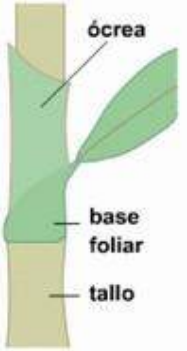
c. Estípulas concrescentes y opositifolias en *Coronilla minima*





d. Ócrea en *Polygonum*



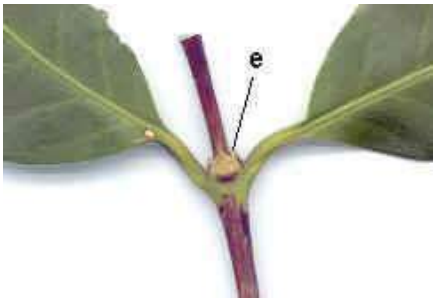


interpeciolares: cuando se sueldan las estípulas de distintas hojas insertas en el mismo nudo, como ocurre en muchas especies de la familia Rubiaceae.

e. Esquema de estípulas interpeciolares en Rubiaceae



f. Estípulas interpeciolares en *Coffea arabica*, café

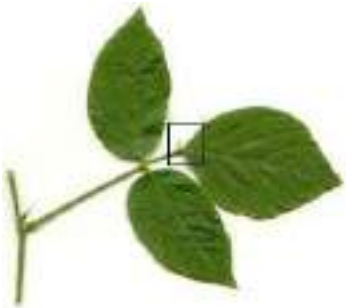


Su duración es variable: pueden ser **caducas**, caer mucho tiempo antes que el resto de la hoja (*Delonix*) o ser **persistentes**, cuando permanecen aún después de la caída de la hoja.

Las **estipelas** son análogas a las estípulas y se encuentran en la base de los folíolos en hojas compuestas, como sucede en *Desmodium affine* (pega-pega).

Estipelas en las hojas compuestas de *Desmodium affine*





Tema 2.5: Hoja de Monocotiledóneas

Las hojas de monocotiledóneas presentan una diversidad morfológica casi tan grande como las de dicotiledóneas. A pesar de su diversidad, la mayoría de las hojas tienen un aspecto común, característico.
Son generalmente enteras, con venación paralela, y la vaina está siempre bien desarrollada.

Veremos los tipos más importantes:

1º tipo: presenta **limbo** entero, alargado, con venación paralela, y se fija al tallo por medio de una **vaina** que lo abraza más o menos completamente. La vaina puede cubrir varios entrenudos. En la unión de lámina y vaina puede haber un apéndice laminar, la **lígula**, en posición vertical. La lámina presenta dos caras bien definidas, homólogas de las caras del limbo de hojas de dicotiledóneas. El haz mediano puede ser más grande y estar asociado a una costilla prominente. Las venas laterales pueden o no formar costillas. Ej: *Zea mays, Tulipa, Convallaria*.

Hoja de *Zea mays,* maíz





2º tipo: algunas hojas presentan un **pecíolo** entre la vaina y la lámina, como en las Araceae. En *Victoria cruziana* (irupé, incluida entre las Angiospermas basales) el pecíolo es muy largo, puede alcanzar 2 metros, y además se inserta en el centro de la lámina (hoja peltada). En *Eichhornia crassipes,* camalote, el pecíolo está inflado, y cada hoja presenta una única estípula intrapeciolar, membranácea, situada entre la hoja y el tallo, terminada en un lóbulo estipular (Bell, 1993). En *Potamogeton* las hojas presentan un par de estípulas, una a cada lado, que pueden estar parcialmente soldadas a la hoja.
Las hojas de las Marantaceae presentan **pulvinos** entre el pecíolo y la lámina, que les permiten cambiar la posición de la lámina foliar de horizontal (diurna) a vertical (nocturna).

Estípula intrapeciolar membranácea de *Eichhornia crassipes*



Pecíolo inflado en *Eichhornia crassipes,* camalote



Syngonium podophyllum (Araceae)



Calathea makoyana (Marantaceae)



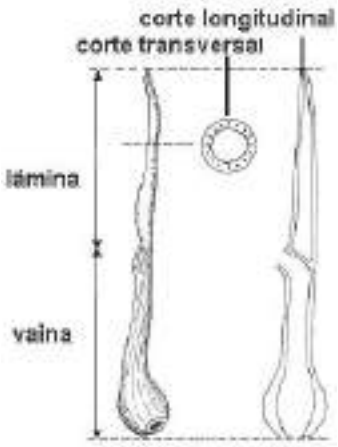
3º tipo: hojas ensiformes o equitantes, se encuentran en Iridaceae. Las hojas presentan una vaina que lleva sobre su cara dorsal el limbo, dispuesto en un plano perpendicular a la superficie del tallo. Las primeras hojas presentan solamente vaina, y las subsiguientes poseen cada vez el limbo más desarrollado. El limbo es aplanado, pero ambas caras son verticales. En otros casos la porción basal de la hoja es envainadora, y la porción apical constituye el limbo, sin haber una diferencia morfológica entre ambas porciones, como ocurre en *Belamcanda chinensis*.

Una organización del mismo tipo muestran las hojas de *Allium cepa* (cebolla) y *Juncus microcephalus*, pero con vaina cilíndrica, totalmente cerrada, y lámina cilíndrica cerrada en el ápice, fijada dorsalmente sobre la vaina; la cavidad de la lámina no tiene comunicación con la cavidad de la vaina. Las primeras hojas de la cebolla son como las de *Iris*, casi sin lámina, reducida ésta a una masa de tejido clorofiliano.

Belamcanda chinensis,
hojas ensiformes con vaina



Hoja de *Allium cepa,* cebolla



4º tipo. En las palmeras pueden haber hojas sectadas. La venación puede ser pinnada: *Acrocomia totai*, (mbocayá), *Arecastrum romanzoffianum*, (pindó), *Butia yatay, (*yataí); o palmada: *Copernicia alba* (carandá), *Trithrinax campestris*, (caranda-í), no es paralela. En *Caryota* la hoja es doblemente sectada. El limbo es entero en su origen, plegado, se divide tardíamente.

Hojas de palmeras

a. *Butia yatay,* yataí





b. *Arecastrum romanzoffianum,* pindó





c. *Caryota sp.*





d. *Copernicia alba*





5º tipo. En *Canna spp.* (achira) y *Musa* (bananero) las hojas son pinnati-paralelinervadas. La línea media de la hoja está ocupada por un conjunto de venas paralelas, muy juntas entre sí, y las venas periféricas se van desviando en ángulo recto, a lo largo de la lámina, recorriéndola como venas secundarias paralelas, independientes. La hoja tiende a desgarrarse por la falta de refuerzos marginales (Lindorf, 1991).

Planta de *Canna indica*



Venación de hoja de *Canna*



Tema 2.6: Hojas de Gimnospermas

HOJAS DE GIMNOSPERMAS

Hay una forma foliar típica de gimnospermas, la **hoja acicular**, presente en *Pinus, Abies, Larix y Picea*. Cada hoja tiene dos partes, la lámina que es una aguja verde, recorrida por una sola vena y terminada en una punta aguda, y la base concrescente con el eje al que envuelven constituyendo el cojinete foliar. Sobre cada una de sus caras hay dos líneas longitudinales que indican la ubicación de los estomas. En *Sequoia* las hojas presentan un ligero aplastamiento dorsiventral. Los pinos tienen un follaje particular, pues presentan dos clases de hojas: las ramas largas presentan solamente hojas reducidas o escamas, aplicadas contra el tallo.

En la axila de estas escamas se insertan ramas cortas, que llevan en su base algunas escamas y terminan en 1-5 hojas aciculares. En Taxodiáceas, Cupresáceas y Podocarpáceas las hojas son uninervadas y escuamiformes, mientras en algunas especies de Araucariáceas son anchamente ovadas, con varias venas.

En Ginkgoáceas la hoja tiene forma de abanico, con limbo expandido, con venación dicotómica abierta.

En *Cycas* las hojas son pinnaticompuestas.

En los cipreses y en *Thuja* las hojas son reducidas y concrescentes, parcialmente soldadas al tallo.

Por fin en *Gnetum* las hojas son pecioladas, similares a las de dicotiledóneas.

Hojas aciculares de *Pinus*



Hoja reducida en *Thuja*



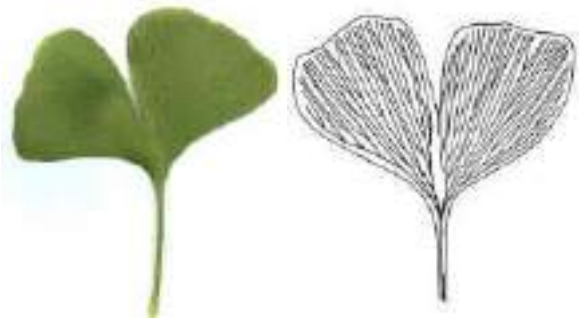
Hoja pinnaticompuesta de *Cycas revoluta*



El follaje primordial de muchas gimnospermas es bien diferente: en los cipreses las hojas primordiales son aciculares, y los nomófilos son reducidos. En los pinos, las hojas primordiales son aciculares pero se insertan en ramas largas. Recién después aparecen las hojas escamosas y las ramas cortas.

Hojas de *Araucaria angustifolia,* "pino Paraná" Hoja de *Ginkgo biloba* con venación dicotómica abierta





Tema 2.7: Hojas de Pteridófitas

Anisofilia en *Selaginella sellowii*



Microfilos:

Son hojas reducidas, de pocos milímetros, enteras, desprovistas de pecíolo, sin vascularización o con venación reducida a una vena que en algunas especies no sobrepasa la base. Se encuentran por ejemplo en *Selaginella* y *Lycopodium*.

En algunos vástagos dorsiventrales hay **anisofilia**, o sea que en el mismo sector del tallo, se forman hojas diferentes en forma y tamaño en el lado superior y a los lados del mismo.

Megafilos:

Reciben el nombre de **frondes** (Filicales). Son hojas de gran tamaño, a menudo compuestas, con venación muy desarrollada. El crecimiento de los megáfilos se debe a la actividad de un meristema apical persistente, cuya actividad se prolonga bastante tiempo después que la hoja se ha desplegado, contrariamente a lo que ocurre en las espermatófitas.

Microfilos en *Lycopodium sp.*



Megafilos pinnados en *Nephrolepis cordifolia*



Fronde bipinnada de
Macrothelypteris torresiana



FORMA: presentan un pecíolo, con escamas pardas y una lámina.

1) Fronde simple: la lámina es alargada, entera (*Ophioglossum*). Puede ser pinnatífida o pinnatisecta

2) Fronde dividida: la lámina es pinnada con raquis simple como en *Polypodium vulgare*, o bi-o tripinnada con raquis primario y ráquises secundarios o terciarios como en *Polystichum filix-mas* y *Pteris aquilina* respectivamente.

VENACIÓN: la más frecuente es la venación dicotómica abierta, aunque puede ser reticulada, comparable a la de las espermatófitas (*Ophioglossum*).

Venación dicotómica abierta en
Adiantum sp., culantrillo



Venación cerrada en
Phlebodium decumarum
Helecho macho, cola de mono



Tema 2.8. Filotaxis y vernación

FILOTAXIS

Es la disposición de las hojas sobre el tallo. Está íntimamente ligada a la estructura primaria del tallo: el número de haces vasculares del tallo queda determinado por la filotaxis, cuanto más densa es la misma, mayor será el número de haces caulinares. El estudio de la filotaxis puede hacerse de dos maneras: estudiando el arreglo de las hojas a lo largo del tallo ya desarrollado, o estudiando un corte transversal de una yema, donde se puede analizar la situación respectiva de varias hojas jóvenes.

Las relaciones de las hojas entre sí se representan en los diagramas foliares: el centro es el ápice caulinar, los primordios dibujados más cerca son los más jóvenes, los más lejanos son las hojas más desarrolladas.

Cada nudo es una circunferencia, las hojas de un verticilo se representan en la misma circunferencia. La mediana de cada hoja es un plano imaginario determinado por el eje caulinar y la línea media de cada hoja.

Hay 2 grandes grupos de disposición foliar: verticilada y alterna.

El conjunto de hojas inserto en cada nudo constituye un **verticilo foliar**.

- **DISPOSICIÓN ALTERNA:** En esta disposición, en cada nudo se inserta 1 hoja. Hay dos tipos principales:
  1. **dística**: las hojas se insertan sobre el tallo, a largo de dos líneas opuestas.
  2. **helicoidal**: las hojas están esparcidas sobre el tallo, ordenadas regularmente sobre una espiral dextrorsa o sinistrorsa: la **espira generatriz**
- **DISPOSICIÓN VERTICILADA:** en esta disposición, 2 o más hojas se insertan simultáneamente en cada nudo del tallo. De acuerdo al número de hojas por nudo:
  3. **decusada:** 2 hojas por nudo.
  4. **verticilada:** 3 hojas o más en cada nudo o verticilo.

- **DISPOSICIÓN ALTERNA:**
  En esta disposición, en cada nudo se inserta 1 hoja. Hay dos tipos principales:

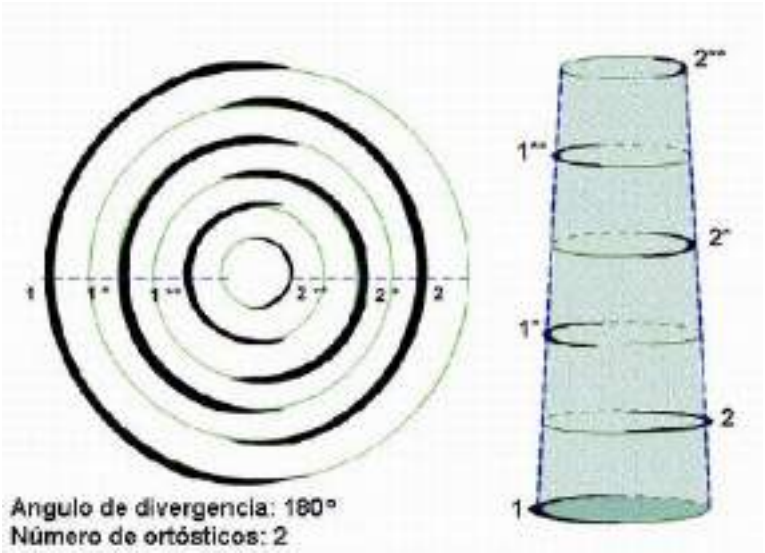
Filotaxis dística en *Belamcanda chinensis*



1. Filotaxis dística: las hojas se insertan a lo largo de dos líneas opuestas en el tallo, llamadas **ortósticos**, alternativamente sobre una y otra en cada nudo.

Esta disposición es frecuente en monocotiledóneas, y rara en dicotiledóneas.

Filotaxis dística



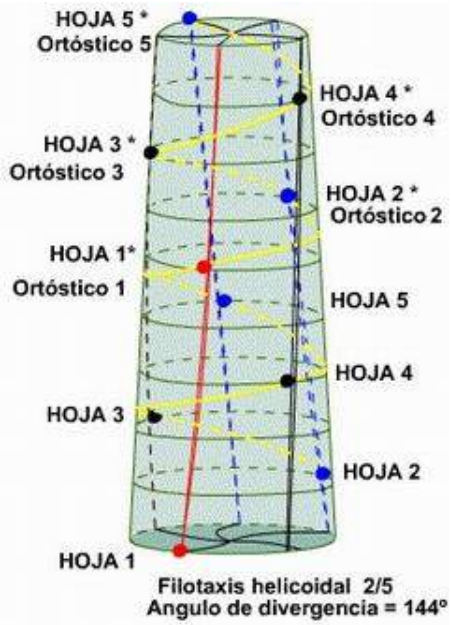
2. Filotaxis helicoidal: Las hojas están esparcidas sobre el tallo, ordenadas regularmente sobre una espiral dextrorsa o sinistrorsa: la **espira generatriz**. Las hojas se disponen sobre líneas longitudinales que se llaman **espirósticos,** porque a diferencia de

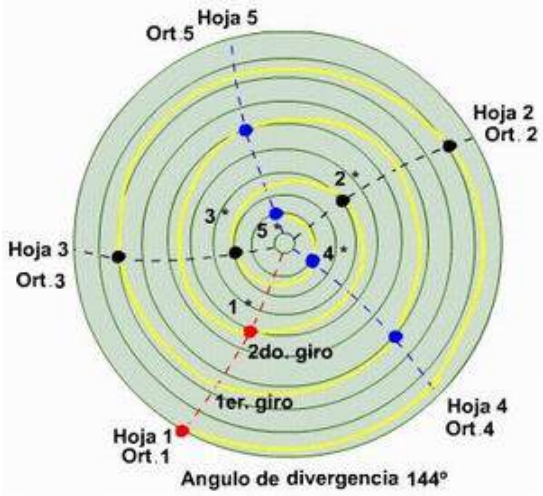
Filotaxis helicoidal en *Boehmeria nivea*

los ortósticos, no son exactamente verticales. Todas las hojas que se encuentran situadas sobre un mismo espiróstico son inervadas por trazas foliares que nacen sobre un mismo simpodio vascular. Mirando desde el ápice, cuando las hojas son numerosas y los entrenudos son muy cortos, como ocurre en las Crasuláceas o en las piñas de las Coníferas, se observan alineaciones secundarias denominadas **parásticos**, que marcan las líneas de contacto de cada hoja con las anteriores o sucesivas.



Filotaxis helicoidal





El **ángulo de divergencia** se determina trazando los lados sobre los ejes de 2 hojas sucesivas y obteniendo el valor de ese ángulo; comúnmente es constante para todas las hojas de una misma rama. La medición del ángulo de divergencia puede hacerse de dos maneras:

a) Siguiendo la espira generatriz, se buscan 2 hojas situadas sobre el mismo espiróstico; se cuentan los giros efectuados por la espira generatriz sobre el tallo (por ejemplo **2**) y el número de intervalos hallados entre las hojas consideradas, es decir el número de espirósticos (por ejemplo **5**). El valor del ángulo será **2**/**5** de la circunferencia: 144º.

b) Se mide directamente el ángulo sobre un corte transversal practicado en una yema, definiendo el centro del tallo sobre el ápice del meristema apical. La mayor parte de los vegetales con filotaxis helicoidal tienen un ángulo de divergencia de 137º-140º. Más raramente, el ángulo mide entre 98º y 100º.

- **DISPOSICIÓN VERTICILADA:** en esta disposición, 2 o más hojas se insertan simultáneamente en cada nudo del tallo.

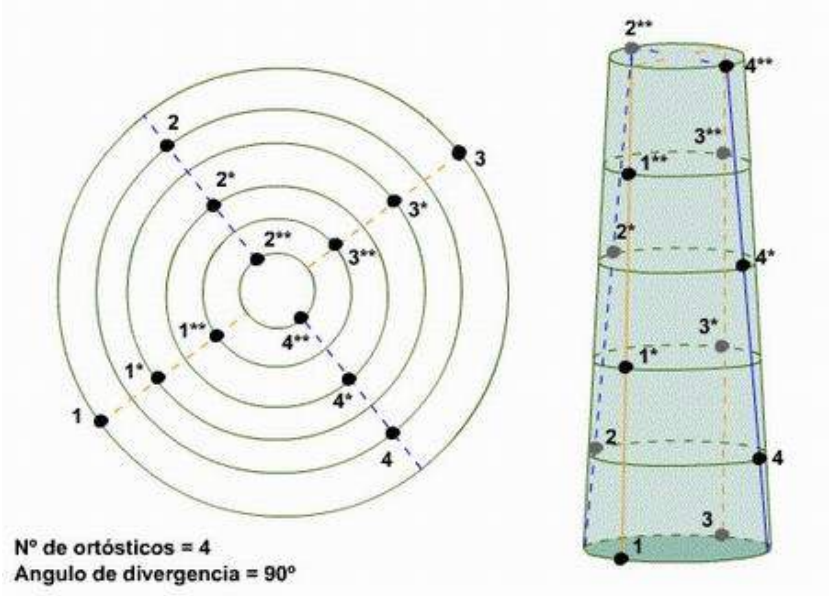
Filotaxis decusada en Amaranthaceae



Si se estudian 2 verticilos sucesivos se constata que cada hoja se inserta en un lugar tal que corresponde al espacio que separa las hojas del verticilo siguiente, es decir que las hojas de los verticilos sucesivos alternan.

El número de hojas en cada verticilo varía. El caso más frecuente es dos, y en este caso se trata de filotaxis **decusada** (Amaranthaceae, Labiatae)

Filotaxis decusada

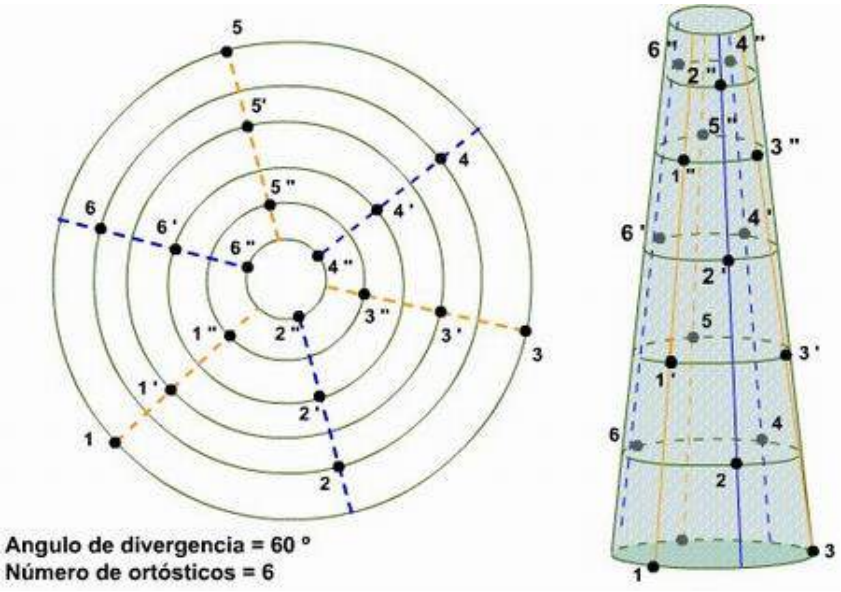


Filotaxis verticilada en *Nerium oleander,* laurel rosa, adelfa



Cuando hay 3 hojas o más en cada verticilo, la filotaxis es **verticilada** (Apocynaceae). El número de ortósticos es 6 o más. Es excepcional la presencia de 4 hojas en un verticilo.

Filotaxis verticilada

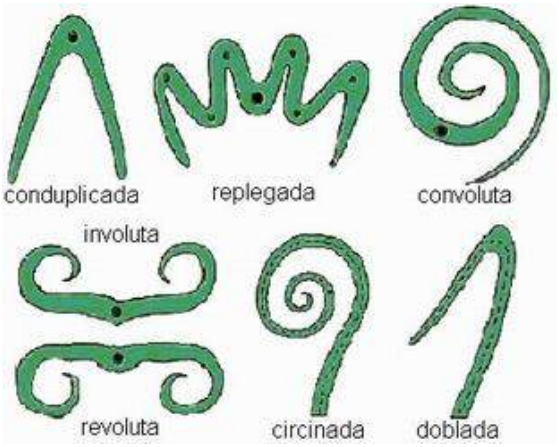


PREFOLIACIÓN O VERNACIÓN

En la yema, las jóvenes hojas se disponen sobre un corto tallo embrionario siguiendo el orden de su formación. El limbo de las hojitas presenta en las yemas una disposición característica en cada especie, llamada **prefoliación** o **vernación**. Se distinguen varios tipos:

- **plana**, limbo extendido;
- **conduplicada**, limbo plegado en dos a lo largo de la vena media (*Petunia thymifolia*);
- **replegada**, limbo plegado como un abanico (vid);
- **convoluta**, limbo enrollado paralelamente a la vena media (lechuga);
- **involuta**, limbo con sus márgenes arrollados hacia el haz (álamo, peral);
- **revoluta**, limbo con márgenes arrollados hacia el envés (sauce; *Muehlenbeckia sagittifolia*).
- **circinada**, las hojas se enrollan sobre sí mismas desde el ápice hacia la base. Lo mismo ocurre en las pinas, que lo hacen desde el extremo hacia su inserción sobre el raquis. Esta prefoliación es característica de las pteridófitas, y se presenta raramente en espermatófitas (Ejs.: *Utricularia foliosa y U. gibba).*

Tipos de prefoliación





Prefoliación circinada en pteridófitas

Glosario

Adnata/o: estructuras que siendo diferentes, se encuentran fusionadas, como por ej.: estambres y pétalos.

Anastomosis: que se unen o juntan, ya sea directamente o por medio de un tercero, como por ejemplo las venas en la hoja.

Diedro: ángulo formado al cortarse dos planos.

Epicótilo: parte superior del eje de un embrión o plántula, por encima de los cotiledones y por debajo de la siguiente hoja u hojas.

Haz vascular: cordón de tejido que contiene xilema primario y floema primario (y procámbium si todavía existe), frecuentemente rodeado por una vaina de parénquima o fibras.

Homólogo: órgano que tiene el mismo origen que otro.

Mesófilo: tejido fundamental (parénquima) de una hoja, situado entre las capas de la epidermis y entre los nervios de la misma.

Multilacunar: nudos con más de tres trazas foliares que determinan igual número de lagunas foliares.

Raquis: eje de una hoja de helecho (fronde) desde donde surgen las pinnas; en las hojas compuestas, extensión del pecíolo correspondiente al nervio medio de una hoja entera.

Rastro foliar o traza foliar: la extensión de un haz vascular que parte del sistema vascular del tallo para ingresar en la hoja.

Recurvo: curvado hacia la base o hacia abajo.

Bibliografía

Bell, Adrian D. 1991. Plant Form. Oxford University Press.

Camefort, M. 1972. Morphologie des Végétaux Vasculaires. 2da ed. Doin, Éditeurs.

Carlton, W. M. 1961. Laboratory Studies in General Botany. John Wiley & Sons.

Font Quer, P. 1993. Diccionario de Botánica. Ed. Labor.S.A.

Hickey, L. J. 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. Bol. Soc. Argent. Bot. 16(1-2): 1-26.

Kirchoff, B.K.&.1984. On the relationship between phyllotaxy and vasculature: a synthesis. Bot. J. Linn. Soc. 89: 37-51.

Lindorf H., L. de Parisca & P. Rodriguez. 1991. Botánica. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. Caracas.

Lee, D. W. 1977.On Iridiscent Plants. Garden´s Bull. 30: 21-29.

Lee, D. W & J. B. Lowry. 1979. Abaxial antocianin layer in leaves of tropical rain forest plants: enhacer of light capture in deep shade. Biotropica 11: 70-77

Metcalfe, C. R.1979. Anatomy of the Dicotyledons. Vol.I:Systematic anatomy of the leaf and stem, with a brief history of the subject. 2nd. ed. Oxford University Press.

Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern. 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.

Schluter, **U**. 1993. Phisiological ad anatomical adaptations by young Astrocaryum januari Mart. (A recaceae) in periodicallyinundated biotopes of central Amazonia. Biotropica 25: 384-396

Tema 3: Adaptaciones del cormo

Tema 3.1: Factores ecológicos. Adaptaciones al agua y a la temperatura

Los órganos vegetativos de los cormófitos a menudo se hallan transformados o metamorfoseados de manera diversa. Tanto la forma externa como la estructura interna están adaptados más o menos estrechamente a su modo de vida y a su ambiente, es decir a sus residencias ecológicas. Por esta razón, presiones selectivas similares determinan características convergentes en plantas que viven en regiones diferentes, pero con igual clima, o características vegetativas parecidas en plantas de muy diversas familias.
Las presiones selectivas determinan formas similares incluso en órganos con distinto origen: por ejemplo hay hojas con aspecto y función de raíces.
Estos órganos de origen diferente que cumplen la misma función se designan como **análogos**, en tanto que los órganos de igual origen son **homólogos** aún cuando tengan diferente función.
Cada especie ocupa un nicho ecológico propio, caracterizado por una combinación específica de condiciones referentes a humedad, calor, luz y sales nutritivas, y presenta una determinada amplitud ecológica, es decir un intervalo de variación dentro del cual puede vivir. Una especie con gran amplitud ecológica es una especie **eurioica**, mientras que las especies que habitan en lugares de ambiente muy preciso, definido, reciben el nombre de **estenoicas**.
Los factores ecológicos más importantes a los que deben adaptarse los cormófitos son:

Factores	Tipos de plantas	
Agua y temperatura	**poikilohídricas**	reviviscentes
	homoiohídricas	mesófitas tropófitas terófitas efímeras geófitas xerófitas hidrófitas higrófitas
Luz	trepadoras hemiepífitas epífitas	
Condiciones anormales de nutrición	**heterótrofas** (parcial o totalmente)	hemiparásitas holoparásitas carnívoras
	halófitas	

1. ADAPTACIONES AL AGUA Y LA TEMPERATURA

Los vegetales están adaptados a hábitats diferentes por el clima y la cantidad de agua disponible para las plantas. El factor térmico interfiere intensamente con el factor hídrico; por un lado, el efecto de las altas temperaturas puede reducirse si hay agua abundante; por otro lado, las temperaturas inferiores a 0° pueden provocar la desecación por helada al congelar el agua del suelo.
Las plantas **poikilohídricas** están en equilibrio con la humedad atmosférica del ambiente, de la cual depende la hidratación de sus células. Se llaman plantas **reviviscentes**, ya que pueden

sufrir, sin morir, una desecación extrema, y al disponer de agua reanudan las funciones normales. Entre ellas están las briófitas y algunas pteridófitas como *Selaginella lepidophylla*, planta de la resurrección (Ingrouille, 1992) y *Polypodium squalidum,* especie nativa de Corrientes.

Polypodium squalidum bien hidratado (izq.), y totalmente desecado, con vida (der.).




Las plantas **homoiohídricas** son independientes de la humedad atmosférica, tienen raíces u otros recursos para obtener agua (Ingrouille, 1992). Los vegetales que viven en ambientes con humedad y temperatura medianas son los **mesófitos**.
Hay plantas óptimamente adaptadas al ritmo de variaciones climáticas que se dan a lo largo del año: **tropófitas**, su aspecto externo y su ritmo fisiológico se transforman en correlación con el clima. Puede haber variación periódica de temperatura en las zonas templadas, o alternación de estaciones seca y lluviosa en zonas tropicales. Son formas **deciduas** con hojas caedizas, pierden las hojas al comenzar la estación seca para evitar la transpiración.
Otras plantas terrestres con adaptaciones distintas son las **geófitas** y las **xerófitas**. Las **hidrófitas** son las plantas acuáticas

A. Terófitos efímeros

Son plantas que escapan a los períodos de sequía ambiental con ciclos de vida muy cortos, desarrollados durante el breve período en que el agua está disponible. Las semillas pasan el período desfavorable con el embrión en estado de vida latente. Este tipo de plantas es característico de los desiertos, con estaciones lluviosas muy cortas.

Adaptaciones al agua y a la temperatura: Geófitas

Factores	Tipos de plantas	
Agua y temperatura	**poikilohídricas**	reviviscentes
	homoiohídricas	mesófitas tropófitas terófitas efímeras **geófitas** xerófitas hidrófitas higrófitas

A. Geófitas

Las hierbas perennes o las plantas bianuales pierden los brotes foliosos epígeos para pasar la estación desfavorable; tienen yemas epígeas situadas a ras del suelo o yemas subterráneas. Para que estas yemas broten necesitan reservas elaboradas en el período favorable anterior, que se almacenan en órganos como:

Rizomas

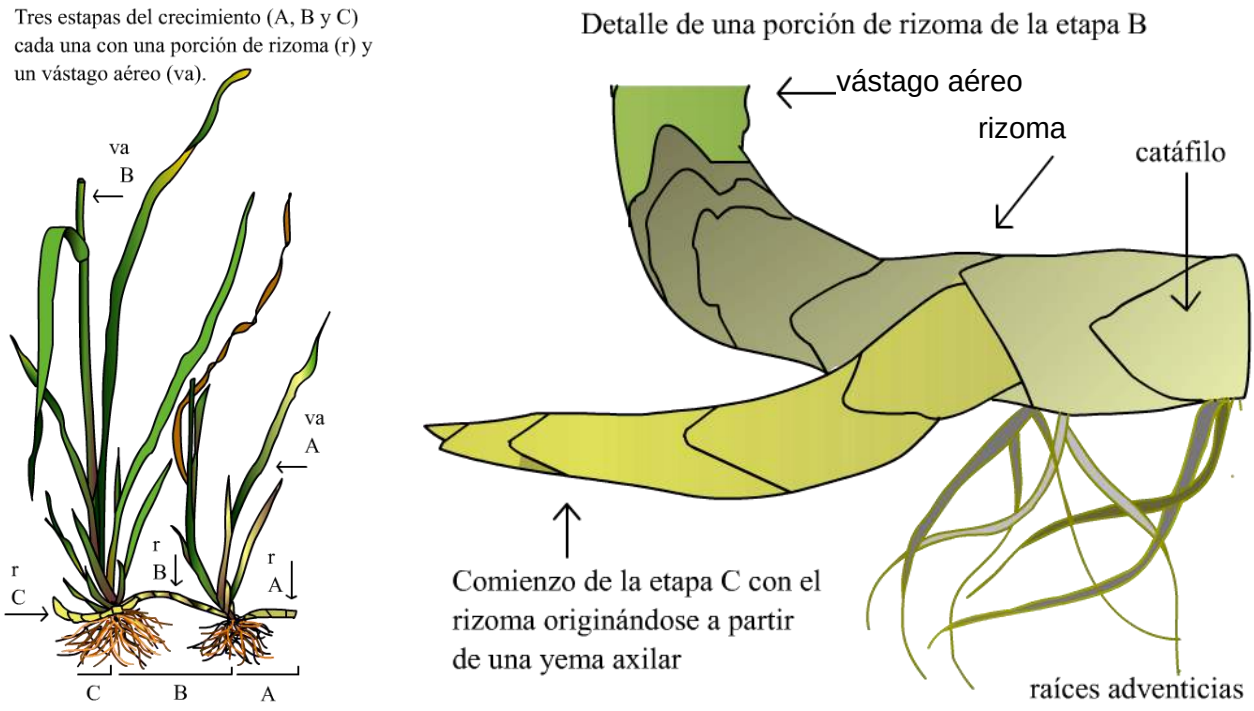
Son tallos subterráneos, generalmente de crecimiento horizontal, que pueden ramificarse simpodial o monopodialmente (con menos frecuencia). Crecen indefinidamente, en el curso de los años mueren las partes más viejas pero cada año producen nuevos brotes, pueden cubrir grandes áreas. Sus ramas engrosadas suelen presentar entrenudos cortos, tienen catáfilos incoloros y membranáceos, raíces adventicias y yemas.

Frecuentemente las espermatófitas presentan rizomas simpodiales, en los que cada porción corresponde al desarrollo de yemas axilares sucesivas. La yema terminal de cada porción produce el brote epígeo. Ejs.: *Sanseviera thyrsiflora*, *Paspalum nicorae.*

Rizoma simpodial de *Sanseviera thyrsiflora* cola de tigre con tres brotes epígeos



Rizoma simpodial con vástagos aéreos



En los rizomas monopodiales la yema terminal continúa el crecimiento indefinido del rizoma, mientras las yemas axilares originan los brotes epígeos ejs.: *Paris quadrifolia*, *Phyllostachys*. *Microgramma vacciniifolia* es una pteridófita epífita con rizomas que se alargan por la actividad de una yema apical, y se ramifican irregularmente.

Rizomas de *Microgramma vacciniifolia*



Brotes epígeos a partir de yemas axilares del rizoma monopodial en *Phyllostachys aurea* (tacuara)

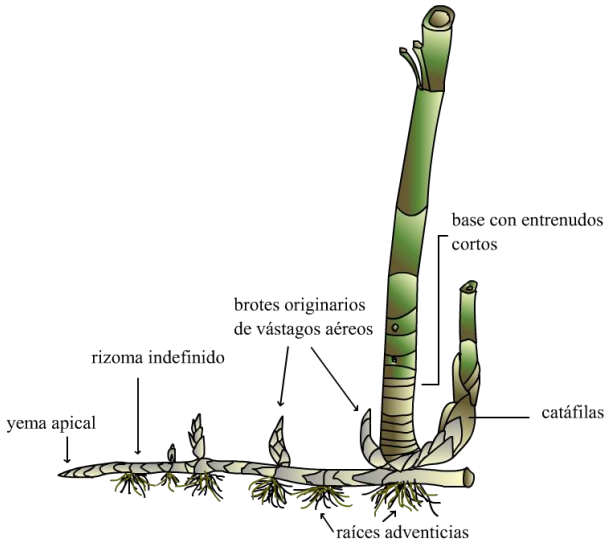
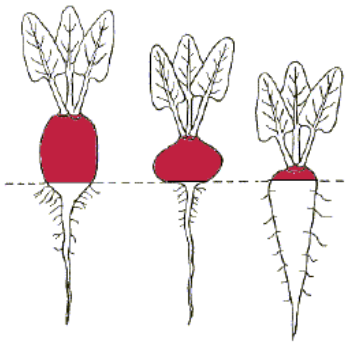


Imagen modificada de Parodi

Tubérculos caulinares

Tienen crecimiento limitado, son epígeos o subterráneos, pueden originarse por fuerte engrosamiento primario o secundario del hipocótilo, o de uno o varios entrenudos. El colinabo, *Brassica oleracea* var. *gongyloides*, es un típico tubérculo caulinar epígeo.
Tienen tubérculos del hipocótilo: la violeta de los Alpes (*Cyclamen sp.)*, el rábano (*Raphanus sativus),* la remolacha roja (*Beta vulgaris* var. *conditiva*).

Tubérculos del hipocótilo y tubérculo radical en variedades de remolacha (*Beta vulgaris)*



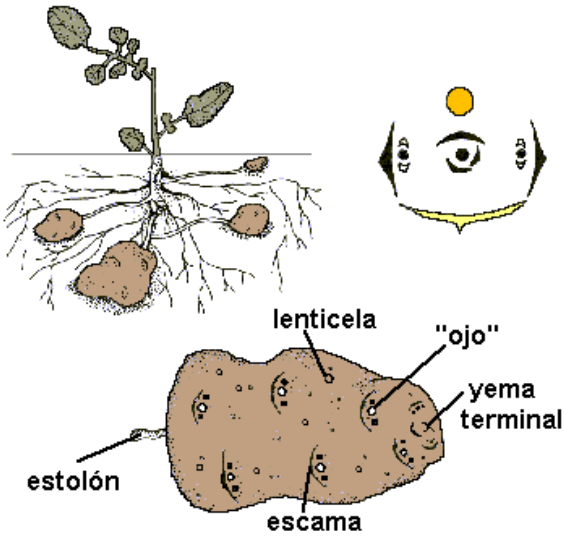
-Forrajera (izq.); roja, comestible (centro) y azucarera (der.).

Imagen modificada de Camefort 1972

La papa, *Solanum tuberosum*, es un tubérculo caulinar hipógeo formado en los entrenudos apicales de estolones con crecimiento plagiótropo subterráneo, presenta cicatrices de las escamas membranáceas fugaces y "ojos" o yemas. Las yemas no son colaterales, en cada axila hay una yema principal y las dos laterales están en la axila de los profilos. En la papa el engrosamiento es primario, se acumula almidón en un parénquima medular hipertrofiado y también en el córtex.

Tubérculo caulinar de *Solanum tuberosum,* papa





Otro ejemplo de tubérculo caulinar hipógeo es *Helianthus tuberosus,* topinambur (Font Quer, 1974).
Algunas plantas perennes presentan tubérculos anuales de vida corta (*Gladiolus*), formados por la misma base del tallo principal ortótropo. Estos tubérculos, antes llamados bulbos macizos o cormos, forman los tubérculos que pasan el invierno. Al llegar la primavera siguiente, una yema lateral origina el nuevo brote epígeo, cuya base, en el curso del período de vegetación formará el nuevo tubérculo. En *Crocus* éste se forma junto al extremo superior del viejo, al que se superpone; en *Colchicum* se origina lateralmente junto a la base del viejo (Strasburger 1986: 203).
Muchas orquídeas tienen tubérculos caulinares llamados **pseudobulbos** que almacenan agua. Abarcan un entrenudo en *Oncidium y Coelogyne* o varios entrenudos en *Catasetum*.

Pseudobulbos epígeos en orquídeas

Oncidium bifolium, "patito"



Catasetum fimbriatum



Tubérculos radicales

Son análogos a los caulinares, pero se reconoce que son órganos homólogos a raíces porque poseen caliptra, carecen de primordios o cicatrices foliares y por su estructura anatómica. Algunas dicotiledóneas alorrizas presentan raíces napiformes, axonomorfas, engrosadas total o parcialmente. Ejs.: *Daucus carota,* zanahoria; *Brassica rapa*, nabo orquídeas como *Orchis*

militaris. A veces interviene también el hipocótilo, como en la remolacha azucarera, *Beta vulgaris* var. *altissima* (Strasburger: 205)

Tubérculo radical en *Daucus carota*, zanahoria

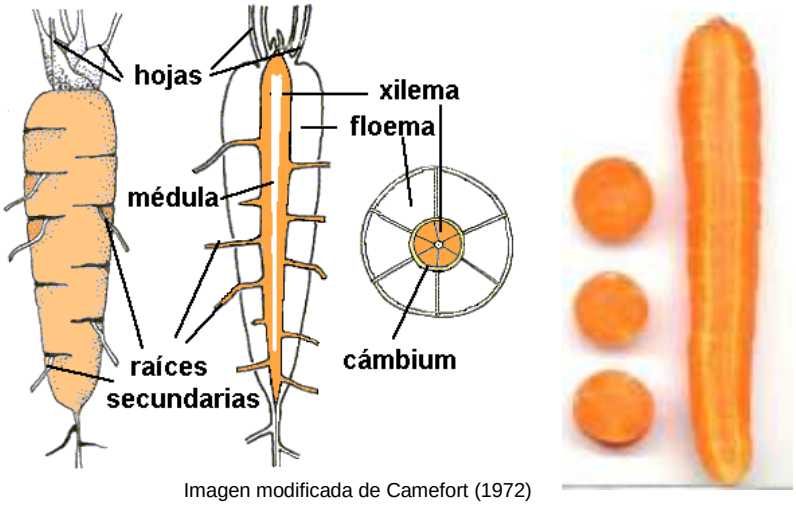


Imagen modificada de Camefort (1972)

En *Dahlia* el sistema radical es fasciculado, las raíces son adventicias, caulógenas, igual que las raíces de *Ipomoea batatas*.

Bulbos

La función reservante es ejercida principalmente por hojas engrosadas y carnosas. El tallo generalmente es subterráneo, muy intensamente acortado, con hojas engrosadas y carnosas. En la cebolla, *Allium cepa*, planta bienal, cuando la semilla germina se forma un tallo corto llamado **platillo** que lleva las hojas cilíndricas dispuestas en forma concéntrica. Las vainas foliares se ensanchan, llenándose de sustancias de reserva. Las más externas no engruesan, se secan constituyendo túnicas de protección. En invierno los limbos foliares mueren y queda el bulbo bajo tierra. Al año siguiente la yema apical desarrolla el tallo florífero, utilizando las reservan acumuladas, el bulbo se consume totalmente y no es reemplazado, es decir que la planta muere.

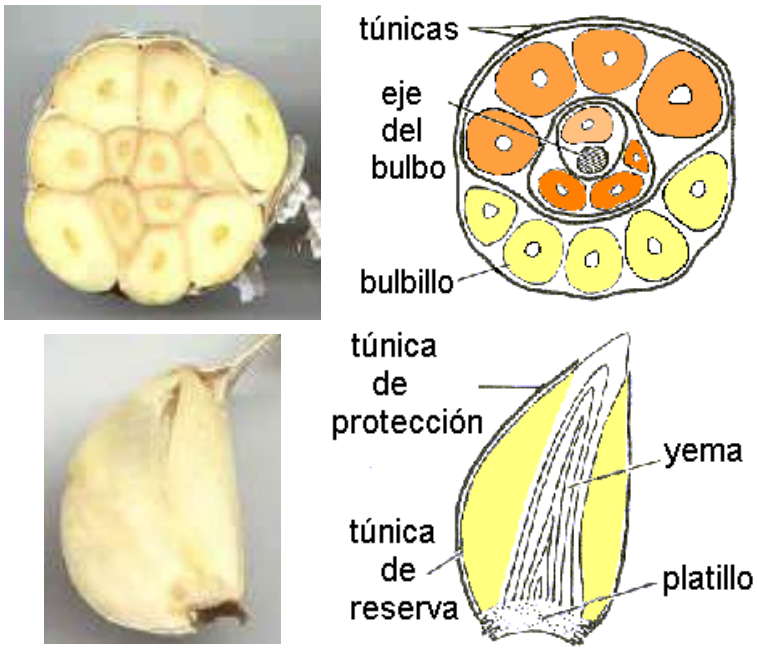
Bulbo en *Allium cepa*, cebolla



Imagen modificada de Camefort

En el ajo, *Allium sativum*, todas las túnicas son delgadas y papiráceas. En la axila de cada túnica se desarrollan dos a cinco yemas colaterales que formarán **bulbillos**, los "dientes de ajo", cada uno con una sola túnica carnosa alrededor de la yema terminal. Cada bulbillo puesto en tierra dará un brote epígeo, y las yemas ubicadas en la axila de sus túnicas protectoras formarán nuevamente bulbillos.

Bulbo en *Allium sativum*, ajo



En *Tulipa* las hojas engrosadas son **catáfilos**, que nunca presentan partes aéreas, los más externos de protección y los más internos reservantes; se observa una yema terminal y una yema axilar en la axila del catáfilo más interno. En primavera la yema terminal originará el tallo florífero, utilizando las reservas del bulbo. Las hojas persisten después de la floración y en verano las reservas se acumulan en los catáfilos de la yema axilar, formando un nuevo bulbo (**bulbo simpodial**) que repetirá el proceso. Una vez que se forma el nuevo bulbo el tallo aéreo y el disco viejo se secan.

Tema 3.3: Xerófitas o Plantas de ambientes secos

Son plantas perennes capaces de soportar grandes sequías, sobre todo del suelo, por lo menos durante cierto tiempo.

Se encuentran en desiertos, estepas y roquedales áridos. En regiones con inviernos muy fríos las plantas de hojas persistentes tienen caracteres xeromorfos que previenen la desecación por heladas. También muchas plantas epífitas poseen dichos caracteres.

Presentan dispositivos diversos para facilitar la absorción de agua y reducir la transpiración.

- Las **freatófitas** (Ingrouille, 1992) como *Eucalyptus* y *Prosopis* tienen raíces profundas para absorber cantidades suficientes de agua del suelo casi seco. El xilema está muy desarrollado, tiene vasos de gran diámetro que permiten la circulación rápida del agua. Muchas plantas reducen el tamaño de la parte aérea o se ramifican escasamente, proporcionalmente está más desarrollado el sistema radical.
- Las formas **esclerófilas** presentan hojas pequeñas, verdes todo el año, coriáceas, poco jugosas, con baja relación entre superficie externa y volumen; el mesófilo frecuentemente está reforzado por esclerénquima. Muchas plantas siempreverdes tienen hojas revolutas para reducir la superficie de transpiración (Ericaceae); otras tienen hojas escuamiformes. El calentamiento

excesivo del limbo se evita mediante la posición de perfil. En *Eucalyptus* el limbo es péndulo; otras plantas tienen hojas erectas.

- Las formas **deciduas** tienen hojas caedizas, pierden las hojas al comenzar la estación seca para evitar la evaporación.
- **Reducción** de las hojas y formación de órganos aplanados. Los órganos aplanados, foliiformes, se forman para compensar la disminución de la fotosíntesis por la reducción de las hojas. Algunas plantas presentan nomófilos con filodios, pecíolos aplanados, de aspecto laminar, que frecuentemente persisten después que la lámina ha caído. En *Acacia* las hojas primordiales no desarrollan filodios

Hojas con limbo péndulo en *Eucalyptus*



Filodios en *Acacia*

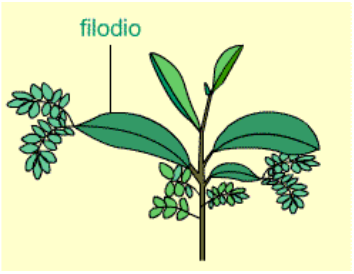


Imagen modificada de Goebel(1900)

- **Espinas**. Son formaciones agudas, aleznadas, a veces ramificadas, provistas de tejido vascular, rígidas por ser ricas en tejidos de sostén. Pueden ser de origen foliar como en *Acacia aroma,* con espinas simples, y en *Berberis* con espinas trifurcadas; las espinas de *Euphorbia splendens,* corona de Cristo, son estípulas modificadas.
- Las espinas pueden tener origen caulinar, es decir que son ramas reducidas a espinas, como sucede en *Prunus spinosa* y y otras especies como *Gleditsia triacanthos*. El tejido vascular de la espina es continuación del leño del tallo. *Hydrolea spinosa var. paraguariensis,* planta palustre de nuestros humedales, presenta espinas caulinares que a veces llevan hojas diminutas.
- En cambio los **aguijones** carecen de tejido vascular, y por ello son fáciles de arrancar. Los aguijones de *Ceiba speciosa*, el palo borracho, y de *Fagara rhoifolia* son emergencias formadas por tejidos corticales del tallo.

Espinas y aguijones

a. Espina foliar en *Acacia*



b. Espina caulinar en *Hydrolea spinosa*



c. *Euphorbia splendens*, corona de Cristo; estípulas convertidas en espinas





d. Aguijones en tallo de *Fagara rhoifolia*



e. Aguijones en el tallo de *Ceiba speciosa*



- **Suculencia**. Muchos xerófitos captan agua durante los cortos períodos de lluvia y la almacenan para la estación seca. El agua puede almacenarse en diferentes tejidos:

a) Epidermis, como ocurre en las hojas de Piperaceae *y Ficus.*
b) Parénquima acuífero: cuando este tejido alcanza gran desarrollo los órganos adquieren consistencia carnoso-jugosa, y las plantas se denominan **suculentas**. Presentan hojas suculentas *Agave, Aloe y Mesembryanthemum*.

Plantas suculentas o carnosas

Crassula



Aloe



Agave



En los tallos suculentos de Cactaceae y ciertas *Euphorbia* y Asclepiadaceae la reducción de las hojas es extrema, las plantas son áfilas.

Tallos suculentos con hojas reducidas

Asclepiadaceae: Stapelia



Cactaceae





La función asimiladora de las hojas es realizada por los tallos, cuya transformación se produce por reducción de ramas laterales, hojas reemplazadas por espinas y aumento de corteza para almacenar agua. Algunas Cactaceae presentan tallos aplanados llamados **cladodios,** con **aréolas** (yemas axilares reducidas) en los nudos y estrechamientos en los puntos de ramificación. El caso extremo es el tallo esférico, con profundos pliegues o costillas que siguen los ortósticos . Estos tallos plegados pueden extenderse o contraerse según el parénquima acuífero esté más o menos repleto de agua. La evolución de la suculencia en las plantas superiores está estrechamente asociada con un tipo especial de fotosíntesis llamado CAM [metabolismo del ácido málico de las Crasuláceas].

Cactaceae

Cladodios



Tallos esféricos y plegados en *Echinopsis*



Filóclado de *Ruscus aculeatus*

- Las ramas que tienen crecimiento limitado, es decir que son braquiblastos, y presentan aspecto de hojas se llaman **filóclados.**
Ej.: *Ruscus aculeatus*.

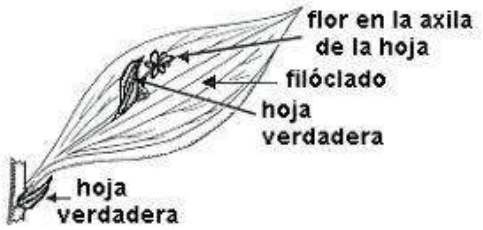


Imagen modificada de Camefort (1972)

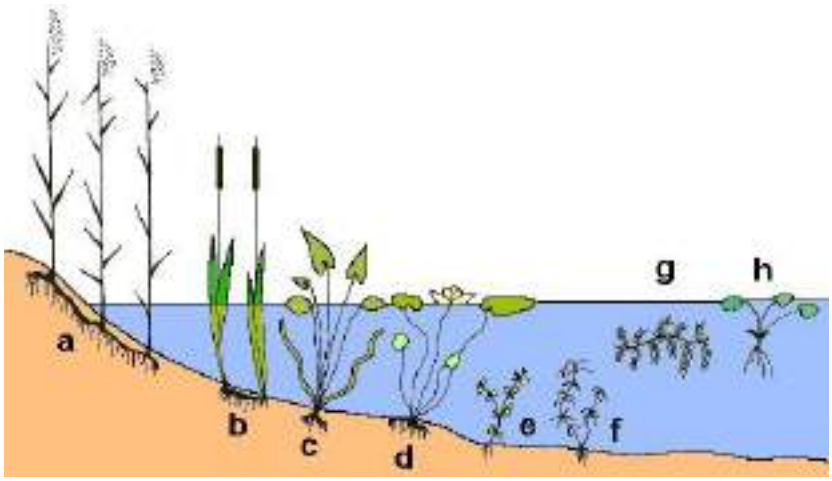
Tema 3.4: Hidrófitos e Higrófitos

Hidrófitos. Plantas acuáticas

Las hidrófitas o plantas acuáticas son las que viven en el agua o en suelos inundados. Junto a los cuerpos de agua, la vegetación muestra una zonación que está determinada en parte por la profundidad creciente del agua.

- Plantas anfibias o palustres o hidrófitos emergentes
- Plantas acuáticas arraigadas con hojas flotantes
- Plantas acuáticas arraigadas, totalmente sumergidas
- Plantas acuáticas flotantes o plantas acuáticas libres

Diversos tipos de plantas hidrófitas



a,b. plantas anfibias o palustres

c,d. plantas acuáticas arraigadas con hojas flotantes

e,f. plantas acuáticas arraigadas totalmente sumergidas

g,h. plantas acuáticas libres, sumergidas (**g**), y con hojas flotantes

Imagen modificada de Camefort (1972)

Los embalsados tan típicos de nuestros humedales están formados por una asociación de especies palustres y flotantes, acompañadas por plantas terrestres de lugares muy húmedos.

Las plantas tienen sus raíces envueltas en fango, hay suelo, y debajo del embalsado puede haber 1 metro de agua o más, de manera que constituyen verdaderas islas flotantes. Sustentan incluso algunas especies arbóreas: *Sapium haematospermum* (lecherón), *Erythrina crista-galli* (seibo), *Nectandra falcifolia* (laurel), *Croton urucurana* (sangre de dragon).

Totoral de *Typha angustifolia*



Embalsado en Laguna Luna, Iberá, Corrientes



Plantas anfibias o palustres: hidrófitos emergentes o helófitos

Son las plantas que viven en las riveras de los espejos de agua y de los ríos, en pajonales y juncales y también en las marismas, donde las crecidas o mareas anegan periódicamente el terreno. Representan la transición entre las plantas acuáticas y las mesófitas. Son los hidrófitos más especializados; las raíces y rizomas que están bajo el agua están bien desarrollados; el factor limitante es la disponibilidad de oxígeno, por eso presentan aerénquima bien desarrollado.

Astrocaryum jauari es una palmera amazónica propia de selva inundable (selva sujeta a los desbordes de los grandes ríos durante varios meses al año). Esta palmera, cubierta por más de un metro de agua, no se pudre ni pierde las hojas, solo disminuye la cantidad de clorofila. Las raíces y el tallo presentan adaptaciones que le permiten una buena aireación, y evitan su colapso (Schlüter *et al*., 1993). *Copernicia alba,* palmera propia de nuestros ambientes inundables, probablemente presenta adaptaciones del mismo tipo.

Ludwigia peploides



Hay plantas palustres de hojas anchas como *Sagittaria* (saeta)*, Thalia, Polygonum* (catay), otras que forman los pajonales: muchas gramíneas, ciperáceas y juncáceas, así como *Typha* (totora) con tallos robustos y hojas ensiformes. Varias Onagraceae como *Ludwigia grandiflora y L. peploides* presentan largos tallos flotantes, sobre los cuales se disponen las hojas emergentes; en cada nudo nacen además raíces "**flotantes**" o **neumatóforos**, con geotropismo negativo, y raíces con geotropismo positivo, con estructura diferente.

Los neumatóforos participan en el intercambio de aire, aparentemente toman oxígeno de la superficie, que circula al resto de la planta a través de los espacios intercelulares, y probablemente permiten la salida del dióxido de carbono (Ellmore, 1981).

Plantas anfibias o palustres

Cyperaceae *Copernicia* *Thalia multiflora*







Plantas acuáticas arraigadas con hojas flotantes

Son frecuentes en agua estancada o en corrientes de agua lentas. Los rizomas están fijos, las hojas largamente pecioladas tienen el limbo flotante sobre la superficie del agua. Ej.: irupé, *Victoria cruziana*, con hojas flotantes de bordes elevados; *Nymphoides humboldtiana*, nenúfar; *Nymphoides indica*; la saeta, *Sagittaria montevidensis*; el helechito de agua, *Myriophyllum aquaticum.* Algunas de estas plantas presentan **heterofilia**: hojas sumergidas, flotantes y emergidas con forma diferente.

Nymphoides verrucosa



Plantas acuáticas con hojas flotantes

Hydrocleys nymphoides



Nymphaea amazonum

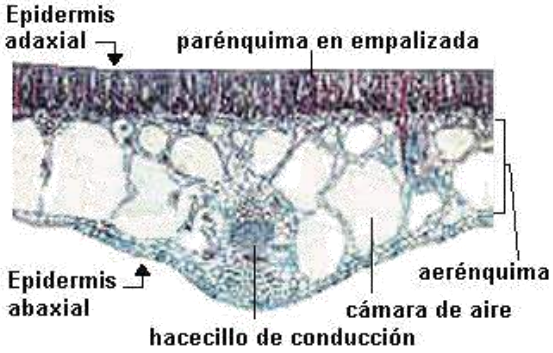


Nymphoides verrucosa (detalle)



La cara adaxial de las hojas flotantes tiene características mesofíticas mientras la cara abaxial en contacto con el agua tiene caracteres hidrofíticos: aerénquima con grandes cámaras de aire y epidermis sin estomas.

Corte de hoja de *Nymphaea*



Plantas acuáticas arraigadas, totalmente sumergidas

La totalidad del aparato vegetativo está sumergido en el agua. El sistema radical reducido les sirve sólo de anclaje al suelo, pues el vástago puede absorber directamente agua, anhidrído carbónico y sales nutritivas. Son frecuentes en agua corriente.

Plantas acuáticas con hojas sumergidas y flores o inflorescencias emergentes

Potamogeton ferrugineus

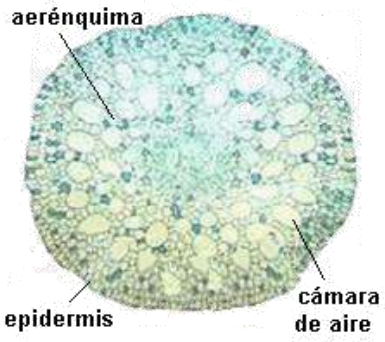


Cabomba caroliniana



Los tallos sumergidos no presentan tejido de sostén, no lo necesitan porque el agua sostiene la planta. El factor limitante es la escasez de oxígeno, de modo que los tallos y hojas contienen aerénquima, tejido con un sistema muy extendido de espacios intercelulares a través de los cuales difunden los gases.

Corte transversal del tallo de *Elodea*



Egeria naias



Debido a la lenta difusión de los gases en el agua, a la luz difusa y a la relativa pobreza de sales, las hojas sumergidas presentan una alta relación superficie / volumen: pueden ser enteras y muy delgadas (*Potamogeton ferrugineum, P. pedersenii*), divididas o fenestradas (*Cabomba caroliniana*, *Myriophyllum aquaticum*) o pequeñas pero muy numerosas (*Egeria naias*)

Myriophyllum aquaticum



Cabomba caroliniana



En la familia Podostemonaceae el aparato vegetativo está reducido semejando el talo de ciertas algas o hepáticas; este pseudotalo crece aplicado al sustrato o puede flotar entre dos aguas; a veces lleva ejes foliosos y a veces solamente ejes floríferos. Las flores se desarrollan cuando las plantas quedan parcialmente fuera del agua, y su polinización es entomófila.

Plantas acuáticas flotantes o plantas acuáticas libres

Hay plantas libres sumergidas como *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia foliosa* y *U. myriocista*, sin raíces, con tallos bien desarrollados y hojas muy divididas. Otras son flotantes, algunas como *Pistia stratiotes,* el repollito de agua y *Eichhornia crassipes,* el aguapé, son formas en roseta, con hojas modificadas para flotar; tienen raíces bien desarrolladas, con caliptra pero sin pelos absorbentes, que sirven principalmente para asegurar el equilibrio de la planta sobre el agua. *Azolla* flota por sus hojas aplicadas contra la superficie del agua. *Salvinia* carece de raíces verdaderas, pero en cada nudo una de las hojas, con limbo muy dividido, hace las veces de órgano absorbente.

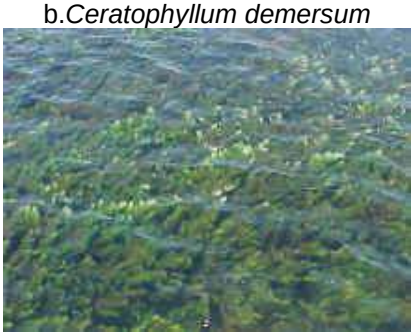
Plantas acuáticas flotantes o libres

a.*Salvinia auriculata,* hojas flotantes bilobadas, hojas sumergidas con aspecto de raíces





b.*Ceratophyllum demersum*



c.*Eichhornia crassipes*



d.*Azolla filiculoides*



e. *Pistia stratiotes,* Repollito de agua*)*



El aerénquima se encuentra siempre en el órgano que hace de flotador: el pecíolo inflado en *Eichhornia crassipes,* la lámina foliar en *Pistia stratiotes.*
Las lentejas de agua, Lemnaceae (monocotiledóneas) presentan el cormo, llamado talo o fronde por algunos autores, reducido a 1-3 milímetros. Presentan flores unisexuales, las femeninas reducidas al gineceo y las masculinas a 1-2 anteras.

Corte longitudinal y transversal del pecíolo inflado de *Eichhornia crassipes*



Algunos ejemplares de Lemnaceae



Higrófitos o plantas de ambientes húmedos

Son las que viven en una atmósfera muy húmeda y reciben del suelo, permanentemente húmedo, un abundante abastecimiento de agua, por ejemplo muchas plantas de sombra o las que viven en el interior de la selva. El sistema radicular y el vascular están débilmente desarrollados. Presentan estructuras que favorecen la transpiración: limbos foliares grandes, delgados, tiernos, jugosos y muchas presentan **hidátodos**, estructuras para eliminar agua activamente por un fenómeno llamado **gutación**. La luz está limitada, de modo que frecuentemente tienen cloroplastos en la epidermis. Ej.: helechos, *Ruellia spp.,* algunas gramíneas.

Gutación en *Trigo*



Algunas plantas higrófitas presentan iridiscencia azul que se debe a la formación de filtros por delgadas películas de interferencia en la epidermis o en los cloroplastos. La ventaja de estos filtros en la sombra de la selva es la absorción más efectiva de las ondas de luz rojas a expensas de la reflexión de las azules (Lee, 1977). Muchas hierbas de la selva tropical presentan antocianinas en la epidermis abaxial. Aparentemente este recurso aumenta la captación de energía luminosa por retrodispersión de la luz que atraviesa el tejido clorofiliano (Lee, 1979).

Tema 3.5: Adaptaciones al aprovechamiento de la luz

ADAPTACIONES AL APROVECHAMIENTO DE LA LUZ

En la lucha por luz y espacio se originaron dos tipos de cormófitos propios de las selvas tropicales

- plantas trepadoras
- enredaderas
- lianas
- hemiepífitas
- epífitas

A. PLANTAS TREPADORAS

Hay varios tipos (Gentry,1985):

Enredaderas: trepadoras herbáceas o subleñosas, con tallos delgados, primordialmente crecen en hábitats modificados o en bordes de bosques. Ejs.: *Cissampelos pareira, Muehlenbeckia sagittifolia, Oxypetalum macrolepis.*

Enredaderas

Cissampelos pareira



Oxypetalum macrolepis



Lianas o **bejucos**: trepadoras leñosas, de tallos gruesos, son típicas de bosques y selvas maduros. Muchas lianas presentan crecimiento secundario anómalo. Las estructuras pueden ser increíblemente complejas. *Bauhinia* (Leguminosae), la escalera de mono, tiene el tallo acintado, más delgado en el centro que en los márgenes, resistente a la torsión y a la flexión. En *Bignoniaceae* el tallo es circular pero la disposición particular de los tejidos vasculares le otorga flexibilidad. En las Sapindaceae, es frecuente el tallo fasciculado, resultado una estructura retorcida parecida a sogas formadas por varios elementos. (Gentry, 1985).

Lianas

Bauhinia "escalera de mono"



Bignoniaceae



Podranea (Bignoniaceae)



Hemiepífitas leñosas, que comienzan su vida como epífitas y que finalmente desarrollan tallos trepadores leñosos que crecen adosados a árboles que los soportan (Marcgraviaceae, Melastomaceae, Solanaceae, Moraceae).

Las trepadoras elevan en poco tiempo sus hojas por encima de la sombra de los árboles trepando por encima de otros vegetales, o también sobre rocas o muros.
Utilizan varios recursos:
- Zarcillos, órganos filiformes o ramificados que tienen la capacidad de rodear los soportes y fijarse a ellos por su intensa excitabilidad al contacto. Su origen es caulinar en *Vitis vinifera, Passiflora spp.*, y foliar en Leguminosae y Bignoniaceae. En *Parthenocissus* los zarcillos caulinares son ramificados y terminan en ventosas.
Smilax es inusual entre las monocotiledóneas, cada hoja presenta, en posición estipular, dos estructuras modificadas en zarcillos (Bell, 1991).

Zarcillos

a. caulinares



b. caulinares



c. foliares (*Dolichandra cynanchoides)*



- Movimientos de circumnutación de los tallos con largos entrenudos. Se presentan en plantas volubles como *Phaseolus, Aristolochia, Convolvulus.* En *Tropaeolum y Clematis* los que se enroscan son los pecíolos. En muchos tallos se presenta además una corteza gruesa y áspera que probablemente evita el deslizamiento: Aristolochiaceae, Apocynaceae, Cucurbitaceae.

- Aguijones y espinas. Los primeros se presentan en especies trepadoras de *Rosa*. *Bougainvillea spectabilis, la* "Santa Rita" y varias especies de *Mimosa* presentan espinas caulinares*. Desmoncus*, la única palmera neotropical trepadora con tallos espinosos y el par terminal de folíolos modificados en espinas.

Aguijones en *Rosa sp.*



Espina caulinar en *Bougainvillea spectabilis*



- Raíces adhesivas: se trata de raíces adventicias, caulógenas. Ej.: hiedra, *Hedera helix, Syngonium, Vanilla, Monstera, Philodendron*. En algunas especies como *Parthenocissus* forman en sus extremos discos adhesivos o ventosas para fijarse a superficies planas.

Raíces adhesivas de *Syngonium* (Araceae) sobre un tronco





- Ramas laterales divergentes a modo de ganchos: *Solanum dulcamara*.
- Hojas cortantes como *Scleria* (Cyperaceae), *Petrea* (Verbenaceae), *Prionostemma* (Hippocrateaceae).
Muchas familias con lianas presentan hojas opuestas, con nudos prominentes. Gentry (1985) sugiere que pueden ayudar a mantener el equilibrio de la planta en el dosel de la selva.
- Pelos rígidos: *Galium aparine*

B. ADAPTACIONES AL APROVECHAMIENTO DE LA LUZ: EPÍFITAS

Viven desde el principio sobre ramas y troncos de árboles, que les sirven sólo de soporte, y pueden ser reemplazados por muros, tejados o cables telefónicos. Las raíces son adherentes, no les sirven como órganos de absorción y raramente alcanzan el suelo (Araceae, Cactaceae, Piperaceae). Por ésto tienen dificultad en captar agua y presentan rasgos xeromórficos.

Algunas especies de Bromeliaceae son plantas "tanque": sus hojas están dispuestas en roseta, y las bases foliares muy juntas entre sí forman "cisternas" en las que se acumula una cantidad considerable de agua que es absorbida a través de la epidermis adaxial. Otras presentan dispositivos especiales para captar el agua de lluvia, como los pelos escamosos de *Tillandsia*.

Clavel del aire sobre un cable



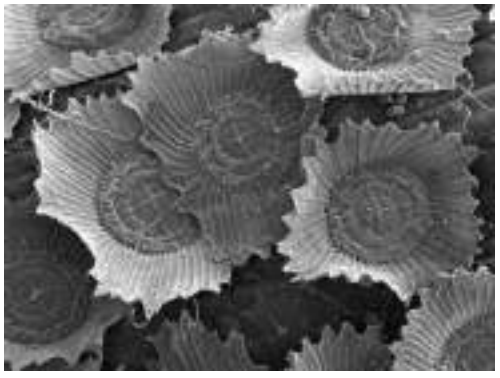
Planta tanque de Bromeliaceae



Tillandsia meridionalis, Clavel del aire



Pelos escamosos de las hojas de *Tillandsia*



Las raíces de Orchidaceae epífitas presentan **velamen** (rizodermis pluriestratificada), un tejido de origen epidérmico que previene la pérdida de agua. Además, en varios géneros, el córtex presenta una modificación peculiar: el pseudovelamen. Parecen tener función mecánica, aparecen en especies ecológicamente especializadas, como las de hábitats secos y las que forman una "canasta" de raíces donde se acumulan restos orgánicos y tierra.

Tema 3.7: Adaptaciones a condiciones anormales de nutrición

A. Plantas total o parcialmente heterótrofas|	Hemiparásitas Holoparásitas Carnívoras
B. Plantas de suelos salinos, halófitas	

A. PLANTAS PARCIAL O TOTALMENTE HETERÓTROFAS

Hemiparásitas

Son plantas verdes que conectan su sistema de conducción de agua con el de la planta parasitada por medio de órganos chupadores o **haustorios**, apéndices suctores cónicos.

Haustorio de *Phoradendron* y corte transversal del haustorio







Fresno sin hojas parasitado por *Phoradendron bathyoryctum*, liga, una fanerógama.

Holoparásitas

Carecen casi absolutamente de clorofila, presentan una reducción más o menos fuerte de los órganos vegetativos, las hojas se reducen a escamas amarillentas, las raíces desaparecen en muchos casos, reemplazadas por haustorios que se introducen en el hospedante estableciendo una conexión entre los tejidos conductores del hospedante y la planta parásita.
Hay dos tipos:

- **parásitas epífitas**../../MPV 2022/Mis documentosMis Websmorfoprinttema3%22 l - 3.35, las que se fijan sobre el vástago del hospedante como *Cuscuta spp*., *Pilostyles.*

- **parásitas epirrizas**, las que se fijan sobre las raíces del hospedante, como la "flor de piedra", *Lophophytum leandri*, parásita de *Piptadenia*

Cuscuta, Holoparásita trepadora



Lophophytum leandri, holoparásita epirriza



NOTA IMPORTANTE:
esta planta no vive sin su hospedante, por lo que no debe adquirirla a vendedores sin prejuicios!!

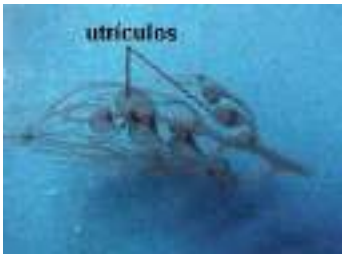
Las semillas de *Cuscuta* son pequeñas (1-1,5 mm diám.) producidas en gran número, albuminadas y recubiertas por un tegumento coriáceo, pardo, de superficie irregular, que determina una dormancia profunda. Son diseminadas con las semillas de cultivos contaminados. Después de permanecer un tiempo en el suelo, el tegumento se altera y por fin emerge la radícula que se alarga, se hincha y se cubre de papilas o pelos absorbentes. Simultáneamente, el talluelo se alarga y forma un gancho característico. La radícula tiene vida efímera, degenera rápidamente en forma acrópeta, mientras el talluelo explora alrededor con movimientos circulares buscando un hospedante potencial. Si no lo encuentra, la joven planta degenera rápidamente. Si halla un tallo próximo, lo envuelve formando dos o tres espiras alrededor, y envía varios haustorios hacia los tejidos conductores del hospedante mientras la parte basal de la planta se deseca. El extremo apical crece en forma rectilínea varios centímetros hasta que hace contacto con otro tallo hospedante. Esta porción lleva hojas escuamiformes, no clorofilianas, y puede ramificarse. Esta alternación de crecimiento en espiral y rectilíneo, así como la ramificación por yemas axilares, explican la rapidez de la extensión de la *Cuscuta*. Una sola semilla produce un individuo capaz de cubrir, en una estación, varios metros cuadrados de filamentos amarillo-anaranjados. Después de unas pocas semanas, la planta florece y produce numerosos frutos y semillas (Dembélé & Raynal-Roques, 1994).

Plantas carnívoras

Crecen en medios oligotróficos pobres especialmente en nitrógeno. Están dotadas de dispositivos especiales mediante los cuales capturan y retienen pequeños animalitos, sobre todo insectos, los digieren parcialmente y los utilizan como fuente suplementaria de nitrógeno orgánico. Varias especies acuáticas de *Utricularia (*Lentibulariaceae*)* presentan el cuerpo vegetativo sumergido; son muy comunes en nuestras lagunas, presentan sobre las hojas muy divididas bolsitas denominadas utrículos, que son las trampas para atrapar pequeños insectos y otros organismos del plancton.

Utrículos

a.*Utricularia poconensis*



b. *Utricularia breviscapa*



B. PLANTAS DE SUELOS SALINOS: Halófitas

Compensan la salinidad del suelo absorbiendo muchas sales; la concentración salina del citoplasma supera la del suelo. Algunos disponen de glándulas especiales para la eliminación de sal como *Atriplex* y *Tamarix*, por ello durante el día se presentan cubiertos de un polvo gris formado por cristales de sal; por la noche dan impresión de verdor y de estar cubiertos de rocío porque la sal en su superficie incorpora vapor de agua atmosférico

En los manglares las plantas han desarrollado adaptaciones no solo a la salinidad sino a la deficiente aireación: algunas como *Laguncularia* presentan neumatóforos (Fig.3.41), raíces negativamente geotrópicas que crecen fuera del agua, con lenticelas en la superficie y un aerénquima muy desarrollado. Otras como *Rhizophora mangle* para compensar la acción mecánica a la que están sometidas por la oscilación periódica de las mareas tienen "raíces fúlcreas", de origen caulinar, que en la porción aérea se comportan como neumatóforos. Estos órganos tienen características intermedias entre tallo y raíz, pero según N.L.Menezes tienen más de tallo que de raíz, salvo la presencia de caliptra.

Neumatóforos de *Laguncularia*



Imagen tomada de Raven

Se encuentran especies halófitas entre las Rhizophoraceae, Verbenaceae *(Avicennia),* Chenopodiaceae *(Salicornia, Atriplex),* Plumbaginaceae *(Limonium),* Tamaricaceae *(Tamarix),* Gramineae *(Spartina)* y algunas pteridófitas *(Acrostichum).*

Frankenia chilensis hierba del salitre Planta halófita



Imagen tomada de Teillier A.(1998)

Glosario

Aerénquima: tejido parenquimático que contiene espacios intercelulares particularmente grandes.

Áfila/o: desprovisto de hojas.

Análogos: órganos de origen diferente que cumplen la misma función

Bianual o bienal: planta que normalmente necesita dos estaciones de crecimiento para completar su ciclo biológico, floreciendo y fructificando en el segundo año.

Briófita/o: miembro de una división de plantas no vasculares; son los musgos, las hepáticas y los antoceros.

Catafilo: su forma es más sencilla que los nomófilos; a menudo son escuamiformes o de consistencia membranosa o coriácea, con frecuencia carece de clorofila.

Caulógena: que surge o se forma en el tallo, por ejemplo flores caulógenas del algarrobo.

Clorofila, pigmento fotosintéticamente activo generalmente asociado con pigmentos carotenoides, está localizada en las membranas tilacoides.

Córtex: conjunto de tejidos comprendidos entre la epidermis y el cilindro vascular de un vástago.

Embalsado: Masa de vegetación arraigada en un suelo fangoso y restos de vegetales en distinto grado de descomposición, retenidos por las raíces entrecruzadas, que flota sobre uno o dos metros de agua. En las lagunas del nordeste argentino se ubican en la zona de transición entre el espejo de agua y el límite de desarrollo de los juncales de la costa.

Entomófila/o: plantas en cuya polinización intervienen los insectos de todo orden.

Epígea/o: Aplíquese a cualquier órgano vegetal que se desarrolle sobre el suelo

Equifacial: con dos caras de aspecto o estructura iguales.

Esclerénquima: Tejido con función mecánica, constituido por células con paredes totalmente engrosadas y lignificadas, propio de los órganos en estado de desarrollo completo.

Estolón: tallo que crece horizontalmente a lo largo de la superficie del suelo y que puede presentar raíces adventicias; como por ejemplo en las plantas de frutilla o de papa.

Fenestrado: Que tiene ventanas; en general perforado.

Geotropismo: conjunto de fenómenos en los cuales el factor estimulante es la gravedad.

Hidatodo: órgano secretor, generalmente foliar, que segrega soluciones acuosas sumamente diluidas, poco menos que agua pura; la liberación de agua se produce a través de un poro en la epidermis (estoma no funcional).

Hidrofítica/o: relativo a los hidrófitos, plantas acuáticas con las hojas sumergidas o flotantes.

Hipertrofia: proceso patológico de crecimiento en que, por alcanzar las células mayor tamaño que el normal, se dilatan los tejidos originando la hinchazón del órgano afectado.

Hipocótilo: porción del vástago situada entre el cuello de la raíz y el nudo cotiledonar.

Hipogeo: Dícese de cualquier órgano vegetal que se halle dentro del suelo, que crece subterráneo

Homólogos: órganos de igual origen aunque tengan diferente aspecto y/o función.

Iridiscencia: fenómeno que combina los colores del arco iris y que exhiben las superficies de ciertos cuerpos, como las alas de las mariposas.

Lenticela: en las plantas leñosas, cualquiera de ciertas protuberancias visibles a simple vista y con una abertura de forma lenticular, reemplaza a los estomas de la epidermis y permite el intercambio de gases entre los tejidos externos y la atmósfera.

Mesofítica/o: vegetación de ecología intermedia entre el medio seco y el medio acuático.

Metamorfosear: transformar o transformarse por metamorfosis; por ejemplo los zarcillos son hojas o ramitas metamorfoseadas.

Metamorfosis: conjunto de modificaciones morfológicas y estructurales experimentadas por la planta o por sus órganos en el curso de su desarrollo filogenético.

Napiforme: aplícase a la raíz axonomorfa muy gruesa; como por ejemplo el nabo o la zanahoria.

Neumatóforo: extensión geotrópicamente negativa del sistema radical de algunas plantas que crecen en hábitats pantanosos; crecen hacia arriba y hacia fuera del agua y funcionan para asegurar la aireación adecuada.

Oligotrófico u oligótrofo: calificativo ecológico de las plantas que prosperan en medios pobres en asimilables, sobre todo en nitrógeno.

Parénquima: tejido preponderante en la mayoría de los órganos vegetales, compuesto por células isodiamétricas, con paredes primarias, con protoplasto parietal y el centro ocupado por uno o varios vacuolos.

Perenne: planta que vive 3 o más años y produce estructuras reproductoras año tras año; como por ejemplo todos los arbustos y árboles.

Peridermis: tejido de protección externo que reemplaza a la epidermis cuando es destruida durante el crecimiento secundario.

Plagiótropo: la planta o el órgano que, como consecuencia de la acción unilateral de un estímulo, se coloca en posición oblicua o transversal. Por ejemplo, en el pino el tronco es ortótropo pero las ramas son plagiótropas.

Poikilohídrica: condición de los organismos como los musgos, los hongos y las algas, con la economía hídrica no estabilizada porque carecen de un tejido aislante que impida la evaporación frente a las variables condiciones atmosféricas

Roquedal: ambiente con afloramientos rocosos.

Secretar: elaborar o despedir las células cualquier substancia.

Súber: tejido protector compuesto por células muertas con paredes suberizadas, originado por el felógeno, reemplaza a la epidermis en tallos y raíces con crecimiento secundario.

Suberoso: que contiene súber.

Talo: cuerpo vegetativo no diferenciado en un eje caulinar folioso y en raíces. Las algas, hongos y líquenes tienen talo (talófitas)

Túnica: en general envoltura o tegumento.

Terófito: planta anual, capaz de completar todo el ciclo vital en la estación favorable.

Pseudotalo: falso talo.

Tropismo: todo movimiento de orientación realizado por la planta o por una parte de la misma ante la influencia unilateral de un factor estimulante.

Xeromorfo: se dice de la planta que por su morfología externa o por su estructura está adaptada a la sequedad; como los xerófitos.

Xilema: Tejido encargado de la conducción del agua desde las raíces hacia el resto de la planta. Está integrado por elementos traqueales (*miembros de vasos* y *traqueidas*), células de sostén (*fibras*) y de almacenamiento (*parenquimáticas*).

Bibliografía

Bell, A. D. 1993. Plant form. An illustrated Guide to Flowering Plant Morphology. Oxford Univ. Press.

Camefort, M. 1972. Morphologie des Végétaux Vasculaires. 2da ed. Doin, Éditeurs.

Dembélé, B. & A. Raynal-Roques. 1994. Plantes Parasites des Cultures et des EssencesForestieres au Sahel. John Libbey Eurotext 43 págs.

Ellmore, G. 1981. Root dimorphism in Ludwigia peploides (Onagraceae): structure and gas content of mature roots. Amer.J.Bot. 68: 557-568

Font Quer, P. 1974. Botánica Pintoresca. Ed. Labor

Gentry, A. H. 1985. Sn: Ecotaxonomy survey of panamanian lianas. Monogr.Syst. Bot. Missouri Bot.Gard. 10: 29-42

Goebel, K. 1900. Organography of Plants. Part 1. Oxford Press.

Ingrouille, Martin. 1992. Diversity and Evolution of land plants. Chapman & Hall. 340 págs.

Lee, D.W. 1977. On Iridiscent Plants. Garden's Bull. 30: 21-29

Lee, D.W. *et al*. 1979. Abaxial Anthocyanin Layer in Leaves of Tropical Rain Forest Plants: Enhancer of Light Capture in Deep Shade. Biotropica 11: 70-77

Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern. 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.

Raven P.H.; Evert R.F. & S.E.Eichhorn. 1991. Biología de las Plantas, 2 vols. Ed.Reverté.

Schlüter, U. *et al*. 1993. Physiological and anatomical adaptations by young Astrocaryum jauari Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of central Amazonia. Biotropica 25: 384-396

Strasburger E. y col. 1994. Tratado de Botánica, 8ª ed. castellano. Ed. Omega.

Teillier A., Zepeda F. y García V. 1998. Flores del Desierto de Chile. Marisa Cuneo Ediciones.111 págs.

AMPLÍE ESTE TEMA LEYENDO REPRODUCCIÓN ASEXUAL EN EL TEMA 22

Tema 4: Flor

Tema 4.1: Partes constitutivas

La flor es un eje o tallo de crecimiento definido, con entrenudos muy cortos, en el que se insertan hojas modificadas, los antófilos u hojas florales. En la flor tienen lugar los pasos esenciales de la reproducción sexual que son la meiosis y la fecundación.

La flor más grande es la de *Rafflesia arnoldii*, planta parásita de Vitáceas del sur de Asia. La flor mide más de 1 m de diámetro y pesa más de 7 kg. (Gentry).

PARTES CONSTITUTIVAS

Comúnmente las flores se encuentran en la axila de hojas.

Impatiens sultanii, alegría del hogar, flores en la axila de nomófilos



Pachystachys lutea, flores en la axila de brácteas o hipsófilos amarillos



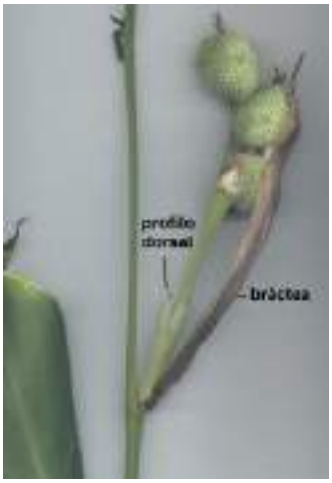
Euphorbia pulcherrima, estrella federal, inflorescencias en la axila de hipsófilos rojos



Algunas flores se encuentran en la axila de hojas vegetativas verdes o **nomófilos**, como las de la alegría del hogar (Fig. 4.1). A veces la forma de las hojas se modifica, al pasar al estado floral, dando lugar a las **brácteas** o hipsófilos, generalmente coloridas, como las brácteas amarillas de *Pachystachys lutea* (arriba der.), y las de color rojo en *Euphorbia pulcherrima* (der.)

Las flores están acompañadas de **profilos o bractéolas,** uno de posición dorsal en monocotiledóneas y dos de posición lateral en dicotiledóneas, generalmente.

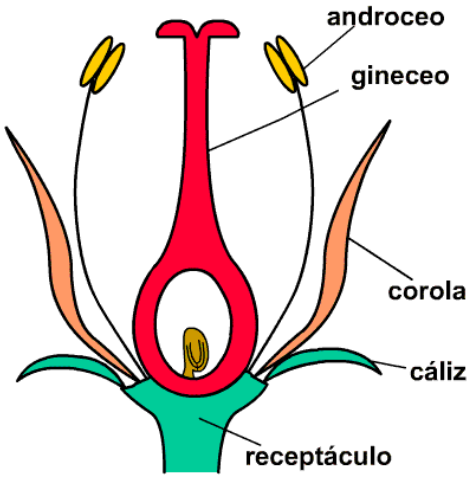
Profilo dorsal en *Canna indica*, achira



Profilos en *Podranea ricasoliana*



Esquema de un corte longitudinal de flor mostrando sus partes.

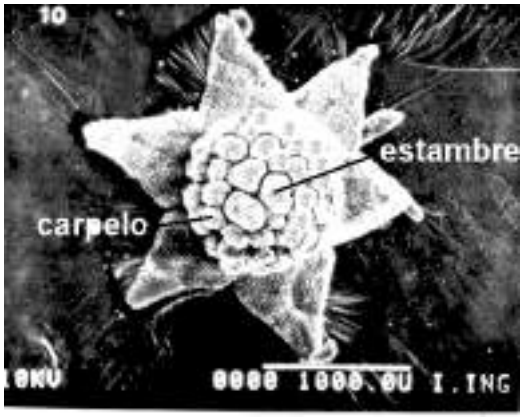


La flor está unida al tallo por un eje, el **pedúnculo** floral, que se ensancha en su parte superior para formar el **receptáculo** en el que se insertan las piezas de los verticilos florales.

Desde el exterior hacia el interior de una flor completa se distinguen los siguientes **verticilos**:

- **cáliz** formado por los **sépalos**.
- **corola** formada por los **pétalos**.
- **androceo** formado por los **estambres**, donde se forma el polen.
- **gineceo** formado por los **carpelos**, que albergan los óvulos.

Lacandonia schismatica, foto MEB



Los dos primeros verticilos constituyen el **perianto**, conjunto de piezas estériles. Los dos últimos están formados por piezas fértiles.

Hasta el momento se conoce una sola planta, *Lacandonia schismatica (*Lacandoniaceae*,* monocotiledónea) en la que los 3 estambres están en posición central y los carpelos, numerosos, están alrededor.

Las piezas de cada verticilo pueden soldarse entre sí, o con las piezas de otros verticilos. En el primer caso, se habla de **cohesión**, y en el segundo de **adnación**.

Tema 4.2: DISPOSICIÓN DE LAS PIEZAS FLORALES

Las piezas se disponen sobre el eje de dos maneras:

1. Disposición espiralada: las piezas se insertan a diferente nivel, describiendo una espiral que es homóloga con la espira generatriz de los nomófilos. Ej.: *Magnolia grandiflora, Victoria cruziana, Nymphaea spp.,* Cactáceas.

Flores con disposición espiralada

Foto y diagrama floral de *Nymphaea amazonum*





Victoria cruziana, Irupé

Opuntia ficus - indica (Cactaceae)





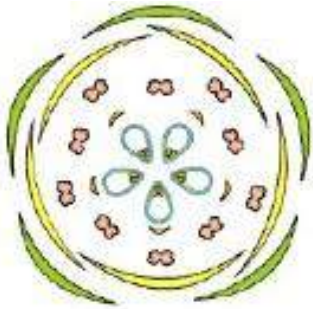


2. Disposición verticilada o cíclica: Las piezas se disponen en verticilos, o sea que en cada nudo se insertan varias. Cada pieza de un verticilo alterna con las del siguiente, por ejemplo los pétalos alternan con los sépalos. El número de verticilos puede variar: lo más frecuente son las flores tetracíclicas, como las de *Solanum* ../../MPV 2022/Mis documentosMis Websmorfoprinttema4%22 l - Fig.4.13,o pentacíclicas, que presentan dos verticilos de estambres como las de *Sedum sexangulare* y *Lilium sp.* En *Poncirus trifoliata* hay varios verticilos de estambres, es decir que la flor presenta más de 5 verticilos.

Flores con disposición verticilada

Sedum sexangulare, foto y diagrama floral





Poncirus trifoliata



Según el número de piezas de cada verticilo las flores son dímeras, trímeras, etc. Las dicotiledóneas tienen generalmente verticilos de 4-5 piezas o múltiplos de 4-5, aunque hay familias como las Annonaceae que presentan flores trímeras. Generalmente las flores de monocotiledóneas son trímeras o sea que los verticilos tienen tres partes o múltiplo de tres; algunas familias presentan flores dímeras como las Stemonaceae o tetrámeras como las Potamogetonaceae (Dahlgren, 1985).

Flor **pentámera** de *Solanum*, dicotiledónea, se observan los 5 pétalos soldados entre sí y los 5 estambres



Flor **trímera** de *Lilium*, monocotiledónea, se observan 2 verticilos de 3 tépalos y 2 verticilos de 3 estambres.



Tema 4.3: Simetría y sexualidad floral

Simetría

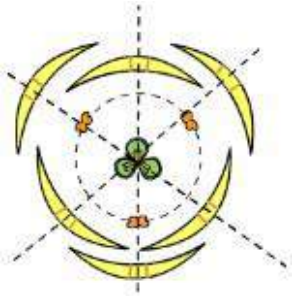
Se denomina simetría a la repetición regular de elementos estructurales similares o iguales que ocurre en los órganos.

- Las flores **acíclicas** son asimétricas o irregulares porque no tienen ningún plano de simetría. Ej.: *Liriodendron.*
- Las flores **cíclicas** pueden ser:
- **radiadas, actinomorfas o polisimétricas:** cuando presentan 3 o más planos de simetría con respecto al eje. Ej.: *Hoya, Tulipa*.

Sisyrinchium sp., flor actinomorfa



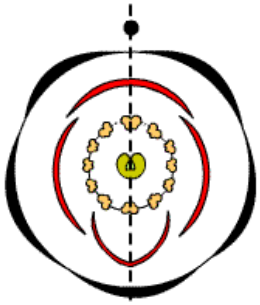
Diagrama floral



Cigomorfas, dorsiventrales o monosimétricas: cuando tienen un solo plano de simetría, y cada mitad es la imagen especular de la otra. Esta estructura está con frecuencia en relación con la formación de un lugar de apoyo para posarse los animales polinizadores. Ej.: leguminosas, bignoniáceas.

Foto y diagrama de una flor zigomorfa de
*Erythrina crista-galli, seibo (*Leguminosae*)*





El pedicelo o el ovario pueden torcerse 180°, invirtiendo la flor. Este fenómeno se denomina **resupinación**. Ocurre en varios grupos y prevalece en las orquídeas, en las cuales el labelo con frecuencia presenta un espolón.

Flores de orquídeas, zigomorfas y resupinadas

Diagrama floral de orquídea antes de la resupinación, el labelo en posición superior



Oncidium sp., el labelo se encuentra en posición inferior.



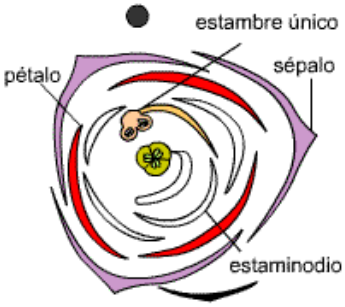
Habenaria bractescens con labelo dividido en 5 lacinias y espolón



- **secundariamente asimétricas,** sin planos de simetría por reducción (pérdida) de piezas, o cambios de posición (*Canna, Marantha*).

Fotografía y diagrama floral de *Canna indica*,
flor secundariamente asimétrica





Sexualidad floral

Está relacionada con los verticilos reproductivos presentes en la flor. Las variantes son:

- **Flor monoclina, perfecta, hermafrodita o bisexual:** tiene androceo y gineceo. Ej.: *Sisyrinchium pachyrhizum, Erytrhina crista-galli, Canna indica.*

- **Flor diclina, imperfecta o unisexual**: la flor tiene sólo un verticilo reproductivo, puede ser **estaminada o masculina**, o **pistilada o femenina**. Ej.: *Cucurbita, Carica, Morus.*

Flor pistilada o femenina de *Carica papaya*, mamón

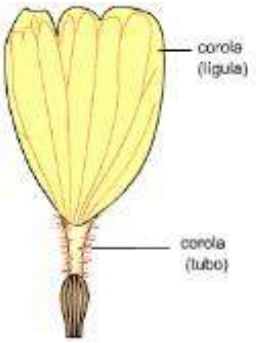


- **Flor neutra:** la flor no presenta verticilos reproductivos, sólo tiene perianto. Se encuentran en la periferia de inflorescencias, ej. la hortensia (*Hydrangea*), y las flores liguladas de los capítulos de muchas compuestas como el girasol, la margarita.

Inflorescencia



Flor ligulada neutra de la periferia del capítulo



Tema 4.4: Perianto

El perianto está compuesto por los dos verticilos estériles: cáliz y corola.
Teniendo en cuenta la presencia o ausencia de estos verticilos, y sus características, las flores se clasifican en:

- **Flores aperiantadas, aclamídeas o desnudas.** Sin perianto, como las de *Salix* y *Fraxinus.*
- **Flores periantadas, clamídeas o vestidas** (del latín *clamide*: vestidura): con perianto.

Según cómo esté formado el perianto las flores se distinguen en:

- **Monoclamídeas o apétalas**: tienen sólo cáliz (Urticaceae).
  En *Clematis (*Ranunculaceae*)* los sépalos son petaloides, es decir que tienen el colorido y la forma propia de los pétalos.

Flores aclamídeas o desnudas en *Salix sp.*

Inflorescencia masculina



Flor masculina en la axila de una bráctea pilosa



Flor monoclamídea o apétala (*Clematis*)



- **Diclamídeas**: presentan dos verticilos en el perianto. Las **homoclamídeas** tienen dos verticilos semejantes, en este caso se habla de **perigonio** y las piezas se denominan **tépalos**. El perigonio será calicino o corolino según su coloración y aspecto. Las **heteroclamídeas** presentan cáliz y corola diferenciados.

Flor homoclamídea con perigonio corolino (*Eichornia azurea,* camalote)



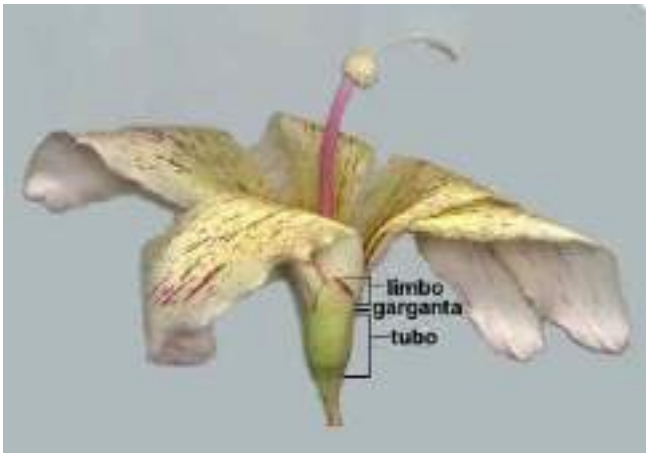
Flor heteroclamídea (*Lycopersicum esculentum*, tomate)



CÁLIZ

Tiene función protectora y está constituido por los sépalos, generalmente verdes. Si los sépalos están libres entre sí el cáliz es **dialisépalo**, si están unidos es **gamosépalo** como en el clavel, el seibo, *Datura, Kalanchoe*, etc.
En el cáliz gamosépalo se pueden distinguir: el tubo (porción en que los sépalos están unidos), la garganta, lugar donde se separan, y el limbo, porción libre, formada por lóbulos.

Cáliz **gamosépalo** en *Ceiba speciosa,* palo borracho



Los sépalos pueden tener consistencia y forma variadas. En las Compositae está formado por pelos o cerdas que constituyen el papus o vilano.

Según su duración puede ser: **efímero o fugaz**, se desprende al abrirse la flor, como en la amapola; **deciduo**, se desprende después de la fecundación (es el más común); **persistente** cuando acompaña al fruto, como en *Physalis* o *Malus.*

Pueden formar espolones nectaríferos como en *Viola* y *Tropaeolum,* o ser petaloides algunos sépalos como en *Impatiens sultani* (alegría del hogar).

Variaciones del cáliz

Cáliz persistente, acrescente, de *Physalis*



Cáliz de *Impatiens sultani*, alegría del hogar, con espolón nectarífero y sépalos petaloides



Cáliz y calículo en *Hibiscus (*Malvaceae*)*



CALÍCULO

Es un conjunto de hipsófilos ubicado por debajo del cáliz en muchas Malvaceae. Toman parte en la función protectora y su número de piezas suele ser diferente al del cáliz.

COROLA

Pétalo de *Delonix regia,* chivato

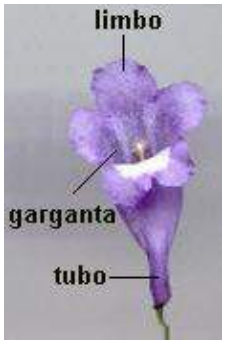


Los pétalos son los antófilos que forman la corola. Los pétalos son generalmente mayores que los sépalos y son coloreados.

Un pétalo consta de la **uña** que lo fija al receptáculo y una **lámina** o **limbo** que es la parte ensanchada y vistosa.

La uña puede ser muy corta, como en *Rosa* o muy larga como en *Dianthus*. La lámina puede ser de forma, color y margen muy variado.

Tipos de corola

Corola dialipétala	**Corola gamopétala**
*Bauhinia (*Leguminosae*)*	*Jacaranda mimosifolia*
	

Si los pétalos son libres entre sí la corola es **dialipétala**; si son concrescentes entre sí es **gamopétala**, y como en el cáliz presenta **tubo, garganta, limbo.**

La forma de la corola gamopétala puede ser muy variada:

- **Tubulosa**: cilíndrica, como en las flores centrales de los capítulos de la familia Compositae (compuestas).
- **Infundibuliforme**: forma de embudo (*Ipomoea*).
- **Campanulada**: tubo inflado, parecido a una campana (*Brachychiton*, *Convallaria*).
- **Hipocrateriforme**: tubo largo y delgado, limbo plano (*Jazminum, Nierembergia*).
- **Labiada**: limbo con dos segmentos desiguales (*Salvia splendens*).
- **Ligulada**: el limbo tiene forma de lengüeta. Este tipo de corola se ve en las flores periféricas de las Compuestas.
- **Espolonada**: con uno o varios espolones nectaríferos, en el caso de *Aquilegia* orientados hacia arriba.

Variantes de corola gamopétala

Hipocrateriforme

Nierembergia



Jazminum



Espolonada

Aquilegia (flor péndula)



Infundibuliforme

Ipomea cairica



Campanulada

Brachychiton populneum



Labiada

Pachystachys lutea



Ligulada
(Compuestas)

Helianthus annuus



Tubulosa

Kalanchoe sp.



Inflorescencias





Entre la uña y el limbo puede haber un apéndice llamado **lígula**, cuyo conjunto puede formar la **corona** o paracorola.
A veces la corona es un conjunto de apéndices separado de los pétalos, como en *Passiflora y Narcissus*.

Corona o paracorola

Corona tubulosa en *Narcissus sp.*





Corona de apéndices libres en *Passiflora caerulea*



Tema 4.6: Androceo

Los estambres son las piezas del androceo. Cada estambre está formado por filamento y antera.

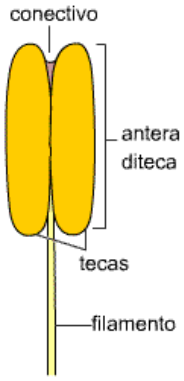
FILAMENTO

El filamento es la parte estéril del estambre, puede ser muy largo, corto o faltar, en ese caso las anteras son sésiles. Generalmente es filiforme, pero puede ser grueso, incluso petaloide, y puede estar provisto de apéndices.

ANTERA

La antera es la parte fértil del estambre. Generalmente está formada por 2 tecas, a veces puede estar constituida por una sola teca como en las Malvaceae o por tres en *Megatritheca* (Sterculiaceae). Las tecas están unidas entre sí por el conectivo. Cada teca lleva dos sacos polínicos o microsporangios.

Estambre



Dehiscencia

Después de la maduración de los granos de polen se produce la dehiscencia o apertura de la antera para dejar salir el polen. El tejido responsable se llama **endotecio**.

- Si la apertura se produce a todo lo largo del tabique que separa los sacos polínicos, la dehiscencia es **longitudinal**, que es el caso más frecuente.

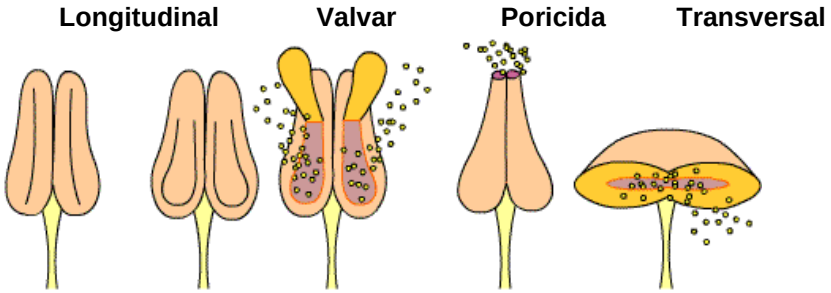
- Puede ser **transversal** (Gola) como en *Lachemilla* (=*Alchemilla*, Rosaceae) e *Hippocratea* (Cronquist).
- En otros casos el endotecio se localiza en zonas limitadas que luego se levantan como valvas o ventanillas: dehiscencia **valvar**, característica de las Lauraceae.
- En la dehiscencia **poricida** (Solanaceae) no hay endotecio, se produce la destrucción del tejido en el ápice de la antera y se forman poros por donde saldrá el polen.

Dehiscencia poricida en *Solanum sisymbrifolium* (tutiá, revienta caballos)



.

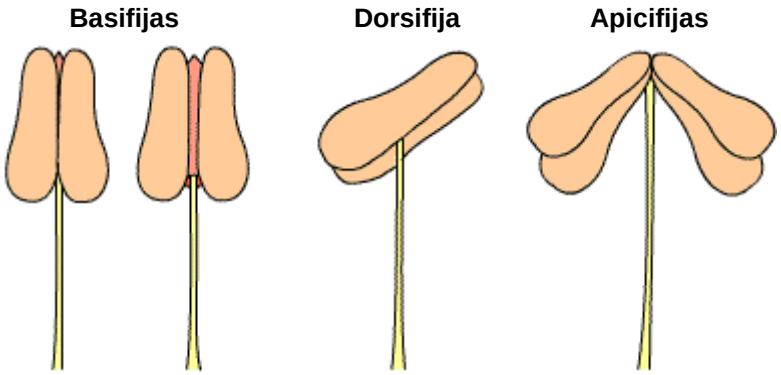
Tipos de dehiscencia en las anteras



Cuando la dehiscencia se produce hacia el lado interno, hacia el eje floral, es **introrsa**. Cuando se produce hacia afuera es **extrorsa**.

Según cómo se inserta la antera en el filamento se distinguen tres tipos de anteras: **basifijas** como en *Solanum*, **dorsifijas** como en Gramineae y **apicifijas** como en Bignoniaceae.

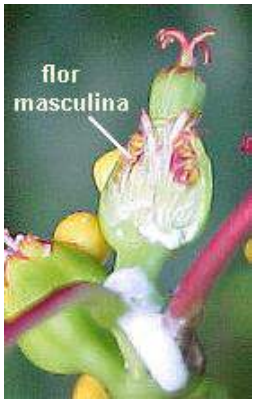
Variantes en la inserción de las anteras



Número de estambres

Es muy variable: algunas Euforbiáceas tienen flores **monandras**; las Oleáceas las tienen **diandras** y en las Mirtáceas son **poliandras**.
Muchas veces las flores o incluso las inflorescencias adoptan la forma de cepillos, con perianto reducido, y entonces los estambres son la parte atractiva o llamativa, como sucede en las leguminosas mimosoideas como *Inga uruguensis* y *Acacia caven* (aromito) y en las Mirtáceas como *Callistemon rigidus*.

Flores monandras en la inflorescencia de *Euphorbia pulcherrima,* estrella federal



Flores poliándricas o poliandras, los estambres coloridos son los órganos llamativos

Acacia caven, aromito



Inga uruguensis



Callistemon rigidus



El número de estambres puede ser igual o no al número de pétalos: la flor es **isostémona,** si es igual (*Turnera* y *Piriqueta*); **anisostémona**, cuando el número de pétalos y de estambres es desigual (*Brassica*, 4 pétalos y 6 estambres); es **diplostémona,** cuando el número de estambres duplica al de pétalos, por ejemplo en *Kalmia* con 5 pétalos y 10 estambres, y *Kalanchoe*, con 4 pétalos y 8 estambres; es **polistémona** cuando el número de estambres es más que el doble, como en *Poncirus* con 5 pétalos y numerosos estambres.

Flor isostémona de *Turnera sidoides* con 5 pétalos y 5 estambres



Flor diplostémona de *Kalmia* con 5 pétalos y 10 estambres (5 alternipétalos y 5 opositipétalos)



Posición

El primer verticilo de estambres, el externo, alterna con los pétalos, y si hay otro, éste alterna con el anterior y se opone a los pétalos. Los primeros se denominan **alternipétalos** y los últimos **opositipétalos**. Si hay un solo ciclo de estambres opositipétalos se supone que es el segundo ciclo y que el externo ha desaparecido.

Longitud

La longitud de los estambres es variable con respecto al perianto. Si son más cortos que el perianto quedan incluídos en él, y se llaman **inclusos** (*Tulipa, Agave*). Si sobresalen se llaman **exertos** (*Caesalpinia pulcherrima, Dolichandra cynanchoides).*

Estambres **inclusos** en flor abierta longitudinalmente de *Datura suaveolans*

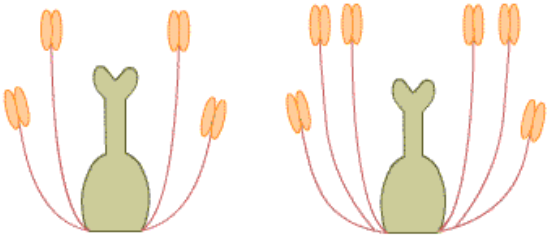


Estambres **exertos** en *Caesalpinia pulcherrima* (chivatillo)



Longitud relativa de los estambres

Didínamos **Tetradínamos**



Entre sí, en la misma flor, los estambres pueden ser todos iguales o algunos ser más largos que otros. Si hay 4 estambres, 2 cortos y 2 largos son **didínamos**, y si hay 4 largos y 2 cortos se denominan **tetradínamos**.

Tema 4.7: Androceo, cohesión y adnación

Las piezas del androceo pueden estar libres, como por ejemplo en *Caesalpinia pulcherrima,* pueden unirse entre sí (cohesión) o pueden soldarse a otros verticilos florales (adnación).

Cohesión

Los estambres entre sí pueden soldarse por los filamentos, por las anteras o por ambas partes.

Por los filamentos,

- formando un solo cuerpo o tubo estaminal: androceo **monadelfo** como en *Hibiscus rosa-sinensis* y *Ceiba;*

- formando dos grupos, androceo **diadelfo** como en *Delonix y Erythrina-crista galli* (seibo), uno de nueve (a) y otro de uno (b). En la fórmula floral ésto se expresa de la siguiente manera: A (9) + 1;

- varios cuerpos, androceo **poliadelfo**. Por ejemplo en *Hypericum,* los estambres están soldados formando cinco grupos;

Por las anteras, quedando los filamentos libres: androceo sinantéreo, en Compositae y algunas Cucurbitáceas.
A veces las anteras no están soldadas entre sí, sino muy próximas, como sucede en *Solanum*. En ese caso se las denomina como anteras conniventes.

Por los filamentos y las anteras, formando un **sinandro** como en *Ciclanthera* (Cucurbitaceae).

Androceo monadelfo en *Hibiscus rosa-sinensis,* rosa china o sinensia,

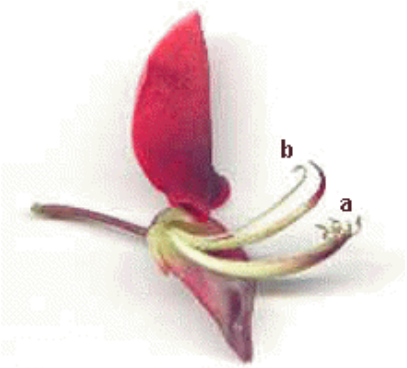




Detalle del tubo estaminal y estigma



Androceo diadelfo en *Erythrina crista-galli*



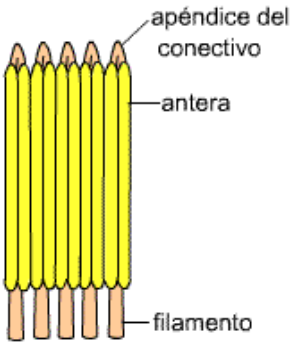
Androceo poliadelfo de *Hypericum,* con los estambres en cinco grupos

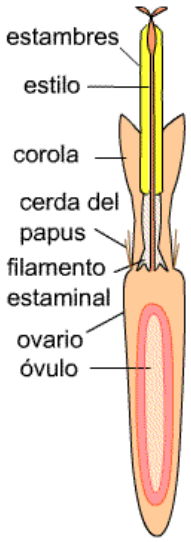


Anteras soldadas en
Cucurbita maxima, zapallo



Androceo sinantéreo de las Compuestas





Adnación

Los estambres pueden soldarse a la corola, como sucede en numerosas flores gamopétalas. La porción basal del filamento estaminal se adhiere al tubo de la corola, y el resto queda libre.

Lonicera japonica, madreselva

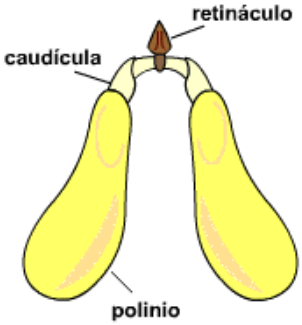


El androceo también puede soldarse al gineceo, como en las flores de Asclepiadáceas, en las cuales las anteras se adhieren al estigma formando el **ginostegio**; el polen de cada teca forma una masa llamada polinio.
Los polinios de dos tecas vecinas se unen entre sí mediante las caudículas y el retináculo que son producciones del estigma. El conjunto de retináculo, caudículas y polinios constituye el aparato translador.

Gonolobus rostratus (*Asclepiadaceae*)*:* flor, detalle del ginostegio y aparato translador







En Orchidaceae el eje se prolonga por encima del ovario. Parece que los estambres y el estilo formasen por concrescencia una columna llamada **ginostemo**, sobre la cual se asienta la única antera, protegida por una cubierta que se desprende, y el estigma.

Ginostemo en *Aspasia* (Orchidaceae)

Ápice del ginostemo mostrando la antera con cubierta y el estigma





Polinios y estigma



Polinario



Estaminodios

Son estambres estériles, que cumplen función de dispositivo de atracción o producen néctar.

En la "flor de Santa Lucía", *Commelina erecta*, hay 3 estambres perfectos y 3 estaminodios. Los estambres fértiles son dimorfos, uno presenta la antera amarilla, con tecas recurvadas, y en los otros dos las anteras son oscuras, con tecas rectas.

Flor de Santa Lucía, los estaminodios son las tres estructuras que se ven arriba, amarillos.



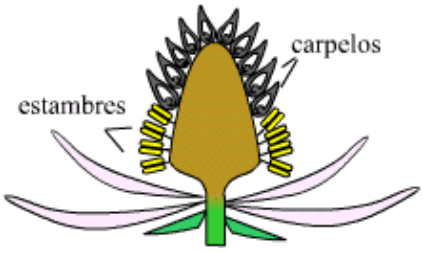
Tema 4.8: Receptáculo o tálamo

El tálamo o receptáculo puede tener formas variadas. La posición del ovario está en íntima relación con la forma del receptáculo y su grado de soldadura con él.

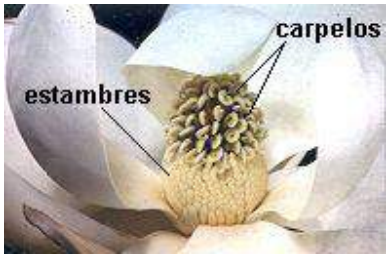
En algunas Angiospermas primitivas con flores espiraladas, el receptáculo es cónico. En *Magnolia* sobre la base del receptáculo se insertan las piezas del perianto, luego las del androceo y en la porción superior se ubica el gineceo formado por numerosos carpelos libres

Variantes del receptáculo

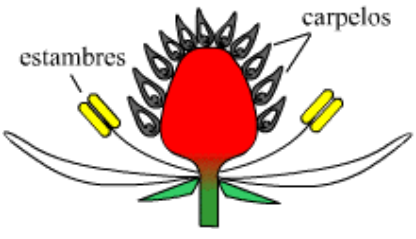
Esquema de corte longitudinal de flor de *Magnolia*, con receptáculo cónico



Flor de *Magnolia grandiflora* con numerosos estambres y carpelos libres



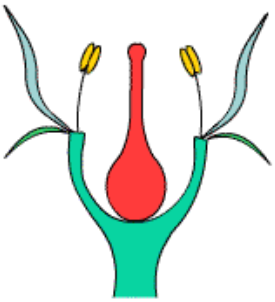
Esquema de corte longitudinal de flor de *Fragaria*, con receptáculo globoso



Comúnmente el receptáculo es discoidal o plano; en estos casos el gineceo es súpero, y la flor **hipógina**. La flor de la frutilla, *Fragaria,* presenta receptáculo globoso y es hipógina.
En otros casos puede tener forma cóncava o de copa, y la flor es **perígina**. Si el ovario permanece libre es **súpero**, como en *Prunus* y *Rosa.* Si el ovario se suelda parcialmente con el receptáculo, es **medio** como en *Saxifraga*, *Euonymus* y algunos géneros de Celastraceae (Cronquist, 1981); en este caso algunos autores designan la flor como **semi-epígina** (Strasburger, 1994).
A veces el receptáculo puede adquirir forma de tubo, el gineceo queda totalmente inmerso, con sus paredes soldadas al receptáculo. En este caso, la flor es **epígina** y el ovario **ínfero** como sucede en *Pyrus*, *Narcissus, Cucurbita*.

Tipos de flor según la forma del receptáculo y posición del ovario

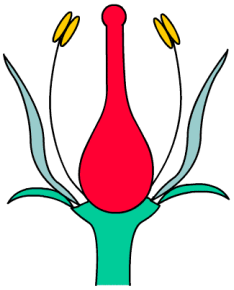
Perígina



Flor perígina de *Prunus sp.*



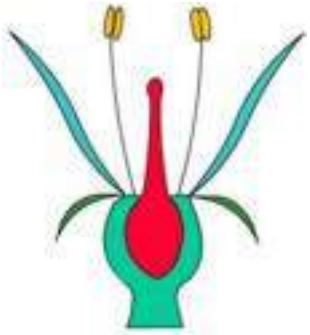
Hipógina



Flor hipógina de *Tulipa sp.*



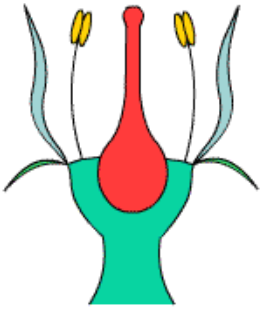
Epígina



Flor femenina epígina de *Cucurbita maxima*

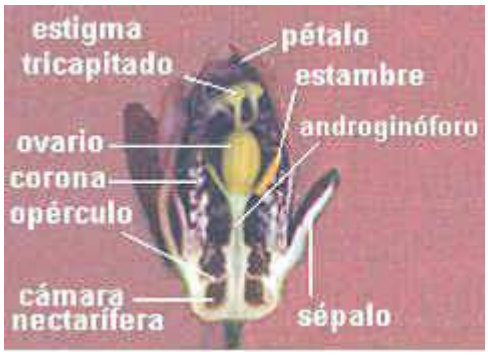


Semiepígina



La periginia y la epiginia se presentan en varios grupos de Angiospermas, o sea que ha surgido varias veces y de modo paralelo en el curso de la evolución, posiblemente como respuesta a la necesidad de proteger los óvulos contra daños y ataques de agentes externos.
En el receptáculo puede alargarse secundariamente el entrenudo que se encuentra entre el androceo y el gineceo, o sea por debajo del ovario. En ese caso se forma una columna llamada **ginóforo**, que eleva el gineceo, como en *Capparis, Cleome* y *Helicteres*.
En *Passiflora* la base tiene forma de plato, en su borde se insertan el perianto y la corona, y en el centro se forma, por alargamiento del entrenudo debajo del androceo, una columna llamada **androginóforo,** que eleva el androceo y el gineceo.

Passiflora caerulea (mburucuyá): corte longitudinal (izq.) y vista general de la flor (der.)





Tema 4.9: Gineceo

En la mayoría de las gimnospermas los carpelos son abiertos, libres, y se limitan a soportar los óvulos. No se forma una cavidad ovárica, no se diferencia el estilo ni el estigma, y los óvulos están expuestos, desnudos.

En *Cycas revoluta* las flores son del tipo más arcaico. El ápice caulinar produce de vez en cuando un gran número de carpelos cubiertos de un denso indumento pardo-amarillento. Las hojas carpelares son pinnadas en el ápice y llevan en la parte inferior algunos óvulos en posición marginal.

En *Pinus* las flores femeninas están reunidas en una inflorescencia llamada **cono femenino** o estróbilo . Cada flor está en la axila de una bráctea tectriz, y consiste en un carpelo o escama ovulífera que lleva generalmente 2 óvulos. Las flores no poseen perianto.

Hojas carpelares y óvulos de *Cycas revoluta*





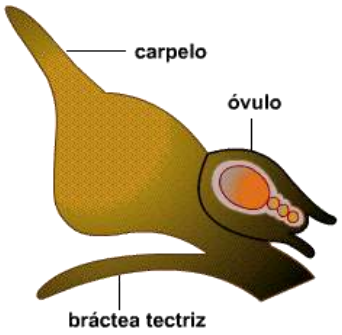
Imagen tomada de Strasburger

a. Conos femeninos



b.Esquema de cono femenino y bráctea tectriz con carpelo y óvulo



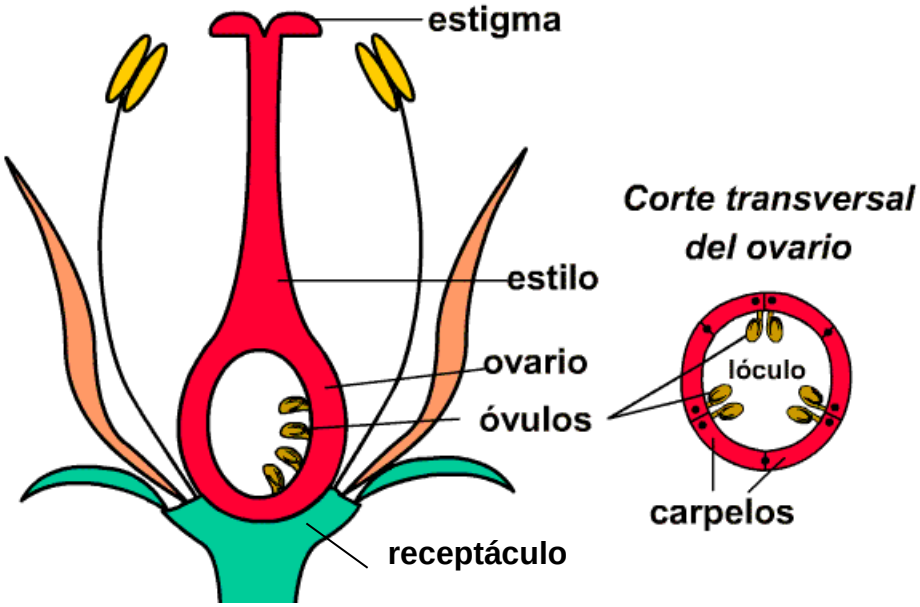


En las angiospermas (*angios*: vaso, alude a la cavidad ovárica) el gineceo consta de uno o más **carpelos** u hojas carpelares que forman una cavidad, el **ovario**, dentro de la cual quedan protegidos los **óvulos o primordios seminales**.

El ovario protege los primordios seminales contra la desecación y contra el ataque de los insectos polinizadores. Por otro lado, impide que el polen llegue directamente a los óvulos, de modo que la extremidad de la hoja carpelar se diferencia en **estigma** para recibir los granos de polen.

El gineceo consta de 3 partes: **ovario**, parte inferior abultada, forma la cavidad ovárica o lóculo en cuyo interior se encuentran los óvulos. El **estilo** es la parte estéril más o menos larga que soporta el **estigma**, constituido por un tejido glandular especializado para la recepción de los granos de polen. Si el estilo no se desarrolla, el estigma es sésil.
El término **pistilo** se emplea como sinónimo de gineceo.

Esquemas de una flor hipógina mostrando las partes del gineceo

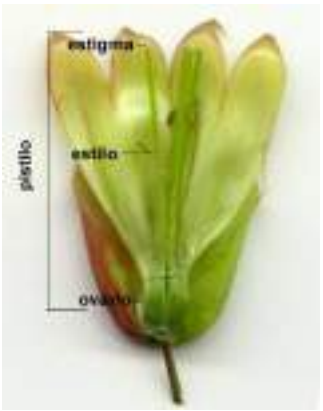


Si los carpelos están separados, libres entre sí, el gineceo es **dialicarpelar o apocárpico** (*Sedum, Kalanchoe, Paeonia*); si están soldados entre sí es **gamocarpelar o sincárpico** (*Passiflora, Brachychyton*).

En la flor apocárpica cada carpelo constituye un pistilo, mientras que en la sincárpica hay un solo pistilo. Por ejemplo, *Kalanchoe*, con 4 carpelos libres, presenta 4 pistilos.

En el gineceo gamocarpelar ó sincárpico la soldadura puede afectar sólo el ovario, quedando libres estilos y estigmas (*Turnera*); puede involucrar los estilos quedando libres los estigmas (Compositae, Fig. 4. ; *Hibiscus,* Fig.4.), y esto permite saber el número de carpelos que forman el gineceo. Si la soldadura es total, el número de carpelos se marca en los lóbulos estigmáticos: Bignoniaceae, Nogal.

Gineceo apocárpico, con cuatro carpelos libres (*Kalanchoe*)



Gineceo sincárpico de *Brachychyton sp.*



Tema 4.10: Estilo y Estigma

Es de longitud variable, desde menos de 0.5 mm (estigma subsésil) hasta más de 30 cm en ciertas variedades de maíz: es lo que es conoce como barbas del choclo. Puede ser geniculado como en *Gloriosa rotchildiana*. Generalmente nace en el ápice del ovario, pero puede ser lateral o nacer aparentemente en la base: estilo **ginobásico**.

Pistilo con 3 estilos y 3 estigmas penicilados en *Turnera orientalis*



Estilos de *Zea mays,* maíz



Estilo geniculado en flor péndula de *Gloriosa rotschildiana*



Tiene forma variable: plumoso en las gramíneas; en cabezuela en *Citrus*; trilobado en *Cucurbita*; petaloide en *Canna*; formando una estructura 5-partida similar a una sombrilla invertida en *Sarracenia*. Tiene particularidades estructurales que permiten la germinación del polen y el desarrollo del tubo polínico que llegará hasta los óvulos.

Estigma capitado en *Poncirus trifoliata*



Estigma petaloide de *Canna indica* (achira)



Estigma pentalobado de *Brachychiton populneum*



Estigma trilobado (blanco) en *Manihot esculenta*

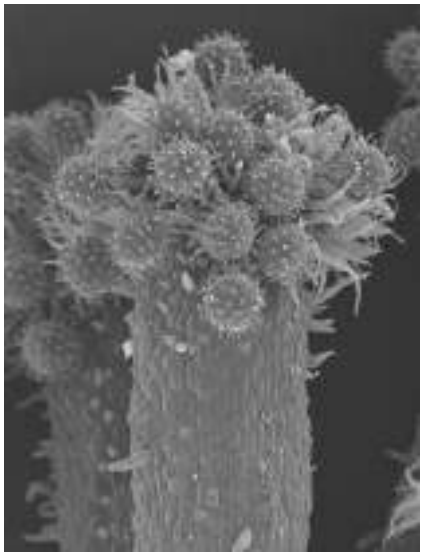


Estigma (blanco) en forma de sombrilla invertida en *Sarracenia sp.*



Se ha comprobado que el estigma tiene proteínas hidrofílicas en la pared externa; son probablemente las que actúan en el reconocimiento del polen adecuado y en las reacciones de incompatibilidad, en cuyo caso a veces de deposita calosa para detener la germinación del polen extraño.

Estigma papiloso de *Pavonia sp.* con granos de polen (MEB 110x)



Según Heslop Harrison & Shivanna (1977), los estigmas se dividen en 2 grandes grupos: estigmas húmedos y secos.

Los **estigmas húmedos** tienen secreción presente durante el periodo receptivo, las monocotiledóneas de estilo abierto liberan generalmente un exudado esencialmente polisacárido, en tanto que las dicotiledóneas de estilo compacto (gamopétalas en particular) liberan un exudado esencialmente lipofílico. Ciertas familias como Orchidaceae, Scrophulariaceae y Solanaceae secretan un líquido lipopolisacárido.

Se dividen en:

a. papilosos (*Annona, Mandevilla, Bignonia, Punica*) ,

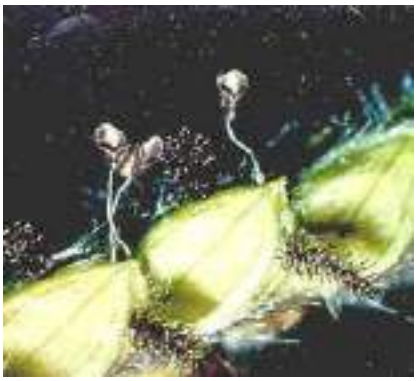
b. no papilosos (*Citrus, Impatiens, Opuntia, Tamarix*) (Lindorf).

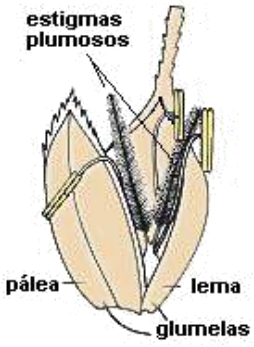
Los **estigmas secos** no tienen secreciones líquidas, sino que producen proteínas o ceras. Se dividen en:

a. plumosos (Gramineae*)*, con células receptivas dispersas sobre ramas multiseriadas),

b. no plumosos, que también puden ser **papilosos** (*Cordyline, Yucca, Aristolochia, Bombax, Nymphaea, Pelargonium, Bougainvillea, Plumbago, Acalypha*) o **no papilosos** (*Asclepias, Capparis, Myrica, Cyperus*).

Estigmas plumosos en flor de gramíneas





Tema 4.11: Fórmula y Diagrama floral

Fórmula floral

Es una forma de expresar, en forma breve, los caracteres de una flor. Por medio de iniciales y signos convencionales se designan los distintos órganos, como así también la sexualidad y simetría.

Disposición:

 cíclica, las piezas florales están dispuestas en verticilos.

 helicoidal o espiralada, las piezas florales están dispuestas en forma espiralada sobre el receptáculo.

Simetría



actinomorfa: flores con dos o más planos de simetría.

cigomorfa: flores con un solo plano de simetría.

- asimétrica: flores que no presentan planos de simetría.

Sexualidad de la flor

 masculina o estaminada  femenina o pistilada  hermafrodita

Partes de la flor:

K cáliz	**Pc** perigonio corolino	**Pk** perigonio calicino
C corola	**A** androceo	**G** gineceo
G ovario súpero	**G** ovario semiínfero	**$\overline{\mathbf{G}}$** ovario ínfero

El número de piezas de cada verticilo se indica con una cifra; cuando el número de los miembros es muy grande se emplea el signo 

Si hay dos verticilos de igual naturaleza, las cifras se unen con el signo **+**.
La concrescencia de las piezas florales se indica por medio de paréntesis **( ).**
Si las piezas de distintos verticilos están soldadas entre sí, se encierran las iniciales correspondientes y las cifras entre corchetes **[ ].**
La cantidad de lóculos del ovario se indica como subíndice del número de carpelos; el número de óvulos por lóculo se indica como exponente:

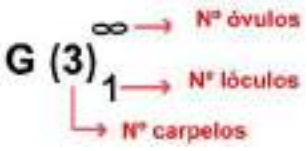


DIAGRAMA FLORAL

Es una representación gráfica de la disposición de las piezas florales y de la ordenación de los distintos verticilos, en corte transversal de flor.
Cada verticilo se representa con una circunferencia concéntrica alrededor del gineceo, indicado por un corte a la altura del ovario. Los estambres se marcan con cortes transversales de antera, y los verticilos de protección con cortes transversales de pétalos y sépalos.
Generalmente las piezas de un verticilo alternan con las piezas del verticilo anterior. Los estambres pueden estar opuestos o alternos con respecto a los pétalos.
La soldadura entre las piezas de cada verticilo o de verticilos opuestos, se indica con líneas de puntos. Las cifras deben estar a la misma altura que las letras, sólo el número de lóculos y el número de óvulos van como subíndice y superíndice.

Flor trímera de monocotiledónea



$\bigcirc\,♂\,♀\,\times$ Pk 3+3 A3+3 $\overline{G}$ $(3)^{\infty}_{3}$

Flor pentámera de dicotiledónea



$\bigcirc\,♂\,♀\,\times$ K 5 C (5) A5 G $(3)^{\infty}_{3}$

Glosario

Adnación: unión o soldadura de piezas de distintos verticilos.

Caudícula: pedículo que sostiene cada polinio en las flores de Asclepiadáceas y Orquídeas.

Cohesión: unión o soldadura entre las piezas del mismo verticilo; se aplica especialmente a los verticilos florales, pero también, en general, a cualquier otro órgano compuesto.

Concrescencia: fenómeno relacionado a aquellos órganos o partes orgánicas que pudiendo hallarse separadas están congénitamente unidas, por ej. los pétalos de las corolas gamopétalas, los filamentos estaminales y los pétalos.

Dehiscencia: fenómeno a favor del cual un órgano cualquiera se abre espontáneamente a su madurez, por ej. anteras, frutos, etc.

Diagrama floral: representación gráfica de la disposición de las piezas florales en corte transversal de flor.

Diali-: prefijo para indicar que aparece separado o suelto.

Fecundación: unión de dos gametos haploides para constituir una cigota o célula huevo diploide. Es uno de los procesos esenciales del ciclo vital de la planta.

Fórmula floral: forma breve de expresar los caracteres de una flor, por medio de letras y signos convencionales. El número de piezas se indica con una cifra.

Gamo-: prefijo para indicar unión.

Indumento: conjunto de pelos, glándulas, escamas, etc. que recubre la superficie de los diversos órganos de la planta.

Meiosis: división celular por medio de la cual una célula diploide produce cuatro células haploides.

Meros / meras: partes, elementos.

Multiseriado / a: formado por varias series de elementos.

Papiloso: que tiene papilas.

Polinio: masa de granos de polen que comprende la totalidad de los de cada teca.

Retináculo: porción del aparato translador que se une a los polinios mediante las caudículas.

Saprófito: vegetal heterótrofo que se nutre a expensas de restos orgánicos en descomposición o descompuestos.

Sésil: dícese de cualquier órgano o parte orgánica que carece de pie o soporte, por ej.: hoja sésil, es la que está desprovista de pecíolo.

Trímera: de tres partes.

Verticilo: conjunto de hojas que se insertan en un mismo nudo.

Bibliografía

Cronquist, A. 1981. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. Columbia University Press.

Dahlgren, **R.M.T., H.T.Clifford & P.F.Yeo.** 1985. The families of the Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag.

Dressler, R.L. 1961. The structure of the orchid flower, Missouri Bot.Gard.Bull. 49(4): 60-69.

Font Quer, P.1993. Diccionaro de Botánica. Ed. Labor.S.A.

Gentry. The biosphere catalog. Plants.

Gola,**G., G. Negri & C. Cappelletti**.1959. Tratado de botánica. Ed. Labor. S. A.

Heslop Harrison & K. R. Shivanna. 1997. The receptive surface of the angiosperm stigma. Ann. Bot. 41: 1233-1258.

Lindorf, H., L. de Parisca & P. Rodriguez. 1991. Botánica. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. Caracas.

Martínez E. & C.H. Ramos. 1989. Lacandoniaceae (Triuridales): Una nueva familia de México. Ann. Missouri Bot. Gard. 76:128- 135.

Strasburger E. y col. 1994. Tratado de Botánica, 8ª ed. castellano. Ediciones Omega S.A.

Tema 5: Sexualidad e Inflorescencia

Tema 5.1: Ovario y Placentación

ORIGEN DE LOS TEJIDOS QUE RODEAN AL OVARIO EN FLORES PERÍGINAS E EPÌGINAS

En el ovario ínfero o semiínfero el ovario está rodeado por una estructura en forma de copa o tubo, que antiguamente recibía el nombre de hipanto.
Los tejidos que forman esa copa o tubo pueden tener dos orígenes:
1) **apendicular**, cuando se trata de las porciones basales de los otros verticilos adnatas entre sí.
2) **axial**, cuando se trata del receptáculo.

A veces resulta muy difícil establecer si el tejido que rodea al ovario es de origen apendicular o axial, o a veces éste es mixto, razón por la cual se recomienda usar la expresión **tubo floral**.

Tubo floral en corte longitudinal de flor perígina de *Prunus*



Corte longitudinal de ovario ínfero de *Narcissus*



ORIGEN DE LA CAVIDAD OVÁRICA

El ovario está formado por los carpelos; según el número de carpelos el ovario se designa 1,2,3-carpelar, etc. La cavidad del ovario se llama **lóculo**; de la misma manera, según el número de lóculos el ovario se designa 1,2,3-locular, etc.
Un ovario unicarpelar tiene un solo lóculo, pero en un ovario gamocarpelar, el número de lóculos está relacionado con la manera como se unen los carpelos entre sí. Si los carpelos se unen por sus márgenes, el ovario será **unilocular**. Si cada carpelo se cierra, se unen entre sí lateralmente por su cara externa, y de esa manera se forma el ovario **plurilocular** (*pluri*=muchos).

Cortes transversales de ovario mostrando el número de lóculos

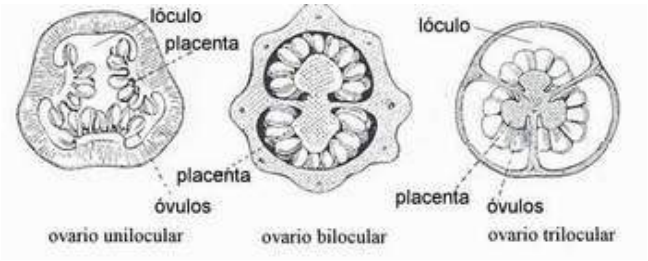
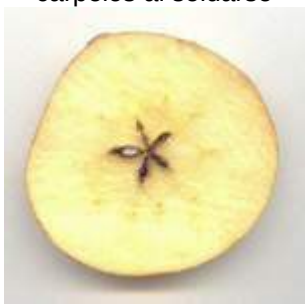


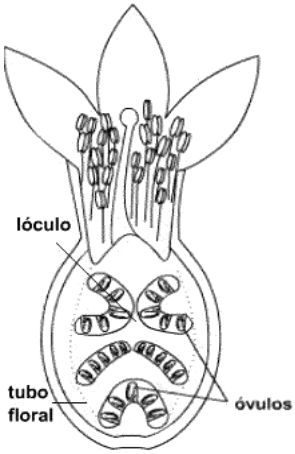
Imagen tomada de Goebel , (1933)

A veces la soldadura de los carpelos es incompleta, se unen entre sí por su borde externo, de modo que se forma un lóculo estrellado, visible en el corte transversal del fruto de *Malus sylvestris,* manzana.
Excepcionalmente los carpelos pueden disponerse en 2-3 ciclos o pisos como sucede en *Punica granatum* (granada).

Corte transversal de fruto de *Malus sylvestris* mostrando el lóculo estrellado que han formado los carpelos al soldarse



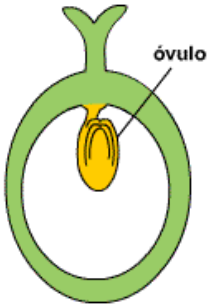
Corte longitudinal de flor de *Punica granatum* mostrando los carpelos en varios ciclos



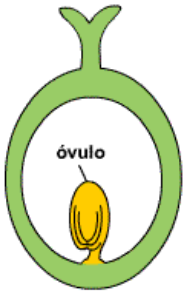
PLACENTACIÓN

El tejido de la cara interna del carpelo sobre el cual se forman los óvulos, recibe el nombre de placenta. Cada carpelo tiene dos placentas, generalmente ubicadas sobre los márgenes. En algunos casos pueden ser voluminosas.
Placentación es la disposición de placentas y óvulos en la cavidad ovárica. Los tipos de placentación son: **marginal**, **parietal**, **axilar**, **axilar con placentas intrusivas**, **central**, **basal**, **apical** y **laminar** (parietal difusa).

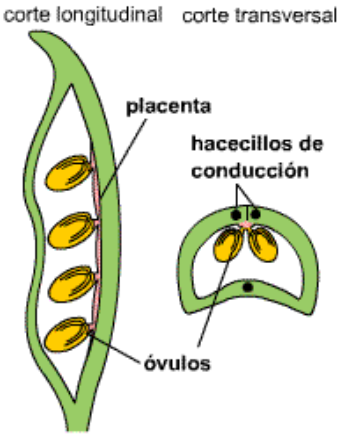
Apical



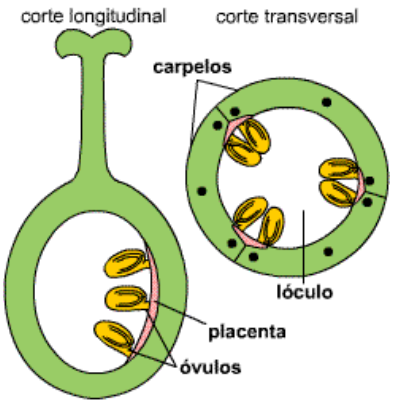
Basal



Marginal



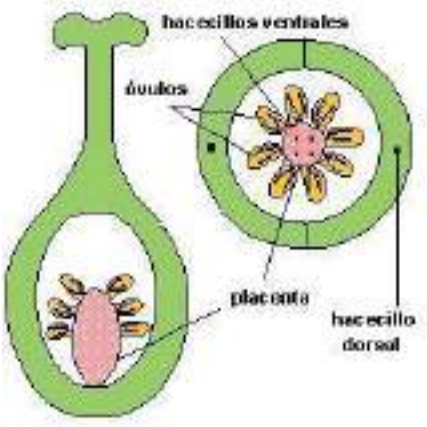
Parietal



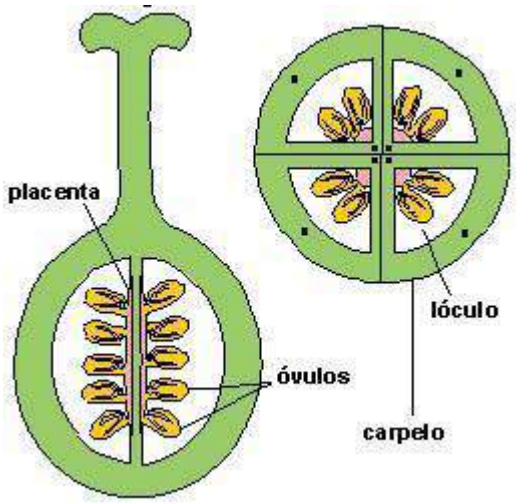
Placenta parietal con óvulos en corte longitudinal de ovario de *Turnera* (MEB).



Central



Axilar



Axilar con doble curvatura de los carpelos

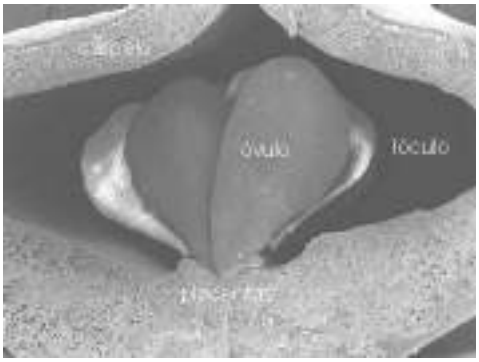


Tema 5.2: Óvulo

ÓVULO

Los óvulos, primordios o rudimentos seminales nacen sobre las placentas, situadas en la cara interna del carpelo.
Son de tamaño reducido, de pocos milímetros, y generalmente de forma ovoide, de allí su nombre.
Cada óvulo consta de un cuerpo de tejido compacto, la **nucela** y un pie, el **funículo**, que lo une a la placenta. La región basal, donde se unen el funículo y la nucela, es la **cálaza**.
La nucela está rodeada por el o los **tegumentos,** una o dos envolturas que parten de la cálaza y dejan un orificio llamado **micrópilo**.

Uno de los lóculos del ovario de *Lilium* sp. en corte transversal (MEB)



Corte long. de ovario de *Schinopsis* (quebracho) con un óvulo

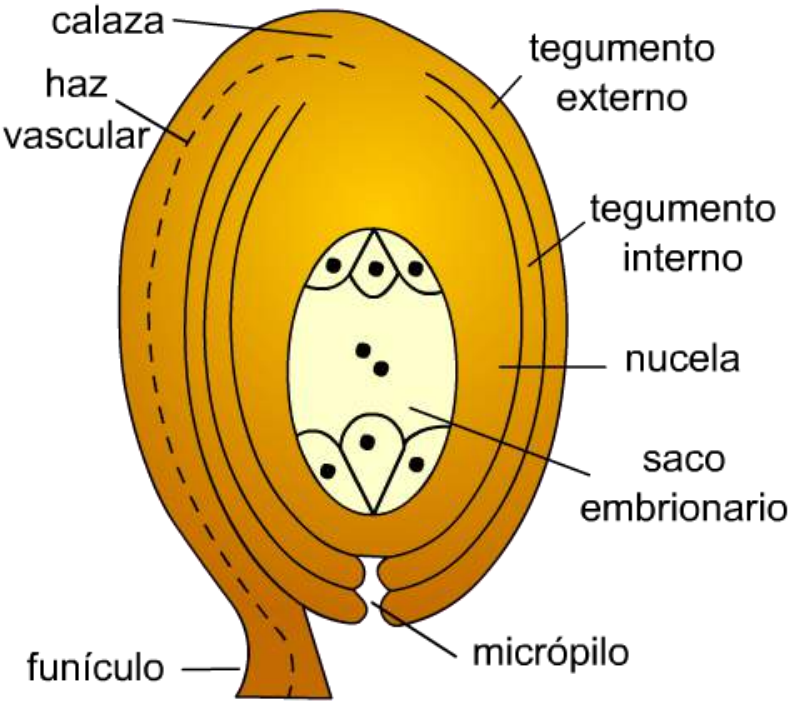


Óvulos ortótropos de *Mayaca fluviatilis* (MEB)

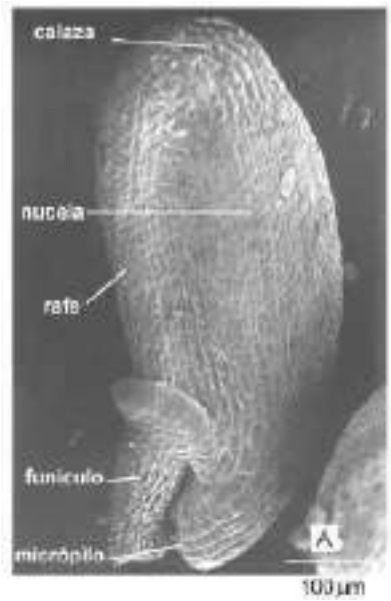


Imagen tomada de Venturelli y Bouman (1986

Partes del óvulo:



Ovulo maduro (MEB)



Imágenes tomadas de la Tesis Doctoral de A. M. Gonzalez

Cada óvulo está inervado por un haz vascular que atraviesa el funículo y llega hasta la cálaza. Este hacecillo puede ramificarse e inervar los tegumentos.
El número de tegumentos es constante en cada familia o grupo de familias. Las gimnospermas tienen óvulos unitégmicos, excepto las Podocarpaceae donde hay un segundo tegumento llamado **epimacio** (Tomlinson, 1991, 1992). La mayoría de las dicotiledóneas y monocotiledóneas tienen óvulos bitégmicos. Muchas dicotiledóneas gamopétalas tienen óvulos unitégmicos, que también se encuentran en representantes de tres familias de monocotiledóneas: *Orchidaceae*, Gramineae y Amaryllidaceae (Takhtajan, 1991). El tegumento externo se llama primina y el interno secundina.
El micrópilo puede estar delimitado por uno o ambos tegumentos: en *Lilium* por uno, en *Gossypium* por los dos. En el último caso, la abertura limitada por el tegumento interno se llama **endóstoma** (*endo*= adentro), y la abertura dejada por el tegumento externo es el **exóstoma**. Ambos pueden coincidir o estar desplazados, en el último caso, en corte longitudinal, se describe como micrópilo en zig-zag.
La nucela tiene espesor variable. Si es pequeño, el óvulo es **tenuinucelado**; si tiene varias capas de células por fuera del saco embrionario, es **crasinucelado**. En algunas gramíneas C_4

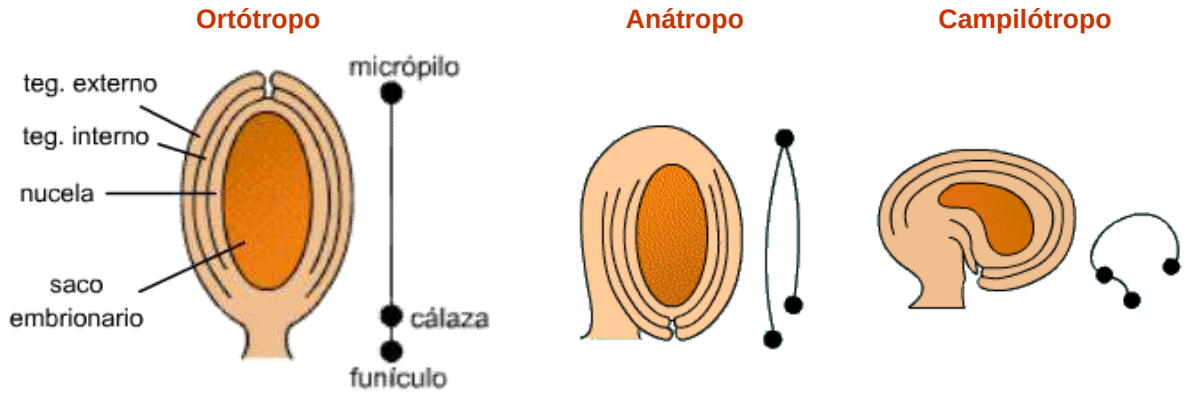
(Andropogoneae y Paniceae: *Stipa*, *Cenchrus*, *Pennisetum*, *Brachiaria*) las células del ápice del nucelo se hipertrofian y proyectan al canal micropilar. Son células de transferencia, tienen paredes gruesas, con invaginaciones, y protoplasma denso. Se ha sugerido que participan en la nutrición del tubo polínico por su aspecto glandular. Esta estructura se denomina **embellum** (*embellishment*: ornamento; Busri *et al*., 1993).
En algunos óvulos unitégmicos, con nucelo pequeño, el nucelo se reabsorbe y el saco embrionario queda en contacto con la epidermis interna del tegumento interno. Esta epidermis puede diferenciarse entonces en **endotelio** o tapete tegumentario, una capa de células de aspecto glandular, con citoplasma denso, que se cree está vinculada con la nutrición del embrión. A menudo las células son plurinucleadas. En los óvulos de girasol el endotelio tiene varias capas.

Clasificación de óvulos

Se pueden reconocer 3 formas básicas de óvulos según la posición relativa del micrópilo, la cálaza y el **hilo** (sitio donde se une el funículo con el cuerpo del óvulo).

- **Ortótropo** (*ortos*: recto). Los tres elementos se disponen sobre una misma recta. Se considera el tipo más primitivo: Urticaceae, Piperaceae, Polygonaceae.
- **Anátropo** (*ana*: ascendente). El cuerpo del óvulo se incurva 180°, de modo que el funículo se alarga, se suelda sobre un lado de la nucela constituyendo la **rafe**, y la cálaza queda en posición opuesta al hilo y el micrópilo. Son los óvulos más frecuentes en las angiospermas.
- **Campilótropo** (*campilos*: curvo). El nucelo se arquea de tal manera que la cálaza y el micrópilo quedan casi a la misma altura, cerca del hilo. Este tipo de óvulo es frecuente en las Leguminosas o Fabáceas.

Según Anton (1987) los óvulos de las gramíneas o poáceas son hemicampilótropos, una variante de los óvulos campilótropos caracterizada por presentar el funículo curvado más o menos 90°, y también la nucela curvada; el micrópilo está formado sólo por el endóstoma.



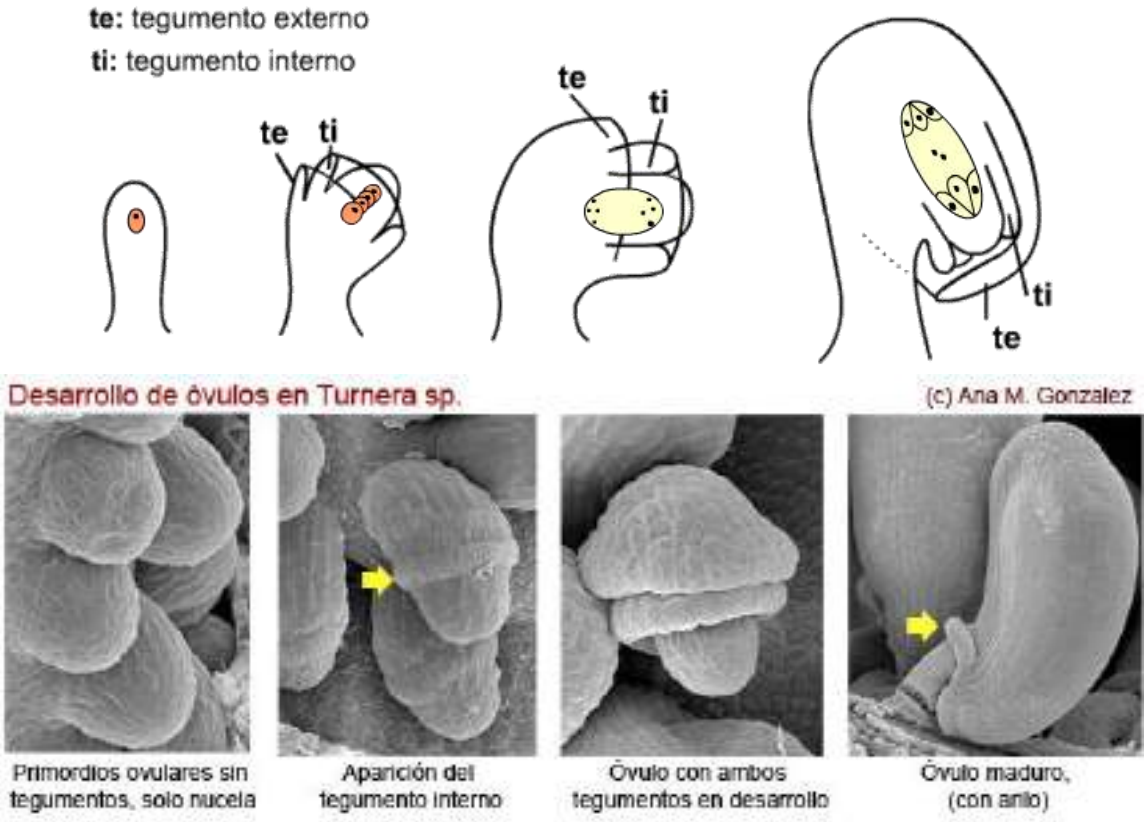
Clave para determinar el tipo de óvulo

- Óvulo erecto, micrópilo en el extremo opuesto al funículo ..... ortótropo
- Óvulo curvado 90-180º
  - Nucela recta. Óvulo invertido, girado 180°, con rafe extendida, micrópilo cercano al funículo…..... anátropo
  - Nucela curvada. Óvulo girado 90º, con rafe breve..... campilótropo.

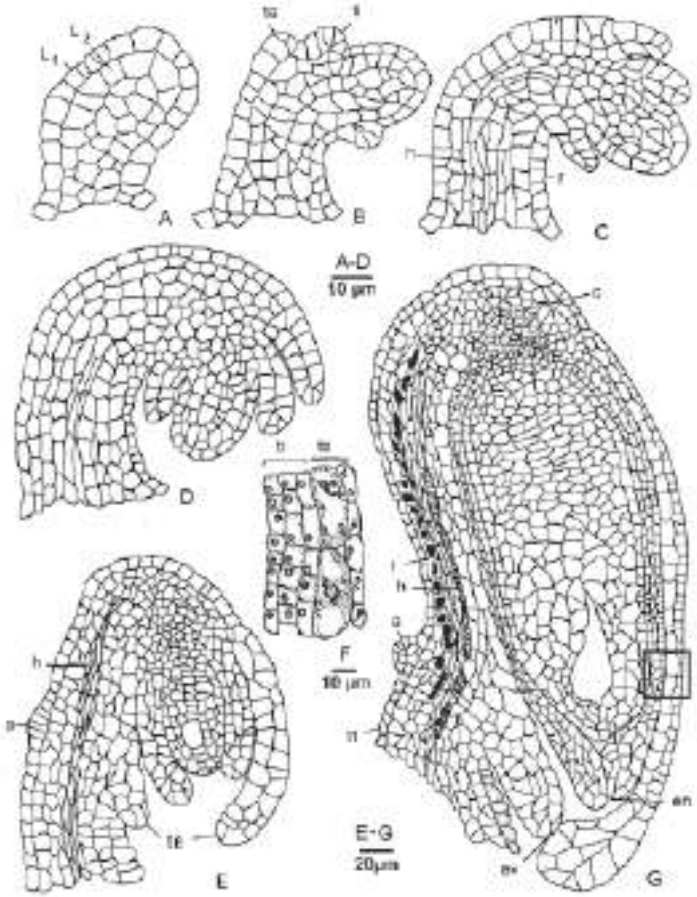
Ontogenia del óvulo

El óvulo se inicia como una protuberancia en la placenta. A medida que se forman las partes del óvulo se desarrolla en su interior el **saco embrionario** (ver detalles en ciclo de vida de las Angiospermas). Primero aparece el tegumento interno, como un rodete, y después el externo, cuando existe, por fuera del primero. Los tegumentos crecen más rápido que la nucela, la porción central, y terminan por rodearla, formando el micrópilo. Completan su desarrollo al tiempo que el saco embrionario está listo para la **fecundación**.

Esquema tridimensional del desarrollo de un óvulo en angiospermas



Distintos estadios en el desarrollo (ontogenia) de un óvulo anátropo de *Turnera*

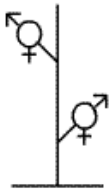


Referencias: **c**, cálaza; **en**, endostoma; **ex**, exostoma; **f**, funículo; **h**, hacecillo vascular; **m**, micropilo; **te**, tegumento externo; **ti**, tegumento interno

Tema 5.3: Sexualidad y Prefloración

SEXUALIDAD DE LAS PLANTAS

Cada especie puede tener flores monoclinas, diclinas o neutras en el mismo pie, o en pies diferentes. Planta hermafrodita

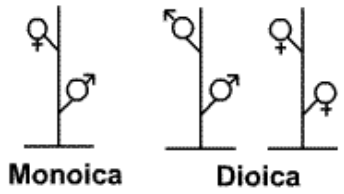


1. Planta hermafrodita (también denominada monoica con flores monoclinas) presenta flores perfectas o monoclinas.

Si la planta presenta flores unisexuales o diclinas, se pueden distinguir distintos tipos según como ellas se distribuyan:

2. Plantas monoicas: con flores masculinas y femeninas en el mismo pie (maíz, zapallo).

3. Plantas dioicas: con dos clases de individuos, pies masculinos y pies femeninos (mamón, sauce, palmera datilera)



Planta hermafrodita (*Commelina erecta*)



Planta monoica (*Zea Mays*)



Planta dioica, *Carica papaya,* mamón

Pie masculino



Pie femenino



4. Plantas polígamas: con flores monoclinas y diclinas en distinto arreglo, ya sea en el mismo pie o en pies distintos:

4a. Andromonoicas: flores perfectas y masculinas en el mismo pie (*Celtis tala*, Umbelíferas).

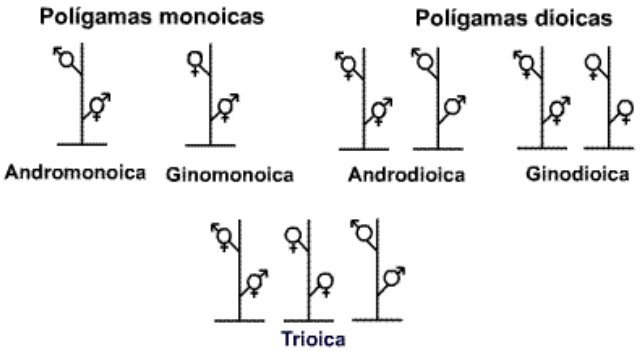
4b. Ginomonoicas: flores perfectas y femeninas en el mismo pie (Compuestas, liguladas femeninas, y tubulosas hermafroditas: por ej.: *Calea uniflora*).

4c. Androdioicas: pies con flores perfectas y pies con flores masculinas (*Polygonum*).

4d. Ginodioicas: pies con flores hermafroditas y pies con flores femeninas (*Mentha*).

4e. Trioicas: pie con flores hermafroditas, pie con flores femeninas, pie con flores masculinas (*Fraxinus*, fresno; algunas variedades de *Carica papaya*).

Plantas polígamas



Planta ginomonoica: *Calea uniflora* (Compuesta) flores perfectas y femeninas en el mismo pie , liguladas femeninas, y tubulosas hermafroditas





La expresión del sexo puede variar, comúnmente el control genético es estricto, pero en ciertos casos actúan genes que permiten control ambiental del sexo. En especies monoicas de *Acer, Juniperus, Elaeis, Atriplex,* se ha comprobado que la expresión del sexo en algunos individuos puede variar en años sucesivos:

1) flores pistiladas - flores estaminadas o viceversa.
2) flores pistiladas - estaminadas dominantes en condición monoica.
3) individuos unisexuales - monoicos o viceversa.
Esta expresión variable del sexo parecería conferir a las plantas individuales ventajas reproductivas en condiciones de stress por temperatura o falta de agua (Freeman *et al*, 1984).

PREFLORACIÓN O ESTIVACIÓN

Es la disposición de los sépalos y pétalos en el botón floral considerando la relación de posición de las piezas de cada ciclo. Se distinguen varios tipos.

Valvar. Las piezas están todas al mismo nivel, y se tocan por los bordes sin recubrirse (cáliz de *Malva*).
Contorta o torcida. Las piezas están al mismo nivel, pero el borde de cada pieza cubre el margen de la siguiente, siendo a su vez cubierta por la anterior.

Diagrama de prefloración **valvar**

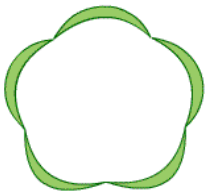


Diagrama de prefloración **contorta**



Corola de *Allamanda*, con lóbulos contortos



Imbricada. En esta prefloración las piezas se cubren por los márgenes, pero una pieza queda con ambos márgenes por fuera, y otra queda con ambos márgenes por dentro (corola de Rosaceae).
Quincuncial. Las piezas se cubren por los márgenes, pero dos piezas quedan totalmente por fuera y dos totalmente por dentro (cáliz de Turneraceae).
Vexilar. Este tipo de prefloración es considerada por algunos como una variante de la imbricada. Hay un pétalo externo: **estandarte** o vexilo que abraza los laterales o **alas**, y éstos cubren los inferiores o **quilla** soldados entre sí. Característica de la subfamilia Papilionoideae, familia Leguminosae o Fabaceae.

Diagrama de prefloración **imbricada**



Diagrama de prefloración **quincuncial**



Diagrama de prefloración **vexilar**



Seibo,prefloración vexilar



Tema 5.4: Inflorescencias

Son aquellos sistemas de ramas de los espermatófitos que están destinados a la formación de flores y se suelen encontrar más o menos claramente delimitados respecto al área vegetativa.

Constan de un eje principal llamado **raquis** que lleva generalmente **brácteas** en cuyas axilas nacen flores o inflorescencias parciales. El raquis está unido al tallo por el **pedúnculo** y cada flor está sostenida por el pedicelo.

Inflorescencias de *Kalanchoe sp.*



Clasificación de las Inflorescencias

- Simples
- Complejas
  - Monopodiales
  - Simpodiales

En las inflorescencias **frondosas u hojosas** las hojas tectrices de las ramas laterales portadoras de flores son nomófilos (*Pyrostegia venusta*); en las inflorescencias **bracteosas** las hojas tectrices son brácteas, (*Bougainvillea*, *Stachytarpheta*); en las inflorescencias **áfilas** las hojas tectrices están atrofiadas completamente (*Arrabidaea corallina*).

Inflorescencia bracteosa de *Boungainvillea spectabilis*, Santa Rita



El comportamiento del ápice del eje principal y de los laterales en las inflorescencias complejas, es muy importante para la descripción y clasificación de las inflorescencias. En las inflorescencias **cerradas** los ejes acaban en flores terminales que se reconocen por que generalmente se abren antes que las laterales inmediatas; estas inflorescencias tienen crecimiento definido. En las inflorescencias **abiertas** los meristemas apicales del eje principal y de las ramas laterales al final dejan de crecer, pero no concluyen en una flor terminal, es decir que teóricamente tienen crecimiento indefinido *(Peltophorum dubium, Pithecoctenium cynanchoides*). En estas inflorescencias la floración suele ser acrópeta.

Inflorescencia abierta de *Peltophorum dubium*



Proliferación en *Ananas comosus* (ananá)



En algunos casos el ápice de la inflorescencia puede reanudar el crecimiento vegetativo, volviendo a formar nomófilos, como ocurre en muchas Myrtaceae y en el ananá. Dicho fenómeno recibe el nombre de proliferación.

Tema 5.5: Inflorescencias simples

Las primeras hojas de cada rama lateral reciben el nombre de **profilos** y a menudo tienen el carácter de catáfilos. Suelen hallarse en una situación perfectamente determinada con respecto a la hoja tectriz y al eje madre, con independencia de la ordenación de las hojas superiores.
Los dos profilos de las dicotiledóneas, en posición transversal, se designan como α y ß, pueden ser opuestos o alternos. Son muy importantes en el área floral, donde a menudo son los únicos órganos foliáceos, y son determinantes en la interpretación de la ramificación de la inflorescencia.



Inflorescencia de Gladiolus, gladiolo

En las monocotiledóneas, el único profilo es mediano, adosado al eje madre, situado entre el eje madre y la rama lateral, carece de nervio medio y presenta 2 nervios laterales llamados quillas. Por esta razón se supone que se originó por concrescencia de dos profilos laterales, como se ve en la figura (*Gladiolus*).

Las inflorescencias pueden ser simples o complejas. Son simples cuando sobre el eje principal nace una flor en la axila de cada bráctea. Son complejas cuando en la axila de la bráctea nace una inflorescencia parcial que lleva a su vez bractéolas o profilos.
Las inflorescencias simples son abiertas y presentan ramificación monopodial o racemosa. Las inflorescencias complejas pueden presentar ramificación monopodial o simpodial (cimosa) y pueden ser abiertas o cerradas.

INFLORESCENCIAS SIMPLES O BOTRIOS

Racimo de *Caesalpinia pulcherrima,* chivato de jardín

Racimo: constituido por un eje principal, el raquis, con brácteas en cuya axila se encuentran flores pediceladas: *Caesalpinia pulcherrima*, chivato de jardín; *Utricularia foliosa.*



Espiga: semejante al racimo, se diferencia por tener flores sésiles o sentadas.

Espiga de *Glandularia peruviana*



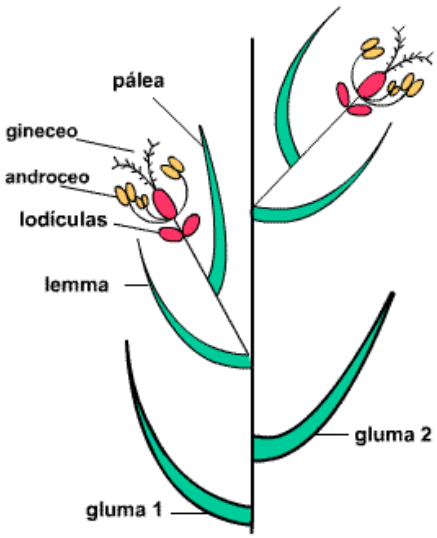
Espigas de *Sacoila* (Orchidaceae)



Espiguillas plurifloras de *Bromus catharticus*



Esquema de espiguilla



Espiguilla o espícula: es la inflorescencia elemental de las gramíneas o poáceas. Presenta en la base dos glumas o brácteas, luego siguen los antecios dispuestos dísticamente. Cada antecio está constituido por la lemma o bráctea tectriz, y la pálea o profilo que encierran a la flor constituida por las lodículas, el androceo y el gineceo. Las lodículas representarían al perianto, generalmente son 2, pero en algunos géneros como *Stipa* hay tres. La interpretación de la espiguilla es controvertida, sin embargo la morfología de la pálea, biaquillada, apoya la interpretación de que representa el profilo adosado de las monocotiledóneas. La flor sería haploclamídea (Weberling & Schwentes, 1987).

Bromus catharticus presenta espiguillas grandes, plurifloras, dispuestas en racimos.

Amento: tipo especial de espiga, en el que el eje principal es blando y péndulo :*Salix*, nogal.

Espádice: espiga con el raquis grueso, la bráctea que acompaña a la inflorescencia se denomina espata y está muy desarrollada: *Zantedeschia aethiopica* (cala), *Anthurium spp.*

Amentos *Quercus velutina*



Espádice *Anthurium x ferrierense*



Capítulo: relacionado con el espádice, con el eje muy corto y dilatado, formando un receptáculo común. En su base hay un involucro compuesto por numerosas brácteas o hipsófilos. La bráctea tectriz de cada flor recibe el nombre de pálea.

Es la inflorescencia característica de la familia Compositae (Asteraceae). El girasol, *Helianthus annus,* los crisantemos, las margaritas, pertenecen a esta familia.

Capítulo
Helianthus annuus (girasol)



Corte transversal del capítulo de *Helianthus annuus*



Umbela de *Nothoscordum inodorum.*

Umbela: deriva del racimo, con entrenudos muy acortados y brácteas arrosetadas formando un involucro. Todas las flores tienen pedicelo de igual longitud y aparentan salir de un mismo punto (*Nothoscordum*, *Primula*, *Allium*).



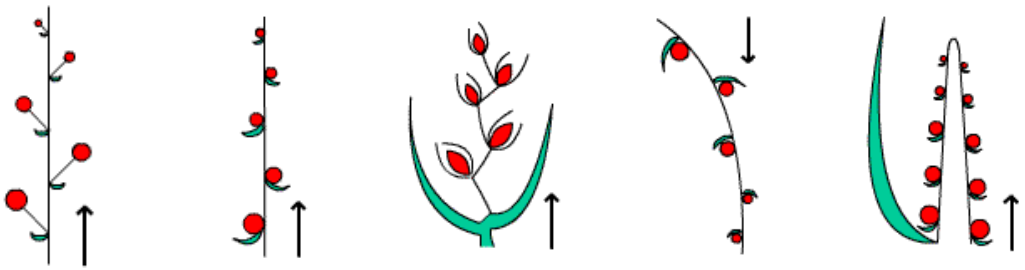
Corimbo de *Spiraea cantoniensis* ,coronita de novia

Corimbo:
Semejante a un racimo, con los pedicelos florales de longitud variable, los inferiores más largos y se acortan a medida que se acercan al ápice, de manera que todas las flores quedan a la misma altura (*Spiraea cantoniensis*, coronita de novia; *Prunus*, algunas Brasicáceas).

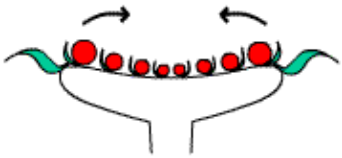


Inflorescencias simples

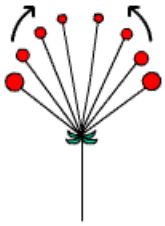
Racimo Espiga Espiguilla Amento Espádice



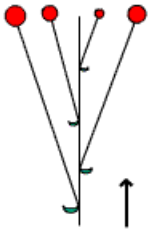
Capítulo



Umbela



Corimbo



Tema 5.6: INFLORESCENCIAS COMPLEJAS

El eje principal presenta inflorescencias parciales en la axila de las brácteas en lugar de flores. A su vez estas inflorescencias parciales pueden presentar un mayor o menor número de ramas laterales floríferas.

Inflorescencias parciales monopodiales o racemosas

1) Dibotrios

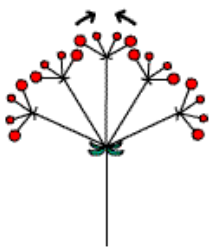
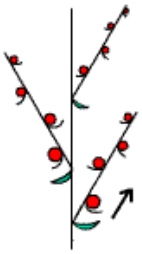
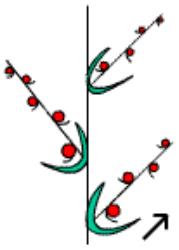
Racimo doble: leguminosas, *Peltophorum dubium* (ivirá-pitá).
Espiga doble: gramíneas, *Hordeum*
Umbela doble: umbelíferas, *Daucus*

Racimo doble en *Senna pendula,* yerba del burro

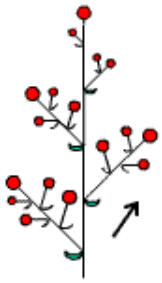


Umbela doble en *Foeniculum vulgare,* hinojo



Inflorescencias complejas			
Dibotrios			
Umbela doble	Racimo doble	Racimo de espigas	Espiga doble o espiga de espiguillas
			

Panícula o panoja



2) **Panícula o panoja**: es un caso especial de racimo doble, con ejes cerrados y con inflorescencias parciales complejas botrioides o monopodiales en la base, simplificadas hacia el ápice (disminuyen en número de flores y ramas). Puede ser alterna, como en *Vitis* o decusada (*Syringa)*.
Según su aspecto puede llamarse panícula racimosa, umbeliforme, corimbiforme (*Sambucus nigra*, Poáceas*)*.

Tema 5.7: Inflorescencias parciales simpodiales o cimosas

Cimoides: desarrollan 1 o 2 inflorescencias parciales en la axila de los profilos, inmediatamente por debajo de la flor terminal. Dichas inflorescencias pueden ser monocasios o dicasios.

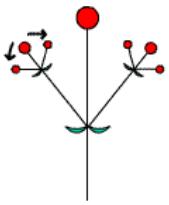
Dicasio terminal: los dos profilos son fértiles, se forman 2 inflorescencias parciales, cada una de las cuales repite el comportamiento del eje terminal (muchas Caryophyllacea*; Dianthus caryophyllus,* clavel; Apocynaceae, jazmines).

Dicasio

Begonia



Esquema



Ejemplar herborizado de *Eryngium*



Monocasios: sólo un profilo es fértil. Según la disposición de las ramas en el espacio pueden distinguirse en cimas escorpioides (ramas todas a un lado del eje principal) y cimas helicoides (ramas en distintas direcciones con respecto al eje principal).

Cuando la flor tiene **dos profilos** (dicotiledóneas y ciertas monocotiledóneas) tenemos:

Cincino (cima escorpioide): por desarrollo alternativo de los primordios situados en la axila de los profilos derecho e izquierdo; las ramas se disponen en zigzag, en dos filas, a un mismo lado del eje madre (*Silene, Saxifraga, Borago).*

Bóstrix: cuando sólo los profilos derechos o izquierdos son fértiles, las ramas quedan en distintos planos dispuestas helicoidalmente (cima helicoide), también a un mismo lado del eje madre (*Hypericum, Beta, Hemerocallis*).

Cincino

Borago officinalis borraja



Cuando hay un **único profilo** situado entre el eje madre y el eje lateral (como en la mayoría de las monocotiledóneas y algunas dicotiledóneas), las ramas sucesivas se disponen en el plano medial.
Tenemos dos casos:

Flabelo o ripidio: ramas alternativamente a derecha e izquierda del eje madre (cima helicoide): Iris. En muchas monocotiledóneas puede ocurrir que el profilo no es estrictamente adaxial, y el monocasio resultante se parece al bóstrix, las ramas no se disponen en el mismo plano. Las inflorescencias umbeliformes de las Amaryllidaceae probablemente derivan por condensación de este tipo de cima (Dahlgren *et al.* 1985).

Drepanio: las ramas se ubican del mismo lado del eje madre (cima escorpioide): *Juncus bufonius*. Cada rama consecutiva procede de la axila de una segunda hoja, opuesta al profilo adosado (Weberling & Schwantes, (1987).
Los monocasios son difíciles de reconocer porque existen formas intermedias, y a lo largo de la misma inflorescencia, la disposición puede alternar entre cincino y bóstrix.

Monocasios

Flor terminal con dos ejes desarrollados (diagramas y cortes transversales)

Cincino

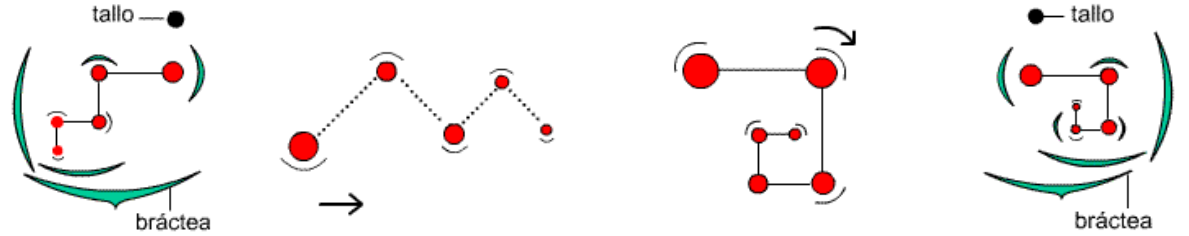
Esquema de corte transversal

Diagrama

Bóstrix

Diagrama

Esquema de corte transversal



Flor terminal con un solo profilo adosado

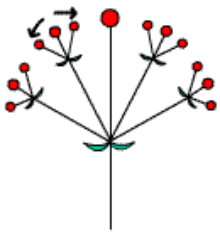
Drepanio

Ripidio o flabelo



Pleiocasios. Tres o más inflorescencias parciales dispuestas en un verticilo debajo de la flor terminal. Ejs.: *Sedum*, *Sempervivum*, *Cornus*. Los ciatios de muchas especies de *Euphorbia* son pleiocasios, que a su vez se agrupan en dicasios o pleiocasios. Ejs: *Euphorbia pulcherrima*, estrella federal.

Pleiocasio



Cissus sp.

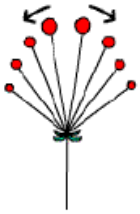


Pseudo-umbela. Es un cimoide o pleiocasio modificado, con ejes muy acortados y flores pediceladas. Ejs: *Pelargonium*, *Asclepias*.

Pelargonium hortorum (malvón)



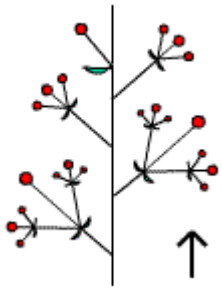
Pseudoumbela



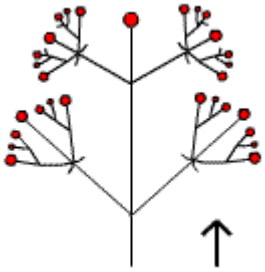
Tirso. Las inflorescencias parciales son dicasios o monocasios. Puede ser abierto o cerrado, decusado o alterno. Según su aspecto puede denominarse tirso racemiforme, espiciforme, corimbiforme. Según Rúa (1999) el tirso es un racimo de cimas. También hay pleiotirsos. Ejs.: *Jacaranda mimosifolia*, *Mangifera indica*, *Ruellia ciliatiflora*.
Solanum chacoense presenta un tirso cerrado con inflorescencias parciales alternas cincinadas.

Tirso

Tirso abierto



Tirso cerrado



Tirso abierto en *Jacaranda mimosifolia*



Inflorescencia parcial: dicasio

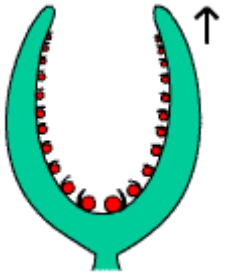


Tirso abierto en *Mangifera indica*



Sicono. Complejo de cimas muy contraidas dispuestas sobre un receptáculo cóncavo, piriforme. Ej.: *Ficus*.

Sicono

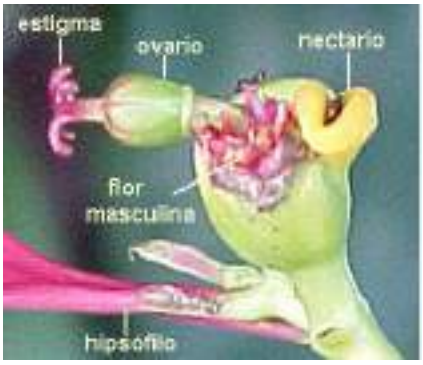


Sicono de *Ficus sp.*

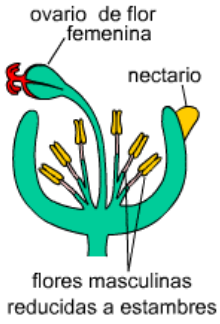


Ciatio: es la inflorescencia que caracteriza al género *Euphorbia*. Está constituido por una flor femenina central, pedicelada, desnuda, reducida al gineceo, con ovario tricarpelar. Alrededor se encuentran 5 grupos de flores masculinas pediceladas, desnudas, dispuestas en cincinos, cada una constituida por un estambre articulado sobre el pedicelo. Este conjunto de flores se halla rodeado por cinco brácteas que son las cinco hojas tectrices de las inflorescencias masculinas. Las brácteas son concrescentes, formando una especie de copa, que presenta uno a cuatro nectarios en la unión entre las mismas.
Esta inflorescencia puede confundirse fácilmente con una flor hermafrodita, razón por la cual constituye un pseudanto.

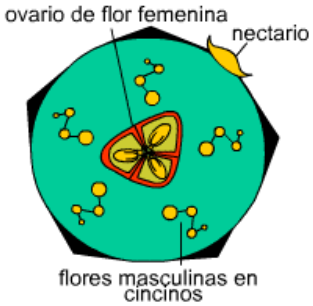
Ciatio de *Euphorbia pulcherrima* (estrella federal)



Ciatio

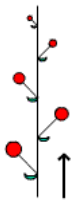


Corte transversal de ciatio mostrando las flores masculinas dispuestas en cincinos

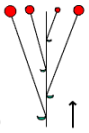


Tema 5.8: Clave para determinar tipo de Inflorescencias

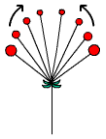
A. Una flor en la axila de cada bráctea del eje principal:
.....**INFLORESCENCIAS SIMPLES O BOTRIOS**
B. Flores pediceladas.
C. Pedicelos dispuestos a lo largo del eje florífero, a intervalos más o menos regulares
D. Pedicelos más o menos de igual longitud



.....**Racimo**
DD.Pedicelos más cortos a medida que se aproximan al ápice, de manera que todas las flores quedan a la misma altura

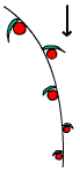


…….....**Corimbo**
CC. Pedicelos dispuestos en el extremo del eje florífero, divergentes como los radios de una sombrilla



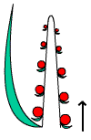
…….....**Umbela**

BB. Flores sésiles
E. Eje florífero alargado
F. Eje florífero delgado
G. Eje florífero o raquis primario péndulo, flexible; comúnmente flores diclinas



…….....**Amento**
GG. Eje florífero o raquis primario erguido

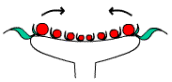
H. Eje florífero grueso
I. Inflorescencia protegida por una bráctea envolvente; generalmente flores diclinas



……....**Espádice**
II. Inflorescencias no protegidas por una bráctea envolvente; flores muy pequeñas en la axila de brácteas leñosas



…….....**Estróbilo**
EE. Eje florífero dilatado en el extremo en forma de disco, formando un receptáculo común sobre el cual se insertan las flores

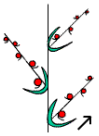
…….....**Capítulo** 

AA. Una inflorescencia parcial en la axila de cada bráctea del eje principal, en lugar de flores, ramificación monopodial o simpodial.....**INFLORESCENCIAS COMPLEJAS**

- ***Inflorescencias parciales monopodiales (racemosas)***

J. Ejes abiertos, sin flor terminal (Dibotrios)

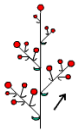
Inflorescencias parciales sésiles con flores sésiles

…….....**Espiga Doble o Espiga de espiguillas** 

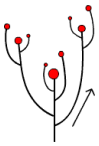
K. Inflorescencias parciales pediceladas con flores sésiles o pediceladas

JJ. Ejes cerrados, terminados en una flor

N. Flor terminal del eje principal no superada por los ejes laterales inferiores cerrados; forma piramidal, ramas inferiores más complejas

.....**Panícula** 

NN. Flor terminal del eje principal superada por los ejes laterales inferiores

.....**Antela** 

- ***Inflorescencias parciales simpodiales (cimosas)***

O. Eje principal no dilatado en el extremo

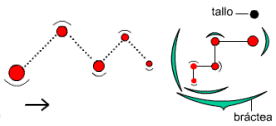
P. Eje principal cerrado, inflorescencias parciales una o varias, dispuestas en un verticilo

Q. Una o dos inflorescencias parciales desarrolladas debajo de la flor terminal (**CIMOIDES**)

R. Una sola inflorescencia parcial desarrollada debajo de la flor terminal (**Monocasios**)

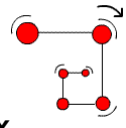
S. Flor terminal con dos profilos desarrollados (Dicotiledóneas)

T. Ramas sucesivas desarrolladas alternativamente en las axilas de los profilos derecho e izquierdo; ejes dispuestos en dos planos o filas

…….....**Cincino** → 

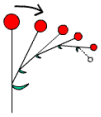
TT. Ramas sucesivas desarrolladas en las axilas de los profilos derechos o en las de los izquierdos;

U. Ejes situados en distintos planos

…….....**Bóstrix** 

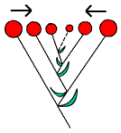
UU. Flor terminal con un profilo adosado de orientación adaxial (Monocotiledóneas); ejes dispuestos en un solo plano

V. Ramas sucesivas siempre sobre el mismo lado del eje primario



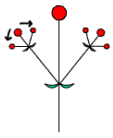
…….....**Drepanio**

VV. Ramas sucesivas a uno y otro lado del eje primario



.....**Ripidio**

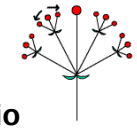
RR. Dos inflorescencias parciales desarrolladas debajo del eje principal



.....**Dicasio**

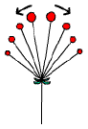
QQ. Tres o más inflorescencias parciales dispuestas en un verticilo debajo de la flor terminal

W.Ejes laterales desarrollados



.....**Pleiocasio**

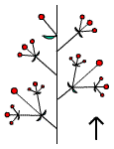
WW. Ejes laterales muy contraídos, flores pediceladas



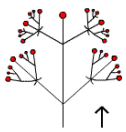
…….....**Pseudoumbela**

PP. Eje principal abierto o cerrado, con varias inflorescencias parciales desarrolladas (dicasios o monocasios), dispuestas a lo largo del eje

….....**Tirso abierto**

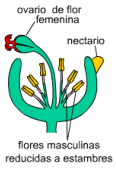


Tirso cerrado



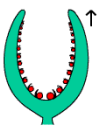
OO. Eje principal dilatado, formando un receptáculo común; flores diclinas

X. Receptáculo común redondeado, macizo; flores protegidas por un involucro formado por cinco brácteas concrescentes



.....**Ciatio**

XX. Receptáculo común globoso o piriforme, hueco; flores dispuestas en la cavidad.



.....**Sicono**

Glosario

Adnatas: sinónimo de adherente o concrescente; la adherencia a de ser íntima, de nacimiento.

Adosado: órganos arrimados o apoyados por su dorso contra otros.

Bráctea: hoja situada en la proximidad de las flores, distinta por su forma, color, consistencia o tamaño de los nomófilos y de los antófilos.

Concrescencia: órganos o partes orgánicas que, pudiendo hallarse separadas, están congénitamente unidas, como los pétalos de las flores gamopétalas

Especular: que existe simetría, con respecto a un determinado plano, como la imagen de un espejo.

Fecundación: fusión de dos gametos; su resultado es la formación de una cigota diploide.

Glandular: propio de la glándula o relativo a ella, que es capaz de acumular o expeler secreciones.

Hipertrofia: aumento de volumen de los tejidos, sin multiplicación celular.

Inervado: que está dotado de nervios.

Intrusivas: crecimiento por intrusión entre otros elementos.

Involucelos: en las umbelas compuestas, involucro de las umbélulas.

Involucro: conjunto de brácteas que, hallándose próximo a las flores, las rodea o envuelve en mayor o menor grado.

Piriforme: de forma parecida a la de una pera.

Pseudanto: se llama así a la inflorescencia cuando por la manera de disponerse en ella las flores tiene la apariencia de una sola flor.

Saco embrionario: conjunto de siete células y ocho núcleos que constituye una de las generaciones del ciclo vital de las angiospermas (gametofito femenino).

Tapete tegumentario: capa de células de estructura glandular situada en el tegumento interno del óvulo.

Tectriz: que cubre o protege de algún modo.

Unitégmico: que tiene un solo tegumento.

Verticilos: conjunto de dos o más filomas, sépalos, pétalos, etc. que se insertan en el mismo nudo

Bibliografía

Anton de Triquell, A.M. 1987. Grass Gametophytes: Their Origin, Structure, and Relation with the Sporophyte Grass Systematics and Evolution. Smithsonian Institut. Press.,11-20.

Busri, N.G., P.Chapman & J.Greenham. 1993.The embellum. A newly defined structure in the grass ovule Sexual Plant Reproduction 6:191-198.

Dahlgren, **R.M.T., H.T.Clifford & P.F.Yeo.** 1985. The families of the Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag.

Freeman, D.C., E.D. McArthur & K.T. Harper. 1984. The adaptive significance of sexual lability in plants using Atriplex canescens as a principal example. Ann. Missouri Bot. Gard. 71:265-277.

Goebel, K. 1933. Organographie der Pflanzen. Dritter Teil. Jena, Gustav Fischer.

Gonzalez, A. M. 2000. Tesis doctoral: Estudios Anatómicos en los géneros *Piriqueta y Turnera (*Turneraceae*)*. Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.

Rúa, G.H. 1999. Inflorescencias: bases teóricas para su análisis.Soc.Arg.Bot. Bs.As.100 págs.

Takhtajan, A.1991. Evolutionary Trends in Flowering Plants. Columbia University Press.

Tomlinson, P.B., J.E. Braggins & J.A. Rattenbury. 1991. Pollination drop in relation to cone morphology in Podocarpaceae: a novel reproductive mechanism. Amer.J.Bot. 78:1289-1303.

Tomlinson P.B. 1992. Aspects of Cone Morphology and Development in Podocarpaceae (Coniferales). Internat. J. Pl. Sci. 153: 572-588.

Umeda A., R. Imaichi & M. Kato. 1994. Ovular development and morphology of the outer integument of Magnolia grandiflora (Magnoliaceae). Amer.J. Bot. 81:361-367.

Venturelli M. & F. Bouman. 1986. Embryology and seed development in *Mayaca fluviatilis* (Mayacaceae). Acta Bot. Neerl. 35(4): 497-516.

Weberling, F.& H.O. Schwantes. 1987. Botánica Sistemática. Eds. Omega, Barcelona. 370 págs.

Tema 6: Fruto

Tema 6.1: Fruto. Características generales

Momordica charantia, fruto desarrollado de una flor con ovario ínfero



En sentido estricto el fruto es el ovario transformado y maduro después de la fecundación.

Los pétalos poseen una zona de abcisión en su base y se desprenden muy rápidamente de la flor. Por el contrario, los sépalos permanecen a menudo en su lugar. Los estambres se marchitan y caen, aunque pueden persistir más o menos largo tiempo alrededor del fruto

El tubo floral o el receptáculo pueden volverse carnosos como ocurre en muchas Rosáceas (manzana, pera, frutilla).

Fruto de *Fragaria vesca*, frutilla



En el caso de los frutos derivados de ovario ínfero, la porción extracarpelar recibe el nombre de **clamidocarpo.**
En un cierto número de especies, otras partes de la flor o de la inflorescencia se asocian al gineceo para producir el fruto. Cuando las partes de la flor que persisten en el fruto no son concrescentes con él se llaman **induvias**.

El cáliz puede acompañar al fruto en su desarrollo, como por ejemplo en *Physalis,* donde es acrescente formando una envoltura inflada.
El perigonio puede volverse carnoso como en las moras (*Morus*), donde constituye la parte comestible.

Physalis peruviana



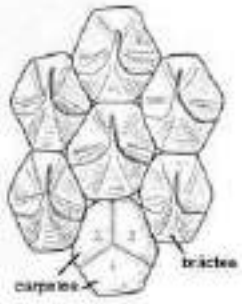
Morus nigra, mora



Las brácteas también pueden formar parte del fruto como en la nuez del roble (*Quercus robur*) y el avellano (*Corylus avellana*). Pueden participar las ramas de la inflorescencia como en el palito dulce (*Hovenia dulcis*), o el pedúnculo como en el fruto del cajú, *Anacardium occidentale*. La "castaña de cajú" que se consume tostada, es la semilla; el pedúnculo carnoso es comestible cuando fresco, se utiliza en Brasil para elaborar dulces, jugos, helados y licores.

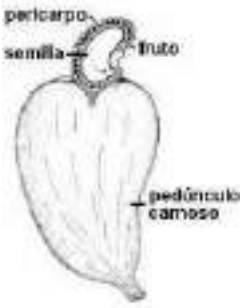
Ananas sativa, ananá, fruto politalámico con brácteas persistentes





Anacardium occidentale, cajú





En el crecimiento del ovario para formar un fruto intervienen las hormonas de crecimiento: auxina o ácido indolacético, giberelinas, citocininas, etileno. La auxina es formada por el grano de polen y por el óvulo fecundado. La mayoría de los frutos implican la formación de semillas, pero ciertas plantas pueden producir frutos sin que ello ocurra. Estos frutos se llaman **partenocárpicos**: bananas, higos, naranjas de ombligo. El fenómeno se debe a que se forman hormonas de crecimiento espontáneamente o a consecuencia de la polinización que actúa como estímulo. Se ha logrado producir melones, ananás y tomates sin fecundación previa con la inyección de auxinas al ovario.

PARED DEL FRUTO

En sentido estricto, el **pericarpo** es la pared del ovario; en sentido amplio puede abarcar también los tejidos extracarpelares asociados. Para salvar esa diferencia Katherine Esau utiliza la expresión "pared del fruto".
Con sentido descriptivo, y sin relación con la ontogenia, se pueden utilizar los siguientes términos: **exocarpo**, **mesocarpo** y **endocarpo**.

El exocarpo o epicarpo comprende la epidermis solamente, o la epidermis y los tejidos subyacentes.
La superficie puede tener aspectos muy distintos:
1. lisa en *Capsicum annuum,* pimiento o *Prunus avium*, cereza.
2. pruinosa (con ceras) en *Vitis vinifera,* vid y *Prunus domestica,* ciruela.
3. pilosa como en *Prunus persica*, durazno.
4. con pelos ganchosos o espinas ganchosas como en *Desmodium* y *Melilotus*
5. espinas como en *Datura ferox*, chamico.

Tipos de exocarpo

liso en el guapurú



pruinoso en la ciruela



piloso en el durazno

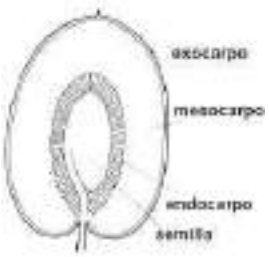


espinoso en *Triumfetta sp*.



El mesocarpo puede ser escaso como en los frutos secos, o carnoso como en *Prunus persica* o en la berenjena, *Solanum melongena*.
El endocarpo puede ser carnoso como en la uva (*Vitis vinifera*), apergaminado como en las vainas de las arvejas, pétreo como en la aceituna (*Olea europaea*), con pelos jugosos como en los frutos cítricos (*Citrus spp.*)

Endocarpo pétreo (carozo) en *Olea europaea,* aceituna





Endocarpo con pelos pluricelulares jugosos en *Citrus limon*





La **consistencia** de la pared del fruto determina la asociación de los frutos en dos grupos básicos:
1) Secos, con pericarpo de estructura semejante al episperma. Pueden ser indehiscentes o dehiscentes, unispermos o con varias semillas. En el caso de los frutos indehiscentes los tegumentos del óvulo en su mayor parte desaparecen o se funden con el pericarpo.

Frutos secos		
Sámara: *Tipuana tipu,* tipa	**Cápsula:** *Aspidosperma quebracho-blanco,* quebracho blanco	**Legumbre indehiscente** *Acacia aroma*
		

2) Carnosos, en ellos interviene el pericarpo y a veces tejidos extracarpelares y también placentas. Son filogenéticamente más nuevos. Pueden tener cáscara (histológicamente diferenciada) como la naranja, o no tenerla como el tomate.

Frutos carnosos			
Pomo: *Malus sylvestris,* manzana	**Baya:** *Persea americana,* palta	**Hesperidio:** *Citrus aurantium,* naranja	**Drupa:** *Olea europea,* aceituna
			

Tema 6.2: Dehiscencia del Fruto

Es el proceso de apertura espontánea del fruto para dejar salir las semillas.
La dehiscencia puede producirse a través de orificios circulares o poros, o por medio de rajaduras longitudinales o transversales. Se distinguen distintos tipos:

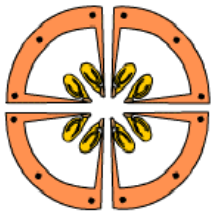
Tipos de dehiscencia



- Sutural simple o ventricida: el fruto se abre a lo largo de la sutura carpelar. Ej.: folículo.



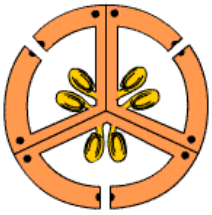
- Sutural doble: el fruto se raja longitudinalmente a lo largo de la sutura carpelar y además a lo largo de la vena media. Ej.: vaina o legumbre de las Leguminosas.



- Septicida: cuando la apertura ocurre por separación de las paredes carpelares que forman los septos, es decir los tabiques que separan los lóculos en frutos derivados de ovarios con placentación axilar. Ej.: *Colchicum, Martynia*

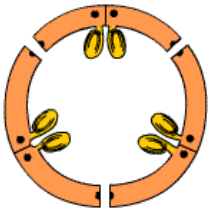
- Loculicida (dorsicida): la rajadura se produce a lo largo de la vena media de los carpelos. Puede darse en frutos uniloculares (Turneraceae, Violaceae) o pluriloculares (*Allium*, *Cupania*, Amaryllidáceas, Iridáceas). El fruto puede permanecer entero o se fragmenta en valvas, correspondiendo cada una a las mitades de dos carpelos contiguos; cuando la placentación es axilar, cada valva presenta el septo en su parte media.

Dehiscencia loculicida ovario trilocular

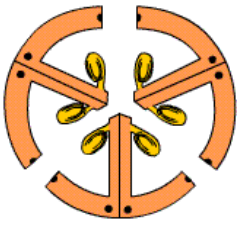


Fruto fragmentado en valvas

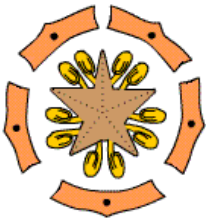
Ovario unilocular



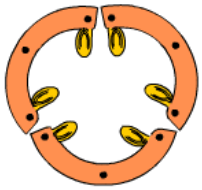
Ovario trilocular



- Septífraga: cuando la rotura tiene lugar en los septos, sobre planos paralelos al eje del fruto. Las porciones internas y las semillas quedan unidas a una columna axial. Ej.: *Cedrela.*

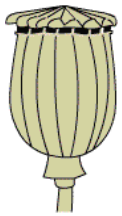


- Placenticida: cuando el fruto se raja a lo largo de la parte media de las placentas. Ej.: *Gentiana*.



- Placentífraga: cuando el fruto se abre por medio de dos hendiduras paralelas, muy próximas a las placentas, como sucede en la silicua de las Brasicáceas.

- **Poricida o foraminal**: implica la formación de orificios para salida de las semillas. Ej.: *Antirrhinum majus*, conejito; *Papaver somniferum,*. amapola

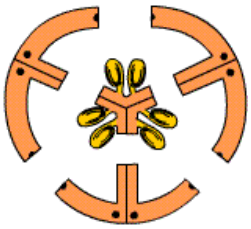


- **Circuncisa o Transversal**: cuando se produce la separación de la parte apical de la pared del fruto a lo largo de una rotura transversal que afecta a todos los carpelos (pixidio). Ej.: *Portulaca*, verdolaga.
- **Biscida**: cuando se combinan dos tipos de dehiscencia, como septicida y septífraga como en las cápsulas de *Rhododendron; l*oculicida y septífraga, como en las cápsulas de ovario ínfero de *Belamcanda*
- **- Dental**: cuando se forman algunos dientes por separación de una porción apical de los carpelos. Ej.: *Caryophyllaceae, Silene italica.*

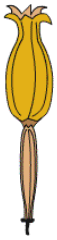
Circuncisa



Biscida



Dental



Tema 6.3: Clasificación de Frutos Dehiscentes

La clasificación que usamos es la de Weberling y Schwantes (1987), con algunas modificaciones. Los **frutos monotalámicos** provienen de una sola flor; los que provienen de dos o más flores unidas se llaman múltiples o **politalámicos**.

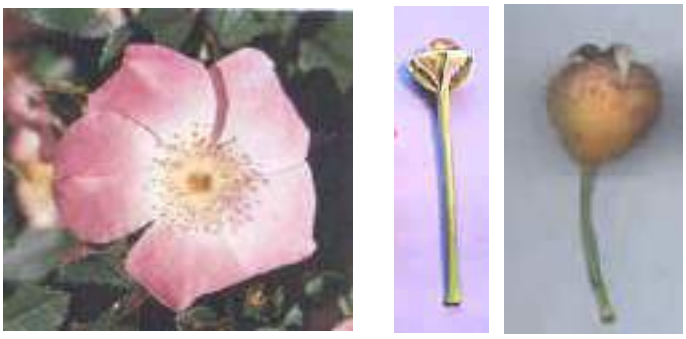
Entre los **monotalámicos** se distinguen :

- **frutos simples**, formados a partir de gineceos unicarpelares o sincárpicos y
- **frutos colectivos o agregados**, provenientes de gineceos apocárpicos.

Capsicum frutescens, ají picante. Flor de ovario sincárpico, fruto derivado: baya



Rosa sp. Flor de ovario apocárpico y fruto derivado: cinorrodon, joven y maduro



Morus nigra, morera. Inflorescencia femenina y fruto politalámico derivado: drupa múltiple





Otros caracteres que se toman en cuenta para la clasificación natural de los frutos son la estructura del gineceo (número de carpelos, posición del ovario), la textura del pericarpo (seco o carnoso), el tipo de dehiscencia. También se tiene en cuenta la relación que mantienen los carpelos entre sí durante el desarrollo progresivo del fruto, por ejemplo en el caso de los frutos esquizocárpicos.

Los tipos de fruto de importancia agronómica, son**: Aquenio, Nuez, Cariopse, Sámara, Legumbre indehiscente, Geocarpo, Lomento, Cápsula, Legumbre, Pomo, Baya, Pseudobaya, Pepónide, Drupa, Hesperidio, Conocarpo, Sorosis, Sicono.**

CLASIFICACIÓN DE FRUTOS: grandes grupos

- Frutos **monotalámicos** provienen de una sola flor
  - frutos **simples**, formados a partir de gineceos unicarpelares o sincárpicos
    - **secos**
      - **dehiscentes**
      - **indehiscentes**
    - **carnosos**
  - frutos **colectivos** o agregados, provenientes de gineceos apocárpicos
- Frutos politalámicos (o múltiples) provienen de la unión de dos o más flores

FRUTOS MONOTALÁMICOS
FRUTOS SIMPLES SECOS
DEHISCENTES

Folículo de *Grevillea robusta,* roble sedoso

Folículo de *Asclepias nigra* (dibujo de Mirbel (1815)

1. **Folículo**: se forma a partir de un gineceo súpero, unicarpelar, dehiscencia **longitudinal simple**, a lo largo de la sutura carpelar, uni o pluriseminado.





Legumbre de *Glycine max*, soja



2. **Legumbre o vaina**: originado a partir de un ovario unicarpelar, **dehiscencia longitudinal doble**, a lo largo de la vena media del carpelo y a lo largo de la sutura ventral. Ej.: *Parapiptadenia rigida,* angico

3. **Cápsula**: se forma a partir de un ovario súpero, formado por dos o más carpelos, con dehiscencia **septicida**, **loculicida**, **septífraga**, **placentífraga**, **poricida** o **dental**.

Gossypium hirsutum. Cápsula abierta, dehiscencia loculicida



Pericarpo de la cápsula del algodonero separado en 4 valvas



Papaver somniferum, amapola. Cápsula con **dehiscencia poricida**



Silene sp. Cápsula con **dehiscencia dental**



Cedrela tubiflora, cedro misionero. Cápsula con dehiscencia **septífraga**





Portulaca sp.

Cápsula con el opérculo (2 mm)



Cápsula dehiscente



3a. **Pixidio**:

cápsula de dehiscencia **circuncisa u operculada.**

Ej.: *Portulaca oleracea,* verdolaga

3b. **Cápsula de ovario ínfero** (diplotegia): la que proviene de una flor con dicho tipo de ovario. Ej.: *Eucalyptus* (**dehiscencia dental**)*, Belamcanda chinensis* (**dehiscencia loculicida** y **septífraga**)*, Aristolochia sp.* (**dehiscencia septicida**).

Eucalyptus sp.



Belamcanda chinensis



Aristolochia sp.



4. **Silicua**: fruto alargado, se origina a partir de un ovario formado por dos carpelos soldados entre sí, con placentación parietal, y un falso tabique llamado replum de origen placentario. La dehiscencia es **placentífraga**. Ej.: *Cardamine*.

4a.**Silícula**: con las mismas características, pero el fruto es tan largo como ancho.
Ej.: *Iberis*, *Lunaria.*

Silicua de *Sisymbrium*



Lunaria annua, moneda del papa

Silícula, aún indehiscente



Silicua con las valvas desprendidas



Dibujo de Parodi(1978)

5. **Esquizocarpo**: fruto pluricarpelar, originado de un ovario sincárpico, que al llegar a la madurez se descompone en porciones llamadas mericarpos, que pueden ser los carpelos o partes de los mismos.

Abutilon umbelliflorum

Conjunto de esquizocarpos con sus cálices persistentes.



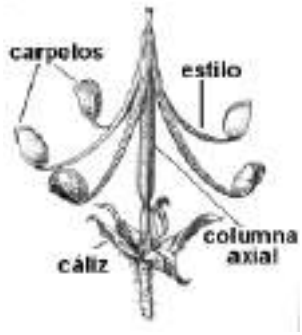
Esquizocarpo formado por 10 mericarpos plurispermos, dehiscentes.



5a. **Regma**: Fruto esquizocárpico procedente de un gineceo en el cual todos los estilos se sueldan en un solo cuerpo. A la madurez y debido a tensiones higroscópicas, los carpelos se separan, cada uno con su estilo persistente, se abren y catapultan las semillas.

Regma de *Geranium*





Dibujo de Font Quer (1970)

Brachychiton populneum, braquiquito, plurifolículo esquizocárpico. Los carpelos se separan tempranamente durante el desarrollo del fruto originando cada uno un folículo plurispermo.





Tema 6.4: Clasificación: Frutos simples secos indehiscentes

- frutos monotalámicos provienen de una sola flor
  - frutos **simples**, formados a partir de gineceos unicarpelares o sincárpicos
    - **secos**
      - dehiscentes
      - **indehiscentes**
    - carnosos
  - frutos colectivos o agregados, provenientes de gineceos apocárpicos

- frutos politalámicos (o múltiples) provienen de la unión de dos o más flores

8. Aquenio: ovario súpero, pericarpo sin alas, consistente, una semilla separada del pericarpo. Ej.: Ranunculaceae, Polygonaceae. Variantes:

8a. Utrículo: aquenio con pericarpo tenue. Ej.: *Carex, Fagopyrum esculentum.*
8c. Aquenio de ovario ínfero (**Cipsela)**: envuelto por tejido extracarpelar: el tubo floral; más de un carpelo, pericarpo papiráceo o esclerificado; el cáliz persistente constituye el vilano. Ej.: *Lactuca sativa,* lechuga*; Taraxacum officinale,* panadero

Aquenio de ovario ínfero de *Helianthus annuus* (girasol) tamaño natural: 1 cm de longitud



Corte longitudinal de una porción del capítulo del girasol, con frutos jóvenes.



9. Cariopse o cariópside: ovario súpero, una semilla adosada al pericarpo. Fruto típico de los cereales como el trigo y el maíz.

Cariopse de *Zea mays*

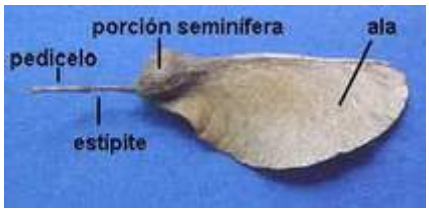


Cariopse de trigo, *Triticum sp.*



10. Sámara: ovario súpero, pericarpo con alas.

Sámara de *Tipuana tipu,* tipa.



10a. Disámara: fruto esquizocárpico de dos carpelos, a la madurez se separa en dos mericarpos alados. Ej.: arce.

10b. Trisámara: fruto esquizocárpico, 3 carpelos, pericarpo alado.

Disámara de *Acer* sp., arce



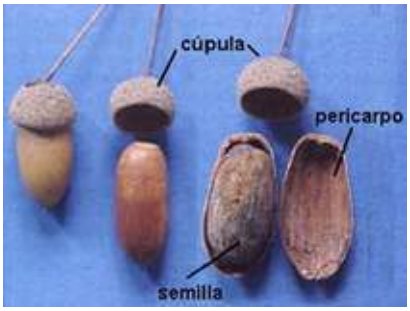
Trisámara de *Serjania glabrata,*





11. Nuez: proveniente de un ovario ínfero, pluricarpelar. Se desarrolla sólo un carpelo, los otros degeneran, el pericarpo es completamente esclerenquimático, semilla grande, única. Ej.: avellana, *Corylus avellana.*

Nuez de *Quercus robur* (roble) con una cúpula originada por la fusión de brácteas involucrales.



12. Legumbre indehiscente: proveniente de un ovario súpero, unicarpelar, pluriseminado. El fruto tiene maduración aérea.

12a. Geocarpo: es una legumbre indehiscente de maduración subterránea.

Enterolobium contortisiliquum, timbó



Arachis hypogaea, maní



13. Lomento: legumbre indehiscente, pluriseminada, con tabiques transversales que permiten la desarticulación del fruto en artejos uniseminados.

Lomentos de *Mimosa pellita*

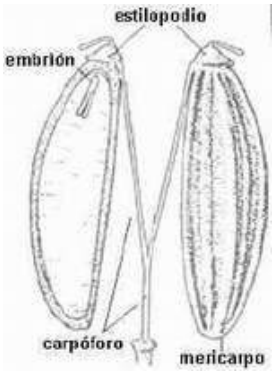


Lomentos de *Desmodium incanum,* pega-pega (tamaño natural 3-4 cm long.)



14. Cremocarpo: fruto esquizocárpico, con un eje llamado carpóforo dividido en el ápice en dos ramas de las que cuelgan los dos mericarpos a la madurez. Ej.: eneldo, *Anethum graveolens*.
15. Balaústa: fruto proveniente de ovario ínfero, pericarpo coriáceo, carpelos dispuestos en dos estratos, semillas con episperma jugoso.

Cremocarpo de *Carum (Umbelliferae / Apiaceae)*



Esquema de Font Quer(1970)

Balaústa: granada, *Punica granatum*



Tema 6.5: Clasificación: Frutos Simples Carnosos

- frutos monotalámicos provienen de una sola flor
  - frutos **simples**, formados a partir de gineceos unicarpelares o sincárpicos
    - secos
    - **carnosos**
  - frutos colectivos o agregados, provenientes de gineceos apocárpicos

- frutos politalámicos (o múltiples) provienen de dos o más flores unidas

16. Baya: deriva de un ovario súpero, se caracteriza por el pericarpo carnoso-jugoso. Ej.: uva, *Vitis vinifera*. En el tomate las placentas proliferan llenando los lóculos con un tejido carnoso que envuelve totalmente las semillas, y luego sufre degeneración mucilaginosa.

Baya de *Lycopersicum esculentum,* tomate, entera y en corte transversal





Actinidia chinensis, kiwi, baya con semillas negras de placentación axilar.



Carica papaya, mamón, baya con semillas negras de placentación parietal



17. Pseudobaya: se diferencia de la anterior por proceder de un ovario ínfero. El receptáculo es más consistente que los carpelos. Ej.: banana

Pseudobaya: *Musa paradisiaca,* banana (Musaceae)

Flores de ovario ínfero.



Frutos inmaduros



Fruto maduro en corte transversal, entero y en corte longitudinal



18. Baya dehiscente: varios carpelos, pericarpo carnoso, dehiscencia elástica por fuerzas de turgencia distintas en las capas internas y externas. Ejs.: *Cyclanthera*, *Momordica charantia.*

19. **Pepónide**: baya derivada de un ovario ínfero, propia de la familia Cucurbitáceas. No se distingue la pared del ovario de los tejidos extracarpelares aparentemente de origen apendicular (no hay haces invertidos). Epicarpo endurecido en mayor o menor grado. Los márgenes de los carpelos se han incurvado primero hacia el centro (centrípetamente) y luego hacia el exterior (centrífugamente), de manera que cada lóculo queda dividido. Las placentas también se curvan y extienden centrípetamente, los óvulos quedan como incrustados en el tejido de origen carpelar que llena el lóculo

Variaciones: el epicarpo puede ser herbáceo, y presentar epidermis con cutícula y estomas; el tejido subepidérmico puede ser parenquimático, colenquimático o esclerenquimático. Durante la maduración del fruto, los cloroplastos se transforman en cromoplastos. El mesocarpo es parenquimático, puede permanecer o se desgarra dejando una cavidad central como ocurre en el melón. En la esponja vegetal, *Luffa cylindrica*, el mesocarpo es fibroso.

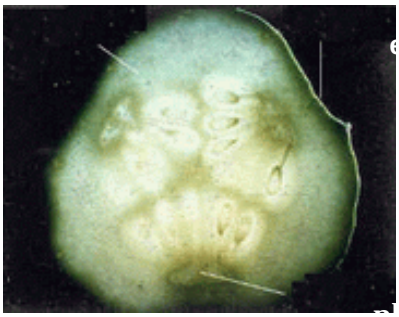
Momordica charantia, baya dehiscente



Cucurbita sp., pepónide

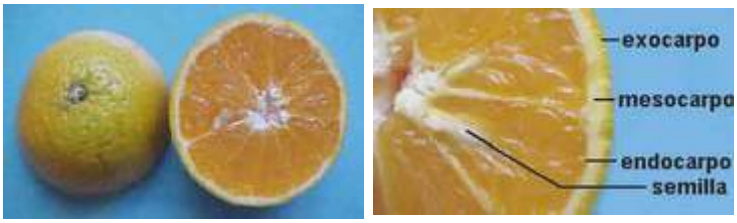


Corte transversal de pepónide *Cucumis sativus*, pepino



20. Hesperidio: es también una baya modificada, característica del género *Citrus*. El exocarpo o epicarpo, también llamado **flavedo**, es la porción coloreada, glandulosa; presenta cavidades con aceites esenciales. El mesocarpo es corchoso, recibe el nombre de **albedo** por su color blanco. El endocarpo presenta pelos o emergencias pluricelulares que contienen el jugo. Los tabiques que separan los lóculos están formados por el endocarpo y el mesocarpo. En algunas especies como la mandarina el mesocarpo es laxo, permitiendo separar fácilmente la cáscara, formada por el exocarpo y las capas más externas del mesocarpo. Ej.: *Citrus spp.*

Hesperidio de *Citrus aurantium*



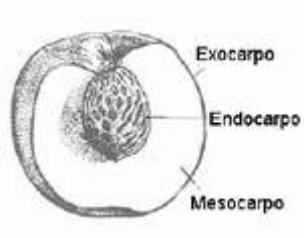
21. Drupa: Deriva de un ovario unicarpelar, con la sutura marcada como un surco pronunciado (durazno) especialmente en el carozo. El endocarpo, vulgarmente llamado hueso o carozo, es esclerenquimático. El mesocarpo es carnoso o fibroso, durante la maduración del fruto disminuye la proporción de ácidos y aumentan los azúcares. El epicarpo puede ser glabro y lustroso, como en la ciruela, o piloso, como en el durazno.
Ej.: *Olea europaea*, aceituna.

Drupa: *Prunus domestica,* ciruela*,* entera y en corte longitudinal.





Drupa: durazno, *Prunus persica*



22. Trima: drupa dehiscente, dos carpelos, mesocarpo carnoso, dehiscencia irregular de la porción carnosa. Las "nueces" representan el hueso conteniendo la semilla, comestible; las sustancias de reserva oleaginosas están acumuladas en los cotiledones, con varios lóbulos.

Trima de *Juglans regia,* nogal

Frutos



Corte transversal de fruto inmaduro



Corte longitudinal del endocarpo conteniendo la semilla con cotiledones carnosos



Imagen de "Lecciones Hipertextuales de botanica
http://www.unex.es/botanica/hamamelidae/juglanda.htm

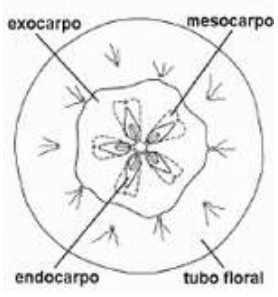
23. Pomo: proveniente de un ovario ínfero, la pared formada por tejido carpelar más el tubo floral de origen apendicular. El ovario es pentacarpelar, los carpelos están unidos entre sí por su cara externa, determinando un solo lóculo pentalobado. Los carpelos son apergaminados con 2 semillas rodeados por tejido apendicular carnoso.

Pomo de *Malus sylvestris*, manzana



Pomo en corte longitudinal y transversal





24. Nuculanio: varios carpelos con endocarpo leñoso rodeados por el tubo floral carnoso y soldados a él. Es una drupa con varios huesos. Ej.: *Mespilus germanica,* níspero.

Tema 6.6: Clasificación: Frutos Colectivos y Politalámicos

Clasificación de frutos

- frutos monotalámicos provienen de una sola flor
  - frutos simples, formados a partir de gineceos unicarpelares o sincárpicos
    - secos
      - dehiscentes
      - indehiscentes
    - carnosos
  - frutos **colectivos o agregados**, provenientes de gineceos apocárpicos
- frutos **politalámicos** (o múltiples) provienen de dos o más flores unidas

Frutos Colectivos o agregados

Estos frutos derivan de ovarios apocárpicos o dialicarpelares.
3. **Plurifolículo**: cada carpelo origina un folículo, que quedan libres sobre el eje.
Ej.: *Helleborus spp.*

Magnolia grandiflora: flor joven, flor madura y plurifolículo con semillas rojas



Imagenes tomadas de Raven *et al.*(1992)

25. **Pluridrupa**: numerosos carpelos unispermos desarrollados como drupas sobre el eje seco.
Ej.:, *Rubus,* frambuesa

26. **Poliaquenio**: numerosos carpelos unispermos desarrollados como aquenios sobre el eje seco. Ej.: *Clematis montevidensis*, cabello de ángel.

Pluridrupa de *Rubus idaeus,* frambuesa Poliaquenio de *Clematis,* cabello de angel



Dibujos de Mirbel (1815)

24. **Cinorrodon**: poliaquenio en el cual los carpelos libres, unispermos, permanecen envueltos por el receptáculo carnoso, acrescente.

Cinorrodon de *Rosa sp.*

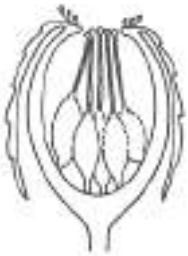
Vista general, mostrando el receptáculo y los sépalos reflexos	Vista apical, se observan los sépalos reflexos y los restos de los estambres	Corte longitudinal mostrando el receptáculo carnoso y los aquenios	Diagrama del corte longitudinal, se observan los carpelos y el receptáculo acopado
			

Diagrama de Esau

26 b. Conocarpo: poliaquenio con eje carnoso, comestible, y cáliz persistente.

Conocarpo de *Fragaria vesca,* frutilla





FRUTOS POLITALÁMICOS o MÚLTIPLES

27. **Bibaya**: formado por la concrescencia de dos bayas.

Bibaya de *Lonicera japónica,* madreselva



28. **Drupas múltiples**: infrutescencia con eje carnoso, drupas rodeadas por tépalos carnosos.

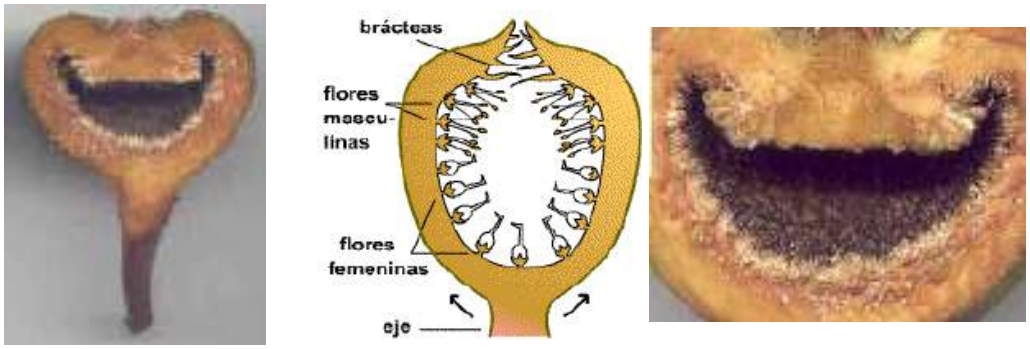
Drupas múltiples en *Morus nigra,* mora.

Aspecto externo | Esquema | Corte transversal y corte longitudinal



29. **Sicono**: eje de la infrutescencia dilatado formando un receptáculo cóncavo, envolvente, piriforme, en cuyo interior están los frutos.

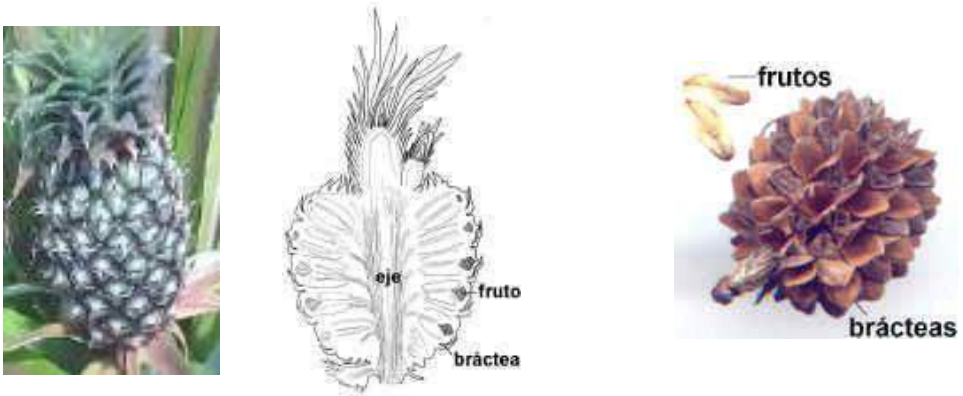
icono en *Ficus sp.*



30. **Sorosis**: Eje de la inflorescencia cilíndrico, carnoso, con brácteas persistentes, frutos reunidos y soldados entre sí.

31. **Estróbilo**: Eje de la inflorescencia cilíndrico, seco, frutos en la axila de brácteas leñosas. Ej.: *Alnus jorullensis*, aliso.

Sorosis de, *Ananas comosus,* ananá | Estróbilo de *Casuarina stricta (*tamaño natural 1 cm)



Los tipos de fruto de importancia agronómica, son**: Aquenio, Nuez, Cariopse, Sámara, Legumbre indehiscente, Geocarpo, Lomento, Cápsula, Legumbre, Pomo, Baya, Pseudobaya, Pepónide, Drupa, Hesperidio, Conocarpo, Sorosis, Sicono.**

Tema 6.7: Semilla: Exomorfología

La semilla es el óvulo transformado y maduro, después de la fecundación.

Las semillas son importantes en la alimentación (cereales y leguminosas), en la fabricación de bebidas (café, chocolate, cerveza), en la obtención de fibras y aceites industriales (algodón).

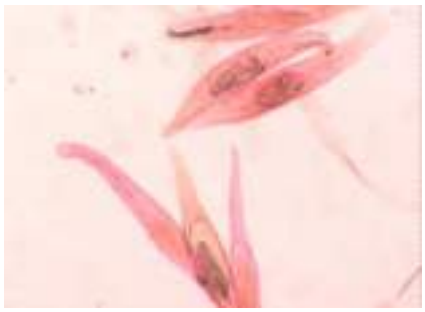
La forma es variadísima, igual que la coloración. Las células de los tegumentos poseen diversos pigmentos que le dan el color característico.

Los colores marrón y negro son los más comunes, aproximadamente el 50% de las semillas los presentan. El rojo, el blanco y el amarillo son menos frecuentes, y sirven como medio de atracción para los animales. La superficie puede ser lisa o diversamente esculturada.

El tamaño varía mucho, desde las de Orchidaceae apenas visibles a simple vista y con un peso de unas pocas milésimas de gramo, hasta la semilla gigante de la palmera *Lodoicea seychellearum,* la "nuez de Seychelles", contenida en enormes frutos uniseminados de hasta 20 kilos de peso. La semilla se conoce como "culo de negra".

Las ventajas adaptativas de las semillas grandes versus las semillas pequeñas tienen relación con el ambiente. Por ejemplo en la selva, las semillas son grandes, con suficiente reserva para asegurar a la plántula su establecimiento exitoso en un ambiente sombreado.

Semillas de orquídea, con embrión rudimentario, indiferenciado, fotografiadas con microscopio óptico



Fruto, endocarpo conteniendo 1 a 3 semillas de la palmera *Lodoicea seychellearum,* con una lapicera como referencia del tamaño



Desde afuera hacia adentro la semilla está formada por la cubierta seminal o **episperma,** el **embrión**, y cantidades variables de **endosperma**, a veces nada.

MORFOLOGÍA EXTERNA

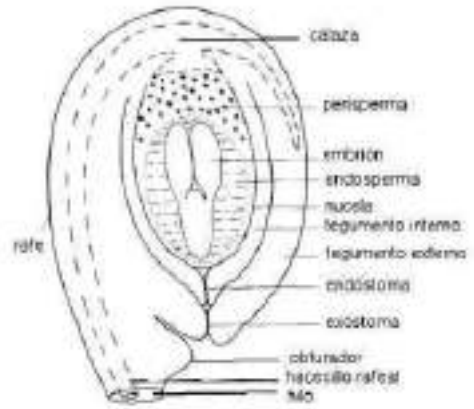
El **episperma** es la cubierta de la semilla, su función principal es proteger al embrión; participa en el control de la germinación por que puede presentar sustancias inhibidoras. También tiene importancia en la diseminación. Se forma a partir de los tegumentos del óvulo.

La superficie puede ser lisa o diversamente esculturada.

La dureza de la cubierta seminal es variable, puede ser desde muy delgada hasta pétrea, y está directamente relacionada con la naturaleza del fruto. Por ejemplo en una drupa, con **endocarpo** leñoso, la cubierta seminal es muy delgada.

Morfología seminal: origen de las diversas partes

El lugar donde el óvulo estuvo unido al funículo generalmente permanece en la semilla como una pequeña cicatriz llamada **hilo**. A veces queda también un resto de funículo, como sucede en el maní, *Arachis*.
En semillas duras el hilo actúa como válvula higroscópica, es una fisura que permite la entrada de aire pero no de humedad. Se cierra cuando el aire exterior está húmedo.
En las semillas derivadas de óvulos anátropos y campilótropos muchas veces se puede observar un reborde sobre uno de los lados: la **rafe**, que resulta de la soldadura del funículo.
El **micrópilo** puede permanecer como un poro ocluído, como ocurre en *Cucurbita o Phaseolus*, o puede obliterarse totalmente como ocurre en la semilla de *Ginkgo*.



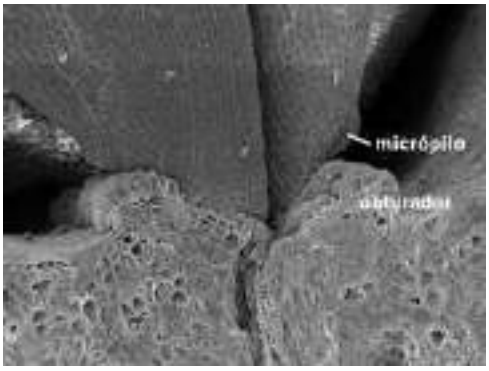
Esquema modificado de Johri (1984)

También está el **obturador**, formación de origen placentario, funicular o tegumentario, en conexión con el tejido de transmisión que orienta y dirige el tubo polínico hacia la micrópila. Crece obturando el micrópilo, pero desaparece después de la fecundación.

Semillas de *Ginkgo biloba*

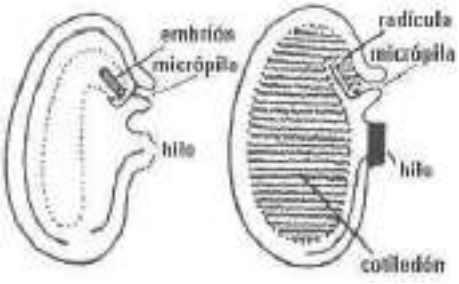


Detalle de la inserción de los óvulos de *Lilium sp.*, con obturador placentario (foto MEB)



Semilla de *Phaseolus sp*., poroto

Corte longitudinal del óvulo, campilótropo, y de la semilla resultante (Esquemas de Goebel, 1933)



Morfología externa

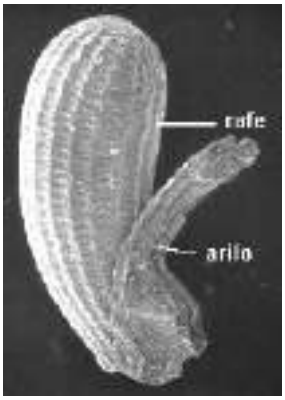


Apéndices de la semilla

Las semillas pueden presentar apéndices como alas, pelos, arilos, que están relacionados con la dispersión. Los pelos son propios de semillas pequeñas, contenidos frecuentemente en frutos de dehiscencia lenta, por ej. las semillas de Asclepiadáceas. Los pelos de las semillas del algodón pueden medir de 10 a 65 mm, se utilizan en la industria textil, y se conocen comercialmente como "fibra de algodón". Las semillas con pelos son tan comunes como las aladas, en *Luehea* es el funículo el que se transforma en ala.

Los tegumentos o el funículo pueden formar una excrecencia llamada **arilo**. La formación del arilo puede iniciarse antes de la fecundación, como en *Turnera*, o después.
En ciertos casos el arilo es carnoso, y sus células están cargadas de aceites o sustancias grasas, recibiendo entonces el nombre de **eleosoma**. Las semillas con eleosoma, como las de *Turneráceas,* son preferidas por las hormigas que contribuyen a su diseminación.

Semilla de *Piriqueta rosea*, foto MEB
(tamaño real: 2 mm long.)



Hay casos muy especiales de formación de arilo. En la "nuez moscada", semilla de *Myristica fragrans*, el arilo se forma alrededor de la micrópila y crece cubriendo toda la semilla; es de color rojizo, y sus células contienen aceites esenciales. Su dilatación contribuye a la dehiscencia del fruto. Se comercializa independientemente en farmacia con el nombre de "macis".

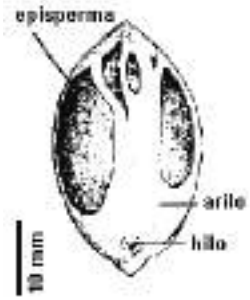
Myristica fragrans, nuez moscada

Óvulo en corte longitudinal



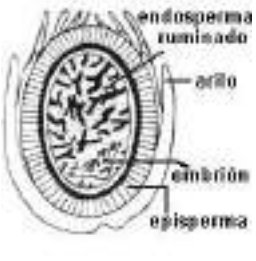
Esquema de Goebel (1933)

Semilla con arilo



Esquema de Bell (1991)

Semilla en corte transversal



Esquema de Goebel (1933)

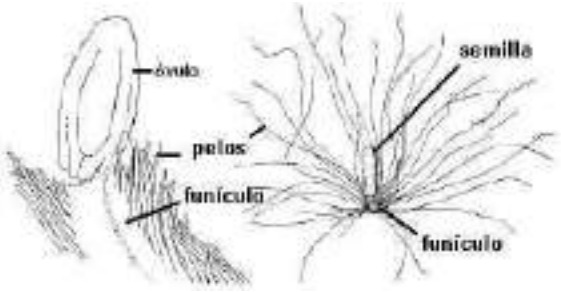
Fruto en corte longitudinal



Esquema de Goebel (1933)

En el sauce, *Salix*, el arilo es funicular, se presenta en forma de pelos. En el irupé, *Victoria cruziana* y los nenúfares, *Nymphaea*, el funículo origina un arilo no vascularizado, formado por dos capas de células, que rodea totalmente a la semilla; a la madurez se acumulan gases entre ambas capas de células, y así actúa como un saco flotador, que facilita la diseminación por medio del agua.

Arilo funicular en *Salix*, sauce



Esquemas de Goebel (1933)

Arilo funicular en *Victoria cruziana,* irupé



Dibujo de Valla (1976)

En *Euphorbia* y *Ricinus* hay una proliferación sobre el exóstoma, que recibe el nombre de **carúncula**. La micrópila se distingue en el centro.

Semilla de *Ricinus communis*, ricino

Esquema de un óvulo con carúncula



Semilla, vista dorsal



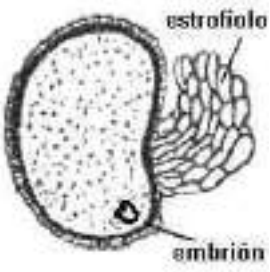
El **opérculo** es una proliferación del endóstoma, es decir del tegumento interno alrededor de la micrópila. Se encuentra especialmente en Monocotiledóneas.
El **estrofíolo** es una proliferación glandular o esponjosa que se forma sobre la rafe. Ej.: *Chelidonium majus* (Papaveraceae).

Semilla de *Chelidonium majus,* con estrofíolo

Óvulo



Corte longitudinal de semilla



Esquema de Goebel (1933)

Fotografía con MEB



Foto de Jhori (1984)

Tema 6.8: Semilla, Embrión y sustancias de reserva

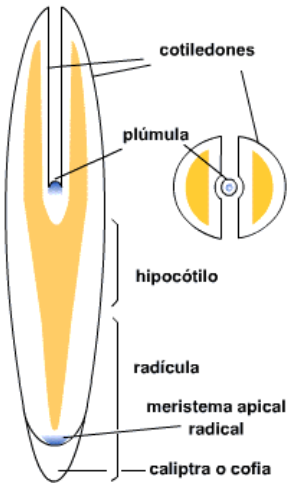
Partes del Embrión	Pteridófitas Gimnospermas Eudicotiledóneas Monocotiledóneas / Gramíneas
Clasificación de los embriones	
Sustancias de reserva	Germinación

El embrión es una plantita en miniatura en estado de vida latente o letargo. Se forma generalmente como consecuencia de la fecundación de la ovocélula. La doble fecundación en Angiospermas da lugar al desarrollo del embrión y del endosperma, tejido nutricio.

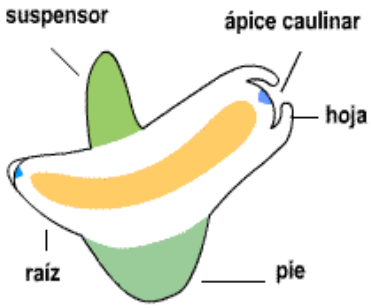
El embrión está formado por la **radícula** dirigida hacia la micrópila, el **hipocótilo** que es el corto eje caulinar, los **cotiledones** que son las primeras hojas y la **plúmula** o gémula que es el ápice caulinar y a veces algunos primordios foliares.

En las **Pteridófitas** el embrión es unipolar: sólo se establece el polo de crecimiento correspondiente al vástago, pues las raíces son adventicias. En cambio en las plantas con semilla, el embrión es bipolar: en un polo se desarrolla el vástago, y en el otro la raíz.

Embrión de espermatófitas



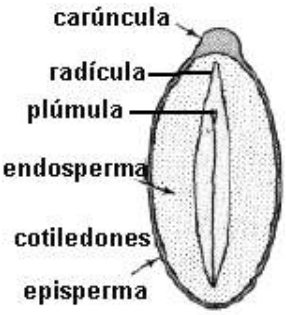
Embrión de pteridófitas.



En las **Gimnospermas** el embrión presenta generalmente dos a varios cotiledones, dos en *Ginkgo* y 5-18 en *Pinus*.

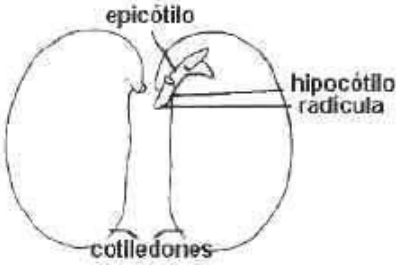
En **Dicotiledóneas** presenta dos cotiledones que pueden tener diverso aspecto, foliáceos como en el zapallo y ricino; carnosos como en el maní y arveja; con los extremos retorcidos como en el tomate, plegados de diversas maneras, características para cada género o familia.

Embrión de *Ricinus communis* en corte longitudinal de semilla



Esquema de Esau (1977)

Embrión de *Phaseolus sp.*, poroto



Esquema de Fahn (1989)

Embrión de *Lycopersicum esculentum,* tomate en corte longitudinal de semilla



Esquema de Hayward (1953)

En **Monocotiledóneas** presenta un solo cotiledón: su posición es lateral, igual que la de la plúmula. En *Allium* es cilíndrico.

Embrión de *Pinus taeda* en corte longitudinal de semilla

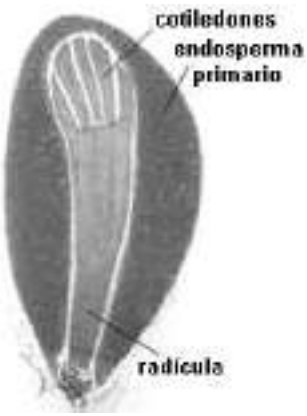


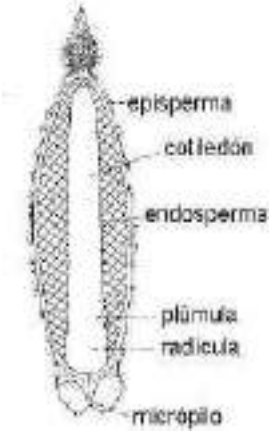
Foto de Stone & Gifford (1997)

Embrión de *Allium cepa*, cebolla, en corte longitudinal de semilla



Esquema de Hayward (1953)

Embrión de *Typha angustifolia*, en corte long. de semilla albuminada



Esquema de Goebel (1933)

En **Gramíneas** el embrión completamente desarrollado es bastante complejo: presenta las siguientes partes:

Escutelo: cotiledón transformado en órgano absorbente, adosado al endosperma. La epidermis abaxial es un epitelio secretor, segrega enzimas que solubilizan las sustancias de reserva, las absorbe y las transporta al embrión. En algunas especies de *Avena* y otros géneros el ápice del escutelo se alarga e invade el endosperma; superficialmente presenta papilas.

Plúmula: presenta varios primordios foliares; en el embrión del trigo están presentes 6 de las 10 hojas que desarrolla la planta en toda su vida.

Coleóptilo: es una vaina cerrada que encierra la plúmula. Presenta, en el momento de la germinación, un orificio apical por donde saldrá la plúmula. Según la interpretación más aceptada es la primera hoja, ya que *Streptochaeta* y *Jouvea pilosa*, gramíneas primitivas, presentan el coleóptilo abierto, con un haz mediano y márgenes libres.

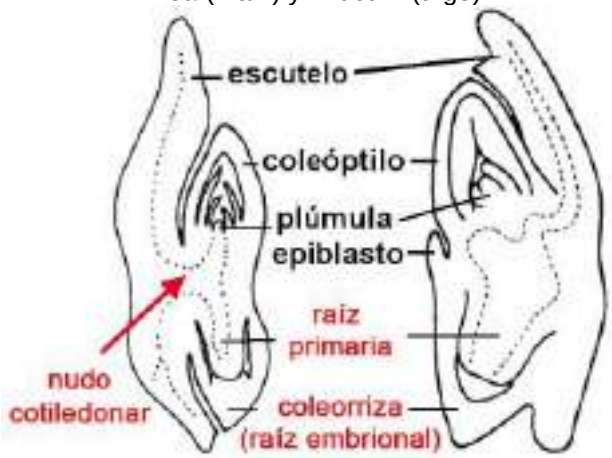
Coleorriza: se interpreta como la raíz embrional que forma una vaina que envuelve a la raíz 1ª adventicia con su caliptra. En embriones jóvenes se continúa con el suspensor. Esta coleorriza no emerge, en la germinación es perforada por la raíz primaria adventicia durante su crecimiento. Excepcionalmente, especies de otras familias también presentan esta estructura: Commelinaceae (monocotiledóneas), Cycadaceae (gimnospermas) y Lauraceae (dicotiledóneas).

Raíz primaria: interpretada como la primera raíz adventicia. Al crecer atraviesa la coleorriza, crece un tiempo con rapidez y luego muere. Al mismo tiempo se desarrollan nuevas raíces adventicias seminales a partir del **nudo cotiledonar** o **nudo 0**.

Epiblasto: es un apéndice opuesto al escutelo, que falta en algunas gramíneas. Es un órgano escuamiforme, que según la interpretación de distintos investigadores sería un cotiledón vestigial, o una extensión de la coleorriza, o la vaina del cotiledón.

El procámbium se extiende como un cordón en el embrión. Permite reconocer el nudo escutelar, inmediatamente encima de la raíz 1ª adventicia, consecuentemente no hay hipocótilo. Las raíces adventicias seminales nacen en este nudo.

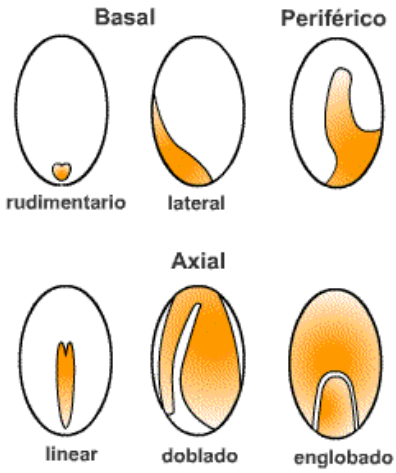
Embrión de gramíneas,
Zea (maíz) y *Triticum* (trigo)



Hay casos especiales de desarrollo del embrión: en las Orchidaceae el embrión es indiferenciado; en *Cuscuta*, planta parásita, el embrión sólo presenta plúmula, carece de cotiledones y de radícula.

Clasificación de los embriones

Martin (1946) hizo una clasificación de la semilla basada en la posición, el tamaño y la forma del embrión. Las categorías básicas son **embrión basal, embrión periférico** y **embrión axial**.
Los basales, según el tamaño, se clasifican en rudimentario, amplio, capitado y lateral (gramíneas). Los axiales son los más frecuentes, y hay varios tipos según forma y tamaño: lineal, pigmeo, micro, espatulado, doblado, plegado y englobado.



SUSTANCIAS DE RESERVA

Las semillas raramente carecen de sustancias de reserva; las mismas están ausentes en las semillas de Orchidaceae .En *Hymenocallis* (Liliaceae) los tegumentos son verdes y con estomas; el desarrollo embrionario está en conexión con la actividad de este tejido.
En las Gimnospermas no ocurre la doble fecundación, de manera que no hay endosperma verdadero. Las semillas almacenan grasas, aceites y proteínas en el endosperma primario, **protalo** o gametófito femenino haploide.

En Angiospermas hay tres posibilidades:

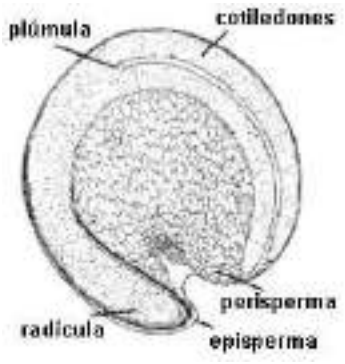
1. **Semillas albuminadas o endospermadas**: se acumulan en el endosperma originado en la doble fecundación. Los embriones presentan frecuentemente cotiledones foliáceos o filiformes. Ejs: Gramineae, Liliaceae, Palmae, Euphorbiaceae, Umbelliferae.
En Myristicaceae, Annonaceae y Passifloraceae el endosperma es ruminado: excrecencias del episperma se incrustan en el endosperma determinando que la superficie sea irregular.

2. **Semillas perispermadas**: el perisperma es el tejido nucelar que perdura y se carga de sustancias de reserva. Se encuentra en Chenopodiaceae, Amaranthaceae, Polygonaceae, y se considera como un carácter primitivo.

Algunas semillas tienen también endosperma, como las de pimienta (*Piper nigrum*), Nymphaeaceae y Zingiberaceae

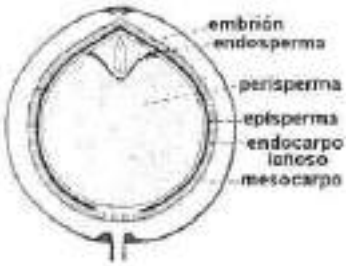
3. **Semillas exalbuminadas**: Las sustancias de reserva se acumulan en los cotiledones. Ejs.: nuez, muchas leguminosas: poroto, arveja y maní. Son las más evolucionadas, el embrión tiene una plúmula con epicótilo desarrollado y varios primordios foliares.

Atriplex sp., semilla perispermada



Esquema de Goebel (1933)

Piper nigrum, pimienta, corte long. de fruto. Semilla con endosperma y perisperma



Esquema de Strasburger (1991)

.*Rosa carolina,* semilla exalbuminada en corte longitudinal de aquenio



Esquema de Robertson (1974)

Sustancias almacenadas

La más común es el **almidón**. Las semillas con alto contenido en almidón tienen endosperma farináceo, como las de gramíneas o poáceas.
Proteínas: se encuentran en una capa llamada aleurona en los cereales, o como gluten, que determina las posibilidades de panificación de las distintas harinas: capacidad de hacer masas consistentes y plásticas. También se acumulan en los cotiledones, y tienen gran valor alimenticio, tanto que reemplazan a las proteínas de origen animal: soja (*Glycine max*), arveja, lenteja (*Lens culinaris*).
Grasas y aceites: Generalmente los lípidos se acumulan en los cotiledones como en las nueces, el girasol y el maní, que son semillas oleaginosas.
Hemicelulosas: se acumulan en las paredes celulares, que se vuelven extremadamente gruesas, duras y pesadas. El endosperma de las semillas de *Phytelephas macrocarpa,* palmera que vive desde Panamá hasta el Perú, es muy duro; constituye el marfil vegetal.

GERMINACIÓN

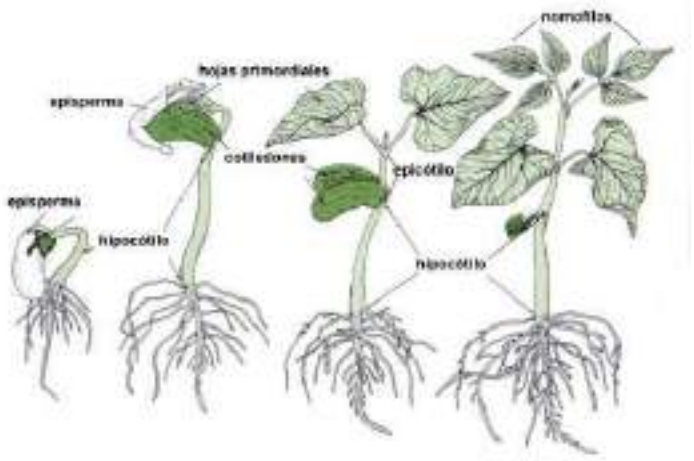
Es el conjunto de fenómenos por los cuales el embrión, que se halla en estado de vida latente dentro de la semilla, reanuda su crecimiento y se desarrolla para formar una plántula (plantita recién nacida).
Para que se produzca deben darse condiciones fisiológicas entre las cuales las más importantes son oxigenación, temperatura, luz (*Lactuca sativa*, *Cecropia adenopus*) y humedad: la absorción de agua ocurre a nivel del hilo o la micrópila. El hinchamiento de la semilla producido por la absorción de agua distiende los tegumentos seminales que finalmente se rompen en la zona más débil, cerca de la micrópila.

Comportamiento de las distintas partes del embrión

Radícula. Asoma por la micrópila, dando origen a la raíz primaria. Su duración es efímera en las Monocotiledóneas que generalmente desarrollan raíces adventicias, mientras en Gimnospermas y Dicotiledóneas origina la raíz principal que dura toda la vida de la planta.

Hipocótilo. Su crecimiento es importante en la germinación epígea, eleva los cotiledones por encima del suelo. El episperma se rasga y los cotiledones, expuestos a la luz, se vuelven los primeros órganos fotosintetizadores.

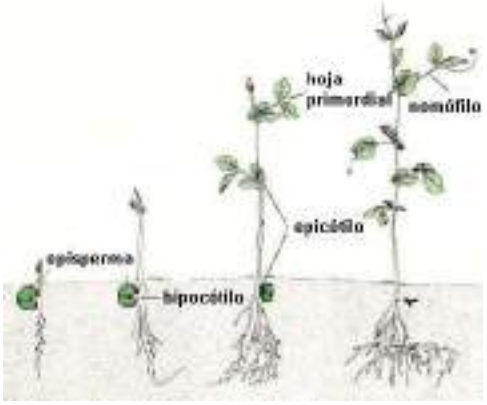
Estados sucesivos de la germinación epígea de una semilla de *Phaseolus*, poroto.



Dibujo de Rost *et al (1979)*

Estados sucesivos de la germinación hipógea de una semilla de *Pisum sativum,* arveja*.*

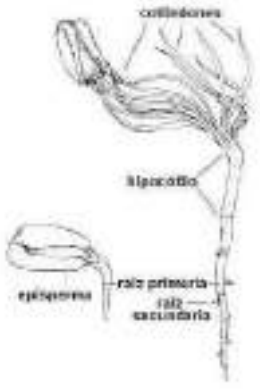
En la germinación hipógea su desarrollo es muy reducido o nulo, los cotiledones quedan incluídos en el tegumento seminal por debajo de la superficie del suelo. Ej.: *Pisum sativum,* arveja



Estados sucesivos de la germinación epígea de una semilla de *Pinus*, pino

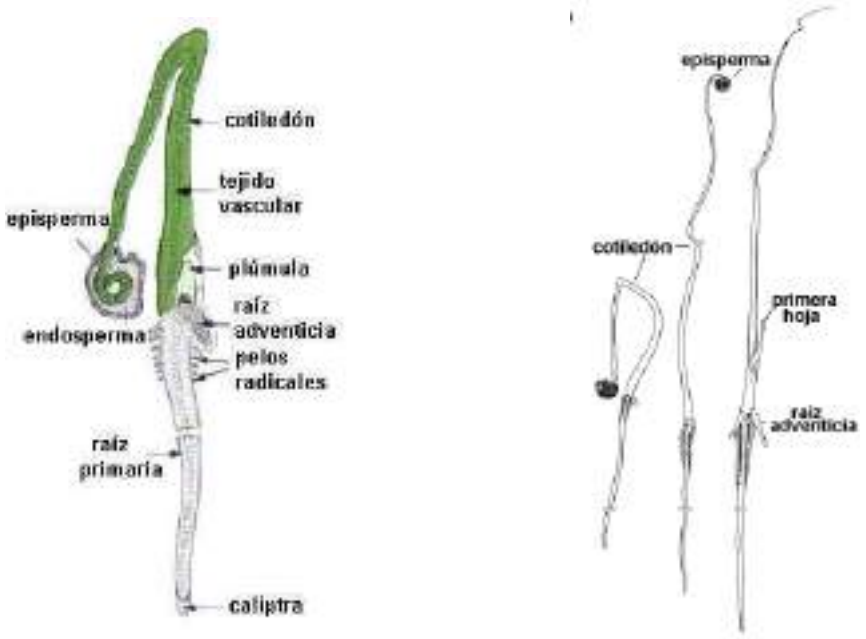
Cotiledones. Su comportamiento varía según que se trate de semillas exalbuminadas o albuminadas. En las semillas exalbuminadas se dan dos casos: si la germinación es hipógea, como en *Pisum*, ceden las reservas acumuladas; si es epígea, como en maní y poroto, ceden las reservas y luego enverdecen.

En las semillas albuminadas también se dan dos casos. Si la germinación es hipógea cumplen función haustorial como en Gramineae. Si la germinación es epígea, como en *Pinus*, *Ricinus*, primero tienen función haustorial y luego enverdecen.



En *Allium* el único cotiledón crece alargándose durante la germinación. Su porción apical permanece cubierta por el episperma y funciona como haustorio, nutriéndose con el endosperma, mientras la parte basal queda expuesta a la luz y es fotosintetizadora.

Estados sucesivos de la germinación de una semilla de *Allium*



Esquemas de Sachs

Epicótilo. Tiene desarrollo precoz solo en plántulas de germinación hipógea, como la arveja y muchas Monocotiledóneas, elevando la plúmula por encima de la superficie del suelo. En plantas de germinación epígea el epicótilo tiene desarrollo tardío.

GERMINACIÓN DEL MAIZ

1. Puesto en condiciones favorables a la germinación, el fruto de maíz se hincha como consecuencia de la absorción de agua que genera un ablandamiento del pericarpio y de los tejidos internos. En este momento la **raíz primaria adventicia** rompe la coleorriza y sale al exterior creciendo varios centímetros, inclusive se desarrollan raíces laterales a partir de ella. Días posteriores, emergen numerosas **raíces adventicias seminales** (1-13) que nacen del nudo cotiledonar que permanece dentro de la semilla.

2. Se desarrolla el **mesocótilo**, porción del nudo cotiledonar que al crecer separa el escutelo y la base del coleóptilo. Este mesocótilo crece hacia la superficie a través de la tierra, llevando en el extremo al **coleóptilo** que queda expuesto a la luz y fotosintetiza. El coleóptilo protege a la plúmula y a varios primordios foliares en su interior. El **escutelo** (como porción predominante del cotiledón) permanece bajo tierra por lo cual la germinación es **hipógea**. El escutelo funciona como haustorio, absorbiendo del **endosperma** las sustancias nutricias y transfiriéndolas a las demás partes del embrión en desarrollo.

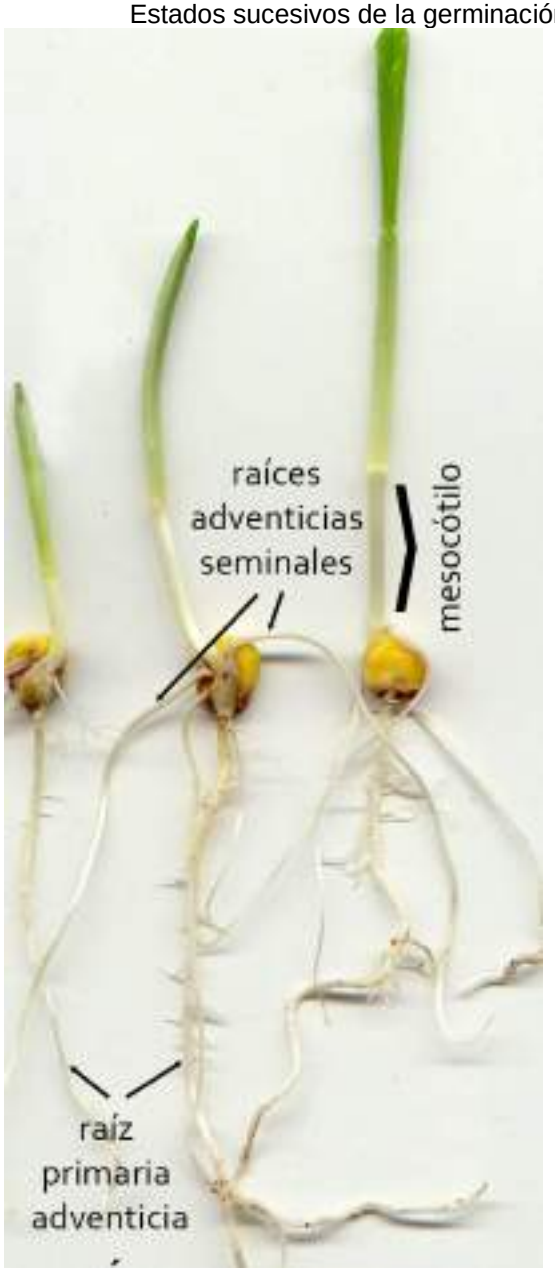
3. Más adelante, al desarrollarse la plúmula, el coleóptilo se rasga permitiendo que asomen las **primeras hojas**, o nomófilos fotosintetizantes.

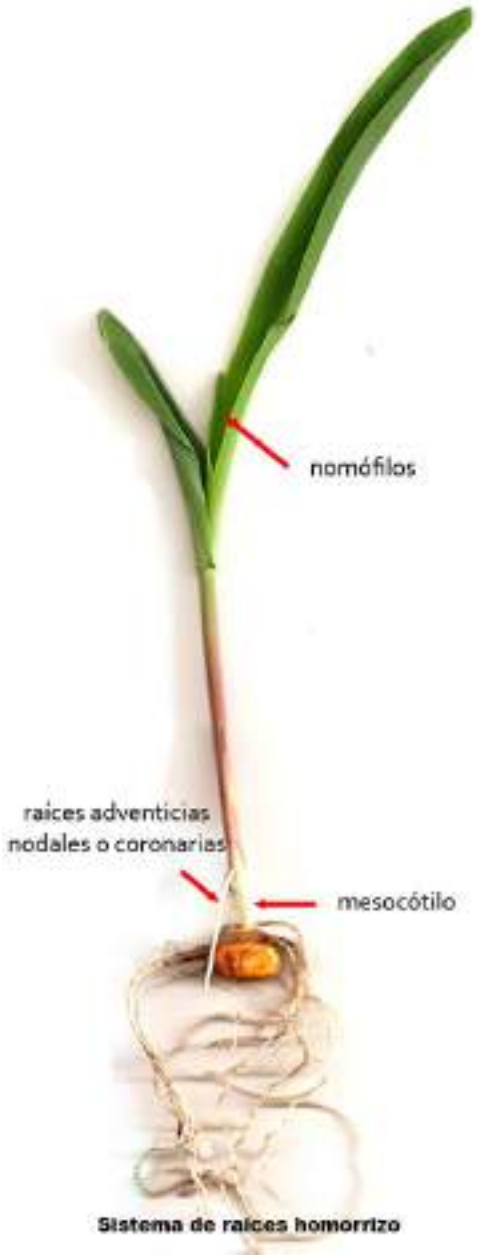
4. Al poco tiempo, la **raíz primaria adventicia** junto a las **raíces adventicias seminales** dejan de crecer, se secan lentamente y mueren. Aparecen entonces nuevas raíces adventicias a nivel del nudo cotiledonar o nudo 0 llamadas **raíces adventicias nodales o coronarias**.

Grano de maíz al iniciar la germinación



Estados sucesivos de la germinación hipógea de un grano de maíz





Otra clasificación

Según Duke (1969) la germinación puede ser **fanerocotilar,** cuando los cotiledones emergen del episperma y **criptocotilar**, cuando no emergen del mismo. La fanerocotilar es más común en Dicotiledóneas, y la criptocotilar en Monocotiledóneas. El maní es un tipo transicional, y hay muchos géneros que tienen los dos tipos en diferentes especies: *Acer*, *Bauhinia*, *Caesalpinia*, *Clematis*, *Couratari*, *Lecythis*, *Ormosia*, *Passiflora*, *Phaseolus*, *Pithecellobium*, *Prunus*, *Quercus*, *Sapindus*, *Sterculia*, *Terminales*, *Theobroma*, etc. En *Phaseolus* la criptocotilia es un carácter genético dominante sobre la fanerocotilia.
Según Eames (1961) la germinación criptocotilar es más avanzada.

Semillas vivíparas: No tienen dormancia, el embrión simplemente crece fuera de la semilla y el fruto estando éste sobre la planta madre. Ej.: *Rhizophora mangle,* mangle.

Tema 6.9: Unidades de Diseminación

Es el proceso de dispersión natural de las semillas y en general de cualquier tipo de disemínulos como frutos o propágulos.

El proceso de diseminación previene la competencia entre las plántulas, facilita a la especie la ocupación de nuevas localidades, y les permite encontrar condiciones ambientales diferentes.

Ejemplos de disemínulos

Semilla de *Cucurbita*



Legumbres



Yemas axilares de la inflorescencia de *Agave*, desarrolladas en plantitas con la base dilatada y raíces adventicias





Las unidades de diseminación reciben el nombre de **diásporas**. Pueden ser:

1. Semillas aisladas, cuando los frutos son dehiscentes
2. Frutos enteros, si son indehiscentes;
3. Fragmentos de frutos, si el fruto se separa en mericarpos a lo largo de las suturas entre carpelos;
4. Lomentos, si se fragmentan los carpelos en lugares determinados;
5. Infrutescencias, como sucede en el caso de los higos o de las moras.

TIPOS DE DISEMINACIÓN

Autocoria o diseminación activa

Es el fenómeno que presentan los frutos con dehiscencia explosiva como los "brincos", *Impatiens balsamina,* o las silicuas de *Cardamine*. En *Arceuthobium sp.* el fruto tiene altísima presión hidrostática, y expulsa las semillas hasta una distancia de 15 metros.

Hidrocoria

Es la diseminación por medio del agua, frecuente en plantas acuáticas, de pantanos, de selvas marginales. Los frutos o semillas que presentan este tipo de diseminación son capaces de flotar transitoriamente como las semillas del irupé. Los frutos de *Cocos nucifera* pueden flotar en el mar por largos períodos y germinan cuando llegan a la playa.

Los frutos de varios géneros autóctonos de ciperáceas como *Eleocharis*, *Cyperus* y *Scirpus* permanecen envueltos en las brácteas asociadas; el aire retenido entre las mismas les otorga flotabilidad.

Otras plantas presentan excrecencias suberificadas o grandes espacios intercelulares en frutos o induvias para facilitar la flotación, como por ejemplo las "valvas" de los frutos de las especies de *Rumex*, que son piezas persistentes y acrescentes del perianto con un callo suberificado en la cara externa. Las semillas del género *Hygrophila* tienen pelos adpresos que se yerguen en contacto con el agua, permitiendo su flotación.

Anemocoria

Desarrollo de frutos con alas como en las sámaras, o semillas aladas como las de *Jacaranda mimosifolia* o las de lapacho, *Tabebuia heptaphylla*; semillas con pelos como las de Asclepiadaceae, Bombacaceae, arilos transformados en pelos como en *Salix*; el papus o vilano de los aquenios de las compuestas.

Frutos de *Rumex*
(tamaño natural: 5 mm)



Taraxacum officinale diente de león, infrutescencia.

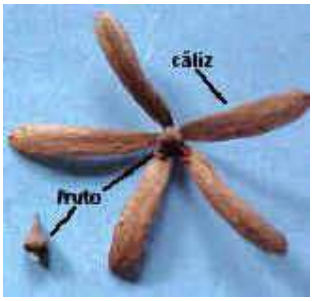


Patagonula americana, guayaibí

Rama con frutos



Fruto acompañado por el cáliz persistente y acrescente



Semilla alada de *Aspidosperma quebracho blanco*



Las semillas en algunas especies de coníferas son liberadas y son llevadas por el viento. En *Pinus* el ala está formada por una parte adelgazada de la escama ovulífera que se desprende con la semilla.
Las semillas de lianas son primordialmente dispersadas por el viento, aún en bosques húmedos y muy húmedos (Gentry, 1985).

Zoocoria

Es la diseminación por medio de animales. Hay que distinguir dos formas:

- **Endozoocoria,** cuando los frutos o semillas son ingeridos y liberados en la materia fecal. En este caso es necesario que parte del tegumento pueda atravesar el tracto digestivo del animal, lo que sucede con las bayas, las semillas jugosas, etc. Así se dispersan las semillas de palmeras nativas como *Butia yatay* (yataí), *Butia paraguariensis* (yataí poñí) y *Arecastrum romanzoffianum* (pindó)
  Los frutos verdes tienen mal gusto, lo que protege las semillas inmaduras; los frutos maduros frecuentemente son anaranjados o rojos, inconspicuos para los insectos y llamativos para los vertebrados que los comen y dispersan.
  Las semillas negras de *Paullinia elegans* están rodeadas por un arilo carnoso, blanco y comestible.

Paullinia elegans, ojo de muñeca

Rama con frutos y semillas



Detalle de cápsula y semillas mostrando el arilo blanco



Epizoocoria, cuando se adhieren a la superficie del animal. Como adaptaciones se pueden citar los mecanismos de fijación como ganchos de las semillas, frutos o infrutescencias, pelos y superficies glandulares. Por ejemplo los frutos de la mayoría de las especies de *Eleocharis* presentan setas involucrales con pelos ganchudos y retrorsos.

Bidens pilosa, amor seco



Detalle de aquenio con el papus constituido por aristas de pelos retrorsos



Las semillas de hemiepífitas, epífitas y trepadoras herbáceas son dispersadas principalmente por aves, que en algunos casos las comen y en otros casos las llevan adheridas a sus picos.

Mirmecocoria

Es la diseminación por medio de hormigas, que beneficia tanto a las plantas como las hormigas. Los insectos transportan a sus nidos semillas pequeñas, rugosas, generalmente provistas de eleosomas que son consumidos por las larvas o por las obreras dejando las semillas intactas para germinar, protegidas de otros predadores.

Semillas de *Turnera* (tamaño natural 2 mm)



Otros

En *Pinus banksiana* las semillas quedan encerradas en las piñas que solamente se abren si son sometidas a altas temperaturas. En los incendios forestales sólo se chamuscan, y luego se abren dejando caer las semillas que restablecen la especie en el lugar.

Glosario

Abscisión: separación, cuando se descompone el estrato celular que produce la separación de un órgano, tal como flor, hoja o fruto.

Acrescente: dícese del órgano o de cualquier parte del vegetal que continúa creciendo después de formado, por ej. los cálices de las flores de tomate.

Adpreso: apretado contra algo.

Concrescencia: fenómeno relacionado con aquellos órganos o partes orgánicas que pudiendo hallarse separadas están congénitamente unidas, por ej. los pétalos de las corolas gamopétalas.

Excrecencia: crecimiento parcial y externo de un órgano vegetal que sólo se limita a la epidermis o al tejido cortical y no se desarrolla formando órganos definidos.

Histológico: referente a los tejidos (*histos*, tejido).

Hormona: sustancia química producida normalmente en pequeñas cantidades en una parte de la planta, desde donde es transportada a otro lugar en que actúa controlando un proceso de desarrollo específico.

Ontogenia: desarrollo del ser, tanto vegetal como animal, a partir de la ovocélula y hasta su formación definitiva.

Operculada: provisto de opérculo, es decir de una parte que se desprende de uno de los órganos.

Piriforme: que tiene forma de pera.

Unispermo: que contiene una sola semilla.

Bibliografía

Bell, A.D. 1991. Plant Form. Oxford University Press.

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.

Duke J.A. 1969. On tropical tree seedlings. I. Seeds, seedlings, systems, and systematics. Ann.Missouri Bot.Gard. 56(2): 125-162.

Esau, K.1977.Anatomy of Seeds Plants. 2nd.Ed.John Wiley and Sons. New York.

Eames, A.J. 1961. Morphology of the Angiosperms. McGraw-Hill Book Company, New York.

Eames A.J. & Mac Daniels L.H. 1947. An introduction to plant anatomy. 2nd. ed. McGraw-Hill. New York.

Fahn A. 1989. Plant Anatomy. 3rd.ed. Pergamon Press. Oxford.

Font Quer, P. 1970. Diccionario de Botánica. 3a. reimpresión. Ed. Labor S.A., Barcelona.

Gill A.M. & P.B.Tomlinson. 1969. Studies on the growth of Red Mangrove (Rhizophora mangle L.) Biotropica 1(1): 1-9.

Gilg y Schürhoff. 1942. Curso de Botánica General y Aplicada. 3rd. ed. Ed. Labor S.A.

Goebel, K. 1900. Organography of Plants. Part 1. Oxford Press.

Greulach V.A. & Adams J.E. 1962. Plants. An introduction to modern botany. 3rd. ed. John Wiley & Sons, Inc. New York.

Hayward H.E. 1953. Estructura de las plantas útiles. Ed. ACME S.A. Buenos Aires.

Johri, B.M. 1984. Embriology of Angiosperms. Springer-Verlag, Berlin.

Martin A.C. 1946. The comparative internal morphology of seeds. Amer.Midl.Nat. 36: 513-660.

Mirbel, C.F.B. 1815. Élémens de Physiologie végétale et de botanique. 3 vols. Maginel, Paris.

Parodi, L.F. 1978. Enciclopedia argentina de Agricultura y Jardinería. 3a. ed. ampliada y actualizada bajo la dirección de M.J. Dimitri. Ed.ACME S.A.C.I. Bs.As.

Raven, Evert & Eichhorn. 1992. Fifth Ed. Worth Publishers, Inc. New York .

Robertson K.R. 1974. The genera of Rosaceae in the southeastern United States. J.Arnold Arboretum 55: 600-662.

Rost T.L. y col. 1979. Botany. A brief introduction to plant biology. John Wiley & Sons. New York.

Roth, I. 1968. Organografía comparada de las plantas superiores. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. Caracas.

Stone S.L. & D.J.Gifford. 1997. Structural and biochemical changes in Loblolly pine (Pinus taeda L.) seeds during germination and early-seedling growth. I. Storage protein reserves. Int.J.Plant.Sci. 158: 727-737.

Strasburger y col. 1991. Tratado de Botánica. 8a. ed. castellana. Eds. Omega, Barcelona.

Valla J.J. y Martin M.E. 1976. La semilla y la plántula del irupé (Victoria cruziana D'Orb.)(Nymphaeaceae). Darwiniana 20: 391-407.

Weberling, F.& H.O.Schwantes. 1987. Botánica Sistemática. Eds. Omega, Barcelona.

Tema 7: La Célula

Tema 7.1: Célula y Biomembranas

ORGANIZACIÓN DE LA CÉLULA VEGETAL

Las células fueron descubiertas por Robert Hooke en 1665, hace un poco más de 300 años. En 1837-39 Schleiden y Schwann enunciaron la **teoría celular**, según la cual la célula se define como la unidad vital y estructural de la vida. Esto ha sido confirmado mediante las técnicas de cultivo de tejidos. Se ha comprobado que células individuales aisladas de una planta son capaces de crecer, multiplicarse y producir organismos iguales a los parentales. El primero en lograrlo fue Steward, a fines de la década del 50, con células de floema de zanahoria.
La "célula vegetal típica" no existe, es una abstracción, pues cada célula real está diferenciada para cumplir una función determinada. Su tamaño oscila entre 0.2 µm (bacterias), hasta 0.5 m en una fibra de ramio. El tamaño más frecuente está entre 10-100 µm (1 µm = 0,001mm). La forma es muy variable.
El cuerpo celular vivo de cualquier célula es el **protoplasto** que está rodeado por la **membrana plasmática**. El grado de organización interna permite reconocer dos tipos básicos de células: **procariotas** y **eucariotas**.

PROCARIÓTICAS (bacterias y algas verde-azuladas o cianobacterias)

Carecen de núcleo celular rodeado de envoltura nuclear. Los ribosomas y el único cromosoma circular que contiene el ADN, están adheridos a la membrana plasmática. La pared celular no tiene celulosa, está compuesta de polipéptidos y polisacáridos (Fig.7.1 y 7.2). No tienen orgánulos citoplasmáticos, algunas presentan membranas tilacoides en el citoplasma, pero sin delimitar compartimentos específicos (Fig.7.1).

Fig. 7.1. Cianobacteria

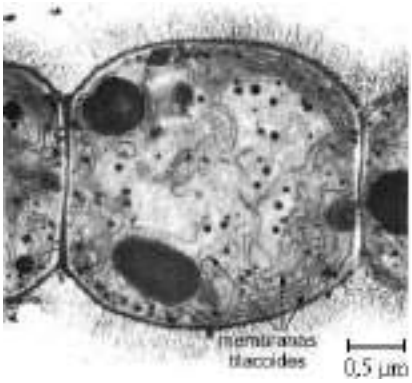
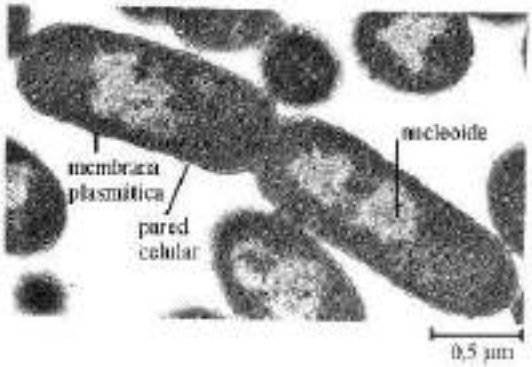


Imagen tomada de Raven *et al*. (1992)

Fig. 7.2. Bacteria

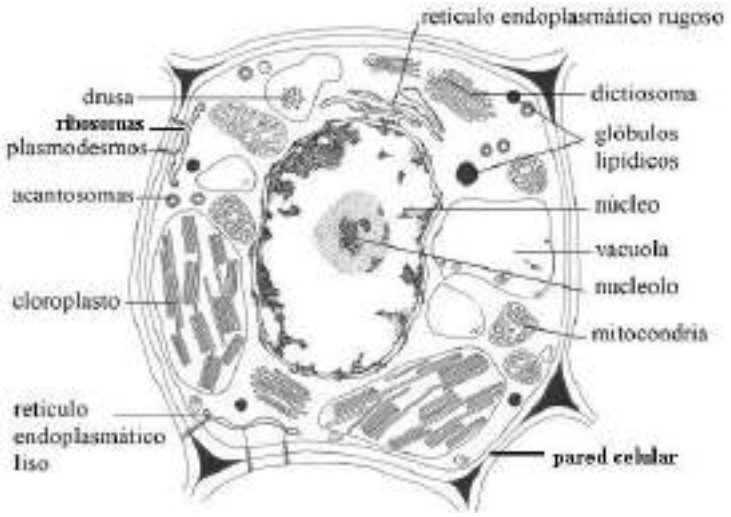


Imágenes tomadas de Raven *et al.* (1991)

EUCARIÓTICAS (todos los demás organismos vegetales y animales)

El protoplasma presenta compartimentos determinados por sistemas de membranas: el retículo endoplasmático y la envoltura nuclear o carioteca, que separa dos regiones: citoplasma y núcleo, donde se encuentra el ADN en los cromosomas. El citoplasma de la mayoría de las células eucarióticas presenta orgánulos limitados por biomembranas en los que se desarrollan funciones diferentes (mitocondrias, dictiosomas, plástidos). Estas membranas permiten la división de trabajo a nivel subcelular y la operación secuencial de distintos procesos celulares (Fig. 7.3).

Fig. 7.3, Célula eucariótica vegetal.



En las células eucarióticas hay ribosomas adheridos al RE y durante la interfase, en el núcleo los cromosomas lineares están unidos a la envoltura nuclear. Algunas células eucarióticas (por ejemplo los protozoos *Giardia* y *Vairimorpha*), carecen de orgánulos celulares como plastidios, mitocondrias, dictiosomas y peroxisomas, es decir que presentan la condición eucariótica en su forma más simple: sólo tienen retículo endoplasmático y envoltura nuclear.
Las células eucarióticas vegetales están provistas de una pared celular celulósica.

BIOMEMBRANAS

El aspecto de la membrana plasmática y otras membranas celulares (tonoplasto, retículo endoplasmático, tilacoides, etc.) bajo el microscopio electrónico es muy similar en todos los organismos. Presentan dos capas oscuras que encierran una capa clara (en total 70-85 Å de espesor; 1Å angstrom= 0,0001 µm). Esta estructura fue denominada **"unidad de membrana"**

En la actualidad el modelo más aceptado para explicar la estructura de las membranas es el llamado **"mosaico fluido"**. Su base estructural es una capa bimolecular de fosfolípidos; las moléculas son lineares y se asocian débilmente por los lados, permitiendo que las moléculas se desplacen fácilmente en el plano. Además hay proteínas de distinto tipo, algunas de ellas enzimáticas, y además pequeñas cantidades de hidratos de carbono. Las proteínas pueden estar integradas: proteínas transmembrana o en túnel o estar laxamente asociadas: proteínas periféricas o extrínsecas (Fig. 7.4.)

Fig. 7.4. Porción de membrana plasmática

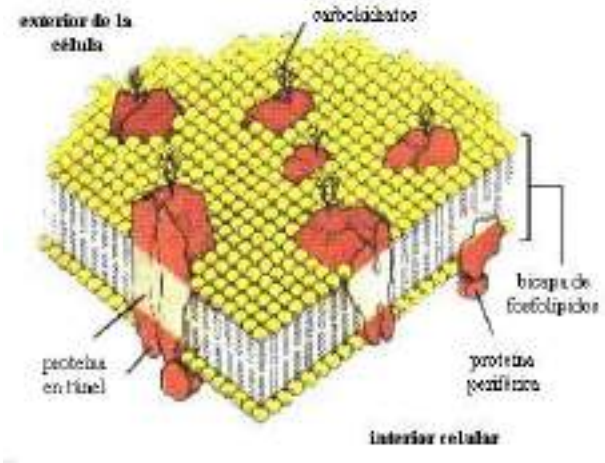
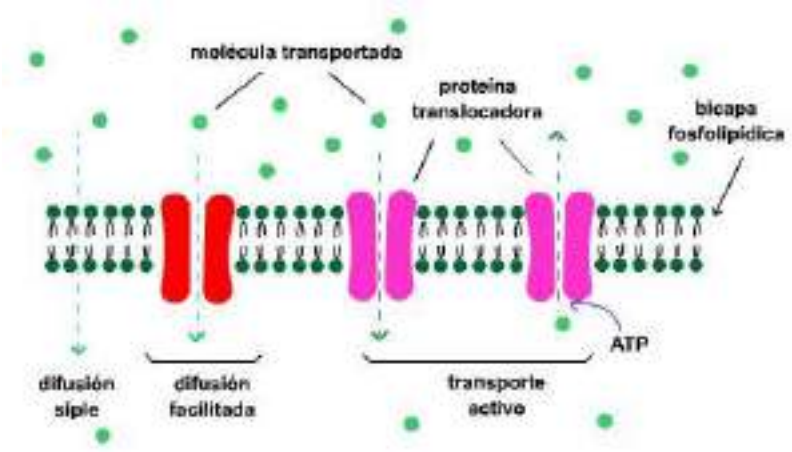


Imagen tomada de Raven *et al*. 1991

El paso de moléculas a través de la membrana plasmática puede ser por:

- **difusión simple**, a favor de un gradiente de concentración.
- **difusión facilitada por proteínas translocadoras**.
- **transporte activo**, con gasto de energía, también a través de proteínas translocadoras (carriers o permeasas); en este grupo están las enzimas ATPasas llamadas bombas moleculares: bombas de protones en vacuolas, cloroplastos, mitocondrias (Fig. 7.5).

Fig. 7.5, Corte de membrana plasmática.



En consecuencia, las biomembranas son selectivamente permeables: a través de ellas pueden pasar moléculas disueltas sólo cuando están presentes sus translocadores específicos, proteínas que reconocen las moléculas y pueden llevarlas a través de la membrana.
Los diferentes tipos de membranas presentan conjuntos característicos de glucoproteínas que les confieren su especificidad para el transporte, el reconocimiento y actividades enzimáticas.
Otra propiedad de las biomembranas es que no surgen "de novo", sino que proceden de otras existentes, que crecen incorporando moléculas de lípidos y proteínas sintetizadas principalmente en el retículo endoplasmático.

Tema 7.2: Pared celular

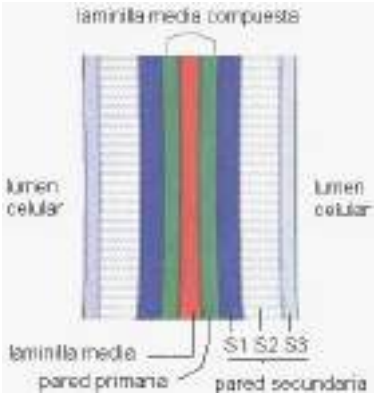
PARED CELULAR

Es un componente típico de las células eucarióticas vegetales y fúngicas. Entre las Embriófitas, las únicas células que no la tienen son los gametos masculinos y a veces los gametos femeninos.
En las células vivas las paredes tienen un papel importante en actividades como absorción, transpiración, traslocación, secreción y reacciones de reconocimiento, como en los casos de germinación de tubos polínicos y defensa contra bacterias u otros patógenos. Son persistentes y se preservan bien, por lo cual se pueden estudiar fácilmente en plantas secas y también en los fósiles.
Inclusive en células muertas son funcionales las paredes celulares: en los árboles, la mayor parte de la madera y la corteza está formada sólo de paredes celulares, ya que el protoplasto muere y degenera.
En la corteza las paredes celulares contienen materiales que protegen las células subyacentes de la desecación. En la madera las paredes celulares son gruesas y rígidas y sirven como soporte mecánico de los órganos vegetales.

CAPAS DE LA PARED CELULAR

La pared celular tiene tres partes fundamentales: 1) la sustancia intercelular o **lámina media**, 2) la **pared primaria** y 3) la **pared secundaria** (Fig. 7.6). La pared es secretada por la célula viva, de manera que la capa más vieja está hacia afuera, y la capa más joven hacia adentro junto al protoplasma, demarcando el lumen o cavidad celular.

Fig. 7.6. Capas de la pared celular en dos células contiguas



En tejidos leñosos generalmente la laminilla media está lignificada. En los tejidos adultos la laminilla media es difícil de identificar porque se vuelve extremadamente tenue. En consecuencia, las paredes primarias de dos células contiguas y la laminilla media que se halla entre ambas con microscopio óptico se observan como una unidad que se denomina lámina media compuesta (Fig. 7.6).

Pared primaria

Se forma inmediatamente después de la división celular, antes de que la célula complete su crecimiento. Está asociada a protoplastos vivos, por lo tanto los cambios que experimenta son reversibles. Usualmente es delgada, (Fig. 7.7) pero puede alcanzar considerable grosor. Cuando las paredes son gruesas pueden mostrar una clara laminación debida a las variaciones en la composición de los sucesivos incrementos

Fig. 7.7. Célula vegetal con pared primaria y granos de almidón

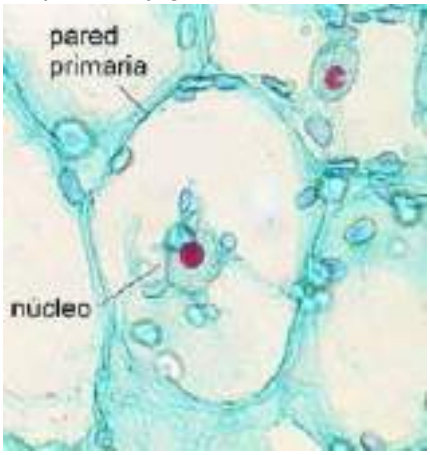
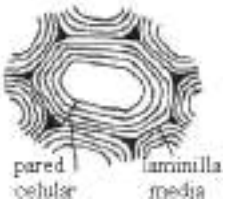
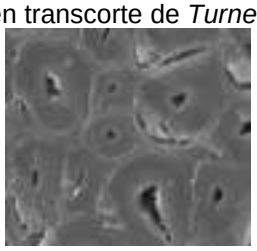


Fig. 7.8, a. Fibras en transcorte



7.8, b. Fibras en transcorte de *Turnera* (Foto MEB)



Pared secundaria

Sigue a la pared primaria en orden de aparición. Es fuertemente refringente al microscopio debido a la alta proporción de celulosa. La pared secundaria de traqueidas y fibras (Fig. 7.8) generalmente consta de tres capas con características físicas y químicas diferentes, que se denominan de afuera hacia adentro S1 (capa externa), S2 (capa medial o central) y S3 (capa interna). Algunos consideran que la última capa puede ser considerada como una pared terciaria, que presenta internamente una capa verrucosa, los restos de protoplasto (Fig. 7.6).
En algunas células el depósito de pared no es uniforme, sino que los engrosamientos ocurren en zonas determinadas. En la pared primaria, por ejemplo en células del colénquima y en los pedúnculos de cistolitos. En la pared secundaria constituyen prominencias situadas por dentro o fuera de la célula: anillos de los elementos traqueales, apéndices y escultura de las esporas y granos de polen.

Tema 7.3: Subestructura de la pared

PARED CELULAR, ESTRUCTURA SUBMICROSCÓPICA

La estructura de la pared ha sido intensamente estudiada por su importancia para la industria del papel y la industria textil.
La pared está constituida por dos fases:

- fase fibrilar o esqueleto, y
- fase amorfa o matriz.

Fase fibrilar. Formada por celulosa, polisacárido cuyas moléculas son cadenas lineales de glucosa (unidas por enlaces ß 1-4) que pueden alcanzar 4 µm de longitud.

Fig. 7.9. Composición de la pared celular

Éstas se combinan en una disposición muy ordenada (mediante puentes de hidrógeno) que le otorga propiedades cristalinas, formando fibrillas elementales que se reúnen en microfibrillas visibles con microscopio electrónico (Fig. 7.9).

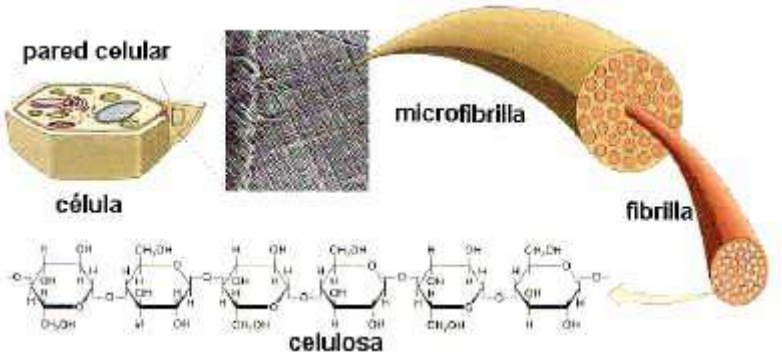


Imagen tomada de Moore *et al*. 1995

Los diseños formados por las microfibrillas son muy variables. En la pared primaria las fibrillas están entrelazadas, dispuestas aparentemente al azar (Fig. 7.10a); en la pared secundaria están dispuestas paralelamente (Fig. 7.10b).

Fig 7.10 a. Pared primaria (foto MEB)



Imagen tomada de Fahn. 1978

Fig. 7.10 b. Pared secundaria (foto MEB)

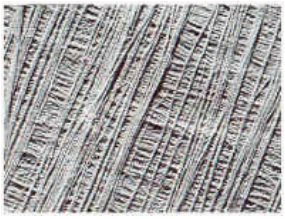


Imagen tomada de Berg. 1997

Fig. 7.11. Diagrama de las capas de la pared celular de una fibra de algodón

La separación de la pared secundaria en capas resulta principalmente de la orientación de las fibrillas: en una casi horizontal, en la siguiente casi vertical, y en la tercera nuevamente casi horizontal. En las fibras de algodón la mayor parte de la pared secundaria consiste de microfibrillas dispuestas helicoidalmente en un ángulo de 45 grados con respecto al eje mayor de la célula (Fig. 7.11). En las fibras de lino, la orientación de las microfibrillas en cada una de las numerosas capas superpuestas es opuesta a la de la capa siguiente.

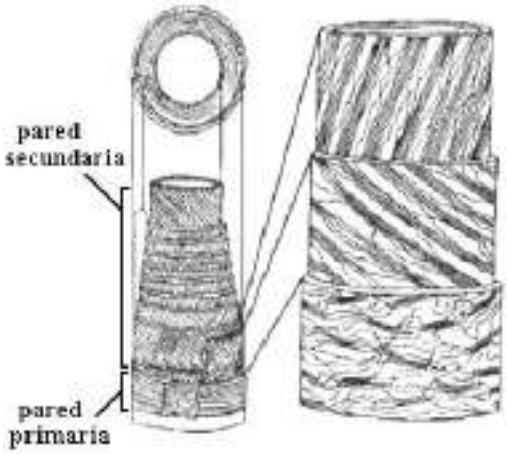


Imagen de Esau 1972

Fase amorfa. Formada por hemicelulosas, polisacáridos no celulósicos [xilana, glucana, galactana, manana, fructana], compuestos pécticos y glucoproteínas. Puede lignificarse.

Las hemicelulosas revisten las fibrillas de celulosa y cristalizan con ella, uniéndolas. Los mucílagos de la pared celular (por ejemplo del episperma de *Linum*) son especialmente ricos en polisacáridos no celulósicos. Los compuestos pécticos están formados por moléculas de ácido péctico unidas entre sí mediante puentes de Ca^{++}. Las proteínas de la pared son ricas en los aminoácidos serina e hidroxiprolina, y están ligadas con azúcares como arabinosa, glucosa y galactosa. Se cree que dichas glucoproteínas actúan como elementos estructurales, porque forman cadenas que pueden ligar entre sí otros componentes. (Fig. 7.12).

Hay una gran semejanza en la secuencia de aminoácidos de la glucoproteínas ricas en hidroxiprolina y la del colágeno, la proteína estructural más importante de la sustancia intercelular en células animales. En la pared primaria es dominante la matriz amorfa, formada por hemicelulosas y polisacáridos no celulósicos. La fase fibrilar está reducida al 8-25%. En la pared secundaria domina la fase fibrilar (celulosa, 60%) y la matriz amorfa está formada por hemicelulosas y lignina (30%), los compuestos pécticos y las proteínas prácticamente desaparecen.

Fig. 7.12. Componentes de la pared celular

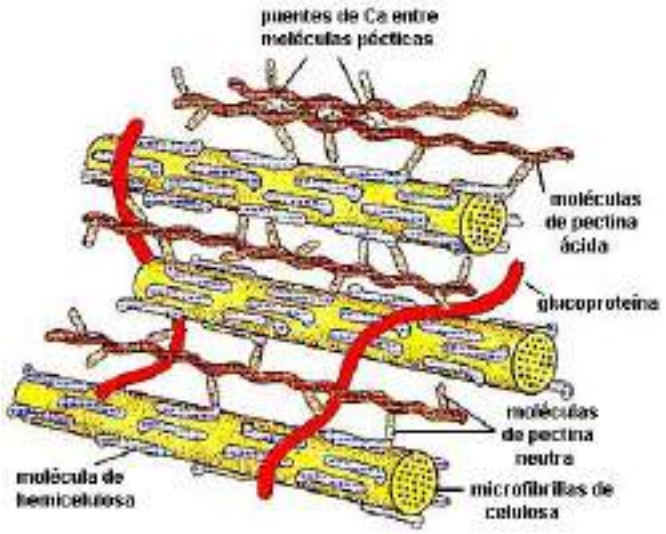


Imagen tomada de Raven *et al*. 1991

CRECIMIENTO DE LA PARED CELULAR

Crecimiento en espesor

Los materiales de la fase amorfa (sustancias pécticas, hemicelulosas y proteínas) son transportados por orgánulos celulares denominados dictiosomas.

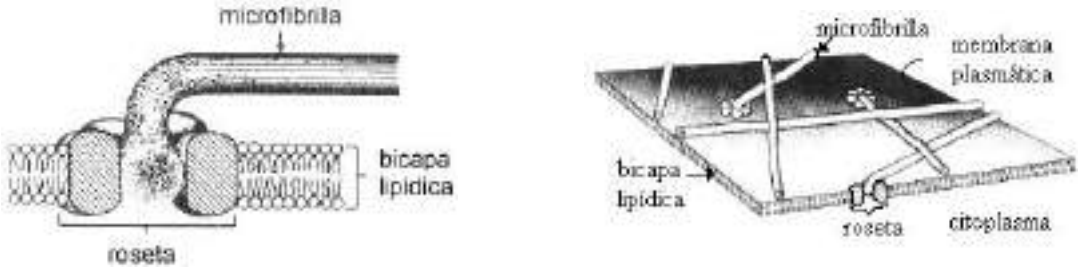
La celulosa es producida por complejos de enzimas sintetizadoras: celulosa-sintasas incluidas en la membrana plasmática en forma de rosetas. Las rosetas de enzimas se extienden de un lado al otro de la membrana plasmática, reciben las moléculas de glucosa sobre el lado citoplasmático de la membrana, y las unen formando las moléculas de celulosa que se depositan sobre el lado externo.

A causa de que las celulosa-sintasas están reunidas en una roseta, las moléculas de celulosa formadas quedan automáticamente alineadas y cristalizan inmediatamente formando microfibrillas.

A medida que las microfibrillas crecen, las rosetas se desplazan en el plasmalema, gracias a su estructura en mosaico fluido. Las microfibrillas se depositan al azar, y quedan entrelazadas (Fig. 7.13).

Cuando se deposita la pared secundaria, las rosetas se agregan en grupos más o menos hexagonales, que tienen hasta 16 filas de rosetas dispuestas geométricamente. El grupo se mueve en la membrana plasmática como una unidad, depositando filas paralelas de microfibrillas.

Fig. 7.13, Diagramas de porciones de membrana plasmática en corte y en vista superficial.



Imágenes de Mauseth. (1988)

La orientación de las fibrillas de celulosa está controlada por los microtúbulos, y su desplazamiento podría ser guiado por ellos. Numerosos estudios han mostrado que los microtúbulos y las microfibrillas están alineados.
La fase fibrilar se deposita únicamente por **aposición** (=adcrustación), es decir por deposición de nuevo material sobre el anterior. La fase amorfa se deposita por **intususcepción** (=incrustación), es decir por intercalación de moléculas en la estructura existente; así se depositan la lignina, la cutina y los taninos.

Crecimiento en extensión

En células que crecen más o menos uniformemente en todas las direcciones (células isodiamétricas) las microfibrillas se depositan formando una red irregular. La pared aparece como una sucesión de redes de microfibrillas, interpretación llamada "teoría de la red múltiple o multinet".
En células alargadas las microfibrillas se depositan en las paredes laterales perpendicularmente al eje de crecimiento de la célula.
A medida que la célula crece, las microfibrillas muestran cambios en su orientación: de una orientación casi horizontal pasan a otra casi vertical cuando terminó el alargamiento. Al mismo tiempo se van depositando por dentro otras capas de microfibrillas con diferente orientación (Fig. 7.14).
Para que las células puedan aumentar de tamaño se requiere un aflojamiento de la estructura que es producido por una proteína enzimática llamada extensina. Esta descompone los polisacáridos de la matriz amorfa permitiendo los cambios de posición de las microfibrillas. La actividad de la extensina está regulada por hormonas llamadas auxinas

Fig. 7.14. Diagrama de capas sucesivas de microfibrillas y su cambio de orientación con el alargamiento celular.

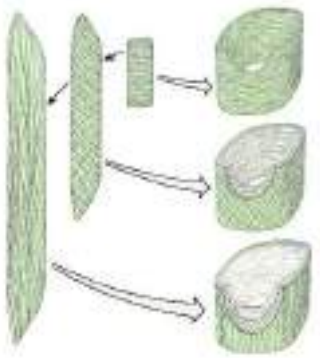


Imagen tomada de Rost *et al*. (1979)

Tema 7.4: Comunicaciones intercelulares

Los protoplastos de las células vegetales al estar rodeados de pared celular tendrían dificultad para intercambiar material y para funcionar armónicamente, si no fuera por la existencia de comunicaciones intercelulares:

- plasmodesmos, campo primario de puntuación
- puntuaciones
  - simples
  - ramificadas
  - areoladas: sin toro y con toro.
- perforaciones.

Plasmodesmos

Son conexiones citoplasmáticas que atraviesan la pared celular entre células contiguas. Al hallarse unidos entre sí los protoplastos de las células vivas por medio de **plasmodesmos**, constituyen un **simplasto** único. El movimiento de sustancias a través de los plasmodesmos se denomina **transporte simplástico**. Las paredes celulares, los lúmenes de las células muertas y los espacios intercelulares que rodean al simplasto formando también un continuo, se contraponen bajo el nombre de **apoplasto**; el movimiento de sustancias en él se conoce como **transporte apoplástico.**

Si se observa un plasmodesmo en sección transversal con MET (microscopio electrónico de transmisión), se ve una doble membrana: la externa es la membrana plasmática, rodeada por una delgada capa de calosa , la interna corresponde al desmotúbulo, que es un túbulo del retículo endoplasmático, entre ambas hay una manga citoplasmática . Los componentes de la cara interna de la biomembrana que forma el desmotúbulo se fusionan entre sí, de manera que el desmotúbulo no tiene lumen. El transporte entre célula y célula está limitado a la "manga citoplasmática" que rodea al desmotúbulo (Fig. 7.15 y 7.16).

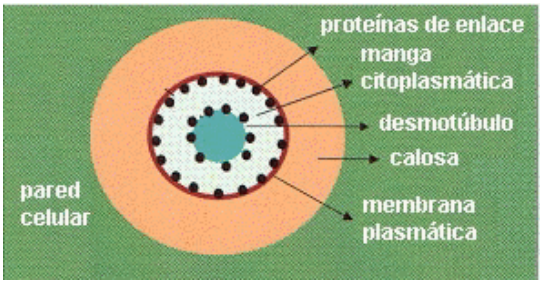


Fig. 7.15, Diagrama de plasmodesmo en transcorte

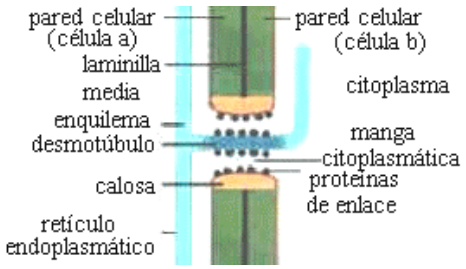


Fig.7.16, Diagrama de plasmodesmo entre dos células

Estudios con microscopía electrónica de alta resolución han demostrado que hay proteínas globulares de enlace ("linking proteins") incrustadas en la membrana plasmática que rodea al plasmodesmo, y en la cara externa del desmotúbulo. Estas proteínas dividen la manga citoplasmática en microcanales que determinan el tamaño máximo de las moléculas que pueden desplazarse por difusión al mismo tiempo que establecen el tráfico selectivo de macromoléculas, que parece ocurrir por un proceso análogo al trasporte núcleo-citoplasmático.

Los **plasmodesmos** primarios se forman durante la citocinesis al mismo tiempo que la pared celular. En casos especiales como los injertos, tejidos cicatriciales, interfase parásito-huésped, se forman plasmodesmos secundarios en lugares donde antes no existían o por modificación de plasmodesmos primarios. No se forman en paredes que al otro lado no tienen células vivas.

Cuando una célula muere engruesa rápidamente la cubierta de calosa en la célula vecina y se oblitera el plasmodesmo. Ocasionalmente los plasmodesmos se ramifican a uno o ambos lados de la laminilla media; en ese caso se forma una cavidad.
Raramente se presentan esparcidos en las paredes primarias, a veces en las que son bastante gruesas, como en las células del endosperma de ciertas semillas como las de *Diospyros*.
Comúnmente están agrupados en zonas adelgazadas, deprimidas de las paredes primarias, constituyendo un **campo primario de puntuación** o puntuación primordial. En el límite del campo primario de puntuación, las microfibrillas se disponen paralelamente, formando un círculo u óvalo (Fig. 7.17).
Los campos primarios de puntuaciones o de punteaduras, también llamadas puntuaciones primordiales, pueden ser tan abundantes que la pared primaria en corte presenta aspecto arrosariado (Fig. 7.18). Sucede especialmente cuando las células adyacentes cooperan estrechamente, como las células del mesófilo y la vaina. En células fisiológicamente aisladas (estomas) el número de plasmodesmos es bajo.

Fig. 7.17, Campo primario de puntuación en vista superficial (foto MEB, microscopio electrónico de barrido)

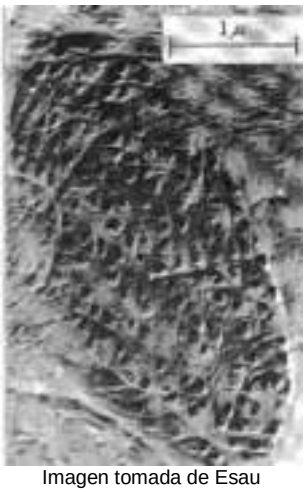


Imagen tomada de Esau

Fig. 7.18, Diagrama de célula en transcorte

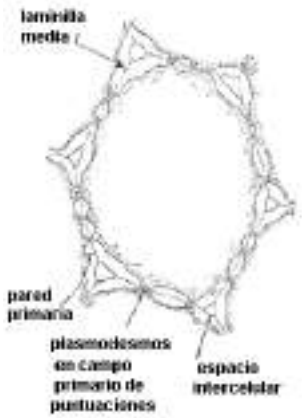


Imagen tomada de Esau

Puntuaciones (punteaduras o alvéolos)

Las puntuaciones son discontinuidades en la deposición de la pared secundaria a nivel de un campo primario de puntuación, aunque también pueden diferenciarse en zonas donde no había campos primarios. Se distinguen dos tipos principales de puntuaciones:

Puntuación simple

La pared secundaria se interrumpe abruptamente. Se presenta en células parenquimáticas, fibras y esclereidas (Fig. 7.19).
Partes: la membrana de cierre o membrana alveolar formada por la laminilla media y pared primaria adelgazada; la cavidad de la puntuación formada por la discontinuidad en la deposición de la pared secundaria, a veces tapizada por una capa verrucosa.
Si la pared secundaria es muy gruesa, la cavidad forma el canal de la puntuación, que va desde el lumen hasta la membrana de cierre. Como el tamaño del lumen se va reduciendo con el incremento en grosor de la pared, pueden fusionarse los canales de dos o más puntuaciones vecinas constituyendo entonces las llamadas **puntuaciones ramificadas** (Fig. 7.20).

Fig. 7.19, Diagrama de campo primario (izq.) y puntuación simple (der.)

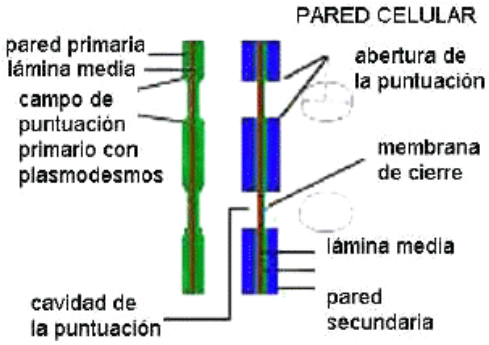
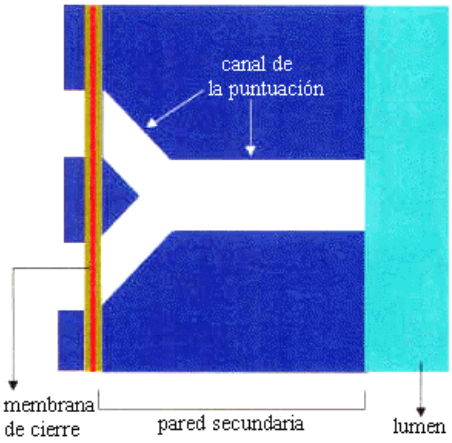


Fig. 7.20, Diagrama de puntuación ramificada



Braquiesclereidas en *Pyrus communis*, pera

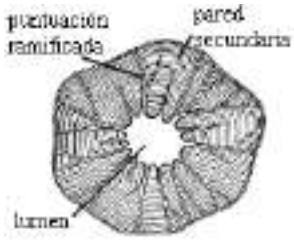


Imagen tomada de Strasburger



Puntuaciones areoladas o rebordeadas

Son aquellas en las que la pared secundaria, al depositarse, hace un reborde o **aréola** formando la **cámara de la puntuación** que se abre al lumen celular a través de la abertura de la puntuación. La forma de la última puede concordar o no con el contorno de la aréola. Son de estructura más compleja y más variada que las simples. Se presentan principalmente en fibrotraqueidas y elementos conductores del xilema (Fig. 7.21).

Cuando la pared secundaria es muy gruesa, se puede diferenciar además de la cámara, el **canal de la puntuación**, con la abertura interna hacia el lumen de la célula, y la **abertura externa** hacia la cámara de la puntuación.

El canal puede tener forma de embudo aplanado, y entonces las aberturas interna y externa difieren: la interna es lenticular o lineal y la externa es pequeña y circular. En un par de puntuaciones, las aberturas internas están frecuentemente dispuestas en cruz, en relación con la disposición inclinada de las fibrillas de celulosa en la pared secundaria (Fig. 7.22).

Fig. 7.21, Esquema tridimensional de puntuación areolada

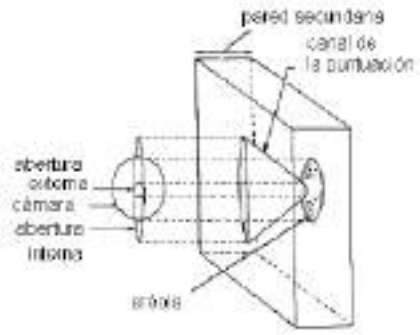
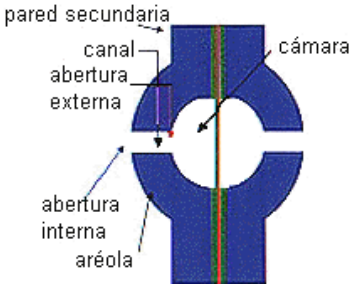


Imagen tomada de Esau

Fig. 7.22, Diagrama de puntuación areolada

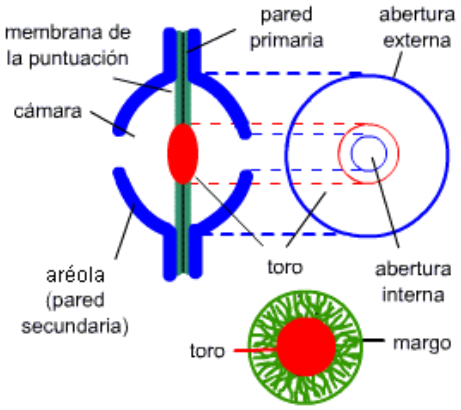


En las coníferas (gimnospermas) y algunas angiospermas (Oleaceae, Ulmaceae, Thymeleaceae) las puntuaciones areoladas presentan **toro**, un engrosamiento central secundario lignificado.

La zona periférica llamada **margo** está formada sólo por las fibrillas dispuestas radialmente, ya que la matriz y la laminilla media han desaparecido por acción enzimática. (Fig. 7.23). En las

angiospermas la membrana de cierre no presenta aberturas visibles al microscopio, y ofrece así una resistencia mayor al transporte del agua.

Fig. 7.23, Puntuaciones areoladas con toro en corte y vista superficial



Leño de pino: puntuaciones areoladas con toro en vista superficial

foto: microscopía óptica foto: MEB

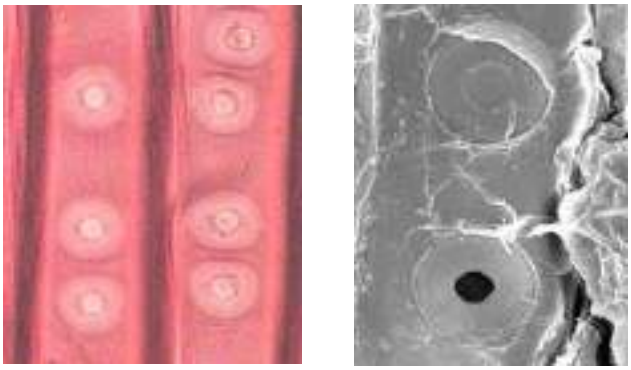


Fig. 7.24, Puntuación areolada funcional (izq.) y aspirada (der.)

En los elementos conductores, el paso del agua de una célula a otra se realiza a través de la puntuación interviniendo el toro en la regulación de dicho mecanismo. Cuando el toro está en posición media, el agua pasa libremente a través del margo; cuando el toro se halla adosado a una de las aberturas de la puntuación, actúa como obturador impidiendo el paso del líquido (Fig. 7.24).

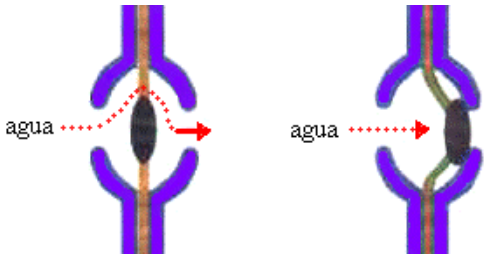


Fig. 7.25, Puntuaciones vestidas

En algunas plantas hay excrecencias muy elaboradas sobre la cara interna de la aréola, y en este caso se habla de puntuación vestida u ornamentada (Fig. 7.25). La superficie interna está cubierta de verrugas o protuberancias ramificadas. Son difíciles de distinguir con microscopio óptico, pero con MEB han sido encontradas en unas 30 familias, entre las que figuran Leguminosas, Mirtáceas, Crucíferas, Litráceas. El incremento de superficie causado por las ornamentaciones mejora la adhesión del agua a las paredes de los vasos, y previene la cavitación (formación de burbujas de aire o embolismos, catastróficos porque interrumpen el flujo de la columna de agua). Las puntuaciones vestidas son comunes en plantas que viven en áreas secas.

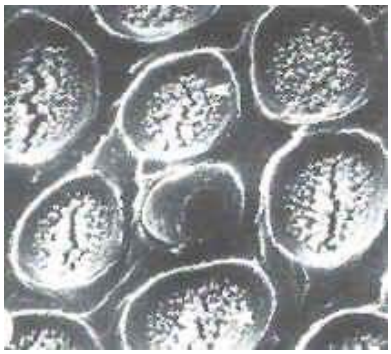
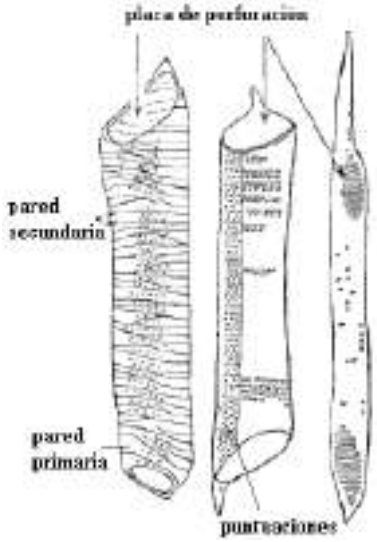


Imagen tomada de Cassens.

Generalmente las puntuaciones en las paredes de células adyacentes se corresponden en posición, es decir que se trata de dos puntuaciones enfrentadas que constituyen un par de puntuaciones. En este caso la membrana de cierre está constituida por la laminilla media compuesta. Si ambas puntuaciones son simples, tenemos un par de puntuaciones simples; si son areoladas, tenemos un par de puntuaciones areoladas. Cuando una puntuación simple se enfrenta con una areolada, tenemos un par de puntuaciones semiareolado.

Fig. 7.26, Vasos del xilema con perforaciones



Perforaciones

Es otro tipo de comunicación intercelular, en el que hay una interrupción de la pared primaria y laminilla media, además de la discontinuidad de pared secundaria.

Se presenta en células de los tejidos de conducción, en los vasos del xilema, donde constituyen las placas de perforación (Fig. 7.26).

Tema7.5: Modificaciones de la Pared Celular

Las modificaciones de la pared no afectan la apariencia de las células sino las propiedades físicas y químicas de las paredes. Las sustancias adicionales se depositan por incrustación o por adcrustación.

INCRUSTACIÓN (= intususcepción)

Es la intercalación de nuevas partículas entre las existentes en la pared.

La celulosa es resistente a la tensión pero no aguanta la compresión. Esto se soluciona en las células de sostén mediante la incrustación de la matriz o fase amorfa con sustancias que la endurecen, por ejemplo: lignina y compuestos minerales.

Lignina. Es uno de los componentes más importantes de la pared secundaria, y después de la celulosa, el polímero vegetal más abundante. La pared secundaria tiene 2/3 de celulosa y 1/3 de lignina. Aumenta la resistencia mecánica. Pueden lignificarse paredes secundarias, primarias y laminilla media. Es un polímero de cuerpos fenólicos (monolignoles) que son exocitados por dictiosomas. Se entrelaza en una red tridimensional alrededor de las microfibrillas. Se reconocen 3 tipos: en monocotiledóneas (alcohol p-cumarílico), en árboles planifolios, dicotiledóneas (alcohol coniferílico y sinapílico) y en árboles aciculifolios, gimnospermas y pteridófitas (alcohol coniferílico). Además tiene distinta composición en células de diferentes partes de la planta.**Compuestos minerales**. Endurecen las paredes que pierden elasticidad y se vuelven frágiles. Los pelos de Cucurbitaceae y Borraginaceae tienen incrustaciones de Carbonato de Ca; la epidermis de gramíneas, ciperáceas y equisetáceas presentan silicatos.

ADCRUSTACIÓN (= aposición)

Las sustancias adicionales se depositan por aposición o acumulación de material, sobre la pared celular, capa a capa, por fuera o por dentro.

Calosa. Es un hidrato de carbono, beta glucano de molécula helicoidal, que se sintetiza en la membrana plasmática, se deposita o destruye con mucha rapidez siempre que sea necesario aislar temporariamente una o más células. Se encuentra en los plasmodesmos, en las placas cribosas del floema, rodeando las células madres del polen, en los tubos polínicos, en las células heridas.

La calosa-sintasa es activada por el Calcio que penetra en la célula; posiblemente, el elevado nivel intracelular de iones Ca^{++} provoca una inversión del complejo de celulosa-sintasa en calosa-sintasa.

Cutina. Compuesto graso que se deposita sobre la pared externa de las células epidérmicas formando una capa llamada **cutícula**, delgada, continua e impermeable.

Suberina. Compuesto graso impermeable, un polímero insoluble, que se deposita por dentro de la pared primaria en finas laminillas que alternan con capas de cera. Se la encuentra en células de la peridermis que constituyen el súber o corcho. Los monómeros se forman en el retículo endoplasmático liso y son secretados por difusión (secreción écrina).

Ceras. Asociadas con suberina y cutina (Figs. 7.27 y 7.28). En muchas frutas como uva y ciruela, y hojas como las de repollo se observan depósitos de cera que forman una película gris clara. Consta de cristales de cera bacilares o tubuliformes. En *Copernicia cerifera* la cantidad de cera de la epidermis de las hojas es tal que se comercializa: las hojas se raspan para obtener la cera de Carnaúba.

Fig. 7.27.Epidermis de *Aloe* con ceras

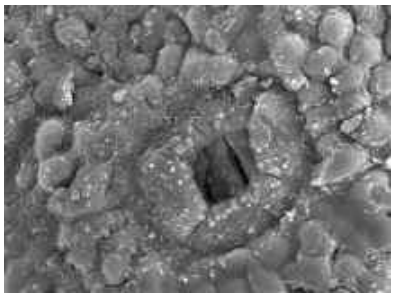


Fig.7.28. Filamentos de cera sobre estoma de caña de azúcar

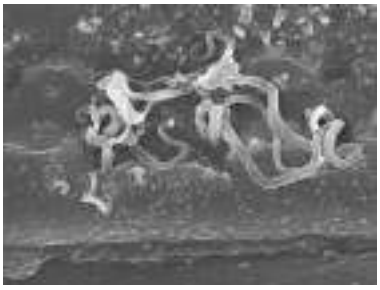
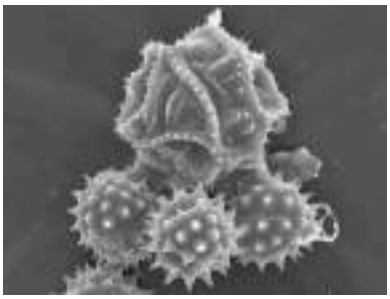


Fig. 7.29. Granos de polen corbicular (de las patas de las abejas melíferas)



Esporopolenina. Químicamente muy resistente, sólo degradable por oxidación, protege el contenido de esporas y granos de polen. Está constituida por terpenos, aparentemente originados por polimerización de pigmentos carotenoides o sus ésteres.

Glosario

ADN: ácido desoxirribonucleico, portador de la información genética, capaz de autoduplicarse y de determinar la síntesis de ARN.

Aminoácido: compuesto orgánico nitrogenado, que constituye las unidades o ladrillos, que forman las moléculas de proteínas.

Amorfa: que no tiene forma determinada; también algo anómalo o irregular.

Degeneración: pérdida de la función de un órgano que, generalmente, va acompañado de su atrofia.

Dictiosoma: orgánulo de células eucarióticas formado por un grupo de vesículas aplanadas.

Enquilema: contenido del RE.

Translocadores: proteínas de membrana que pueden transportar a través de la misma determinadas moléculas.

Excrecencia: protuberancia, prominencia.

Exocitar: expulsar al exterior de la célula.

Fosfolípido: lípido fosforilado; de estructura similar a una grasa, pero tan sólo de dos ácidos grasos enlazados al radical glicerol, con el tercer espacio ocupado por una molécula que contiene fósforo; importante componente de la membranas celulares.

Fúngica: propio de los hongos o relativo a ellos; por ej. células fúngicas.

Glucoproteína: en ella hay tanto enlaces O-glucosídicos (sobre los aminoácidos serina, treonina o tirosina), como N-glucosídicos. Ej.: proteínas de membrana integradas y liberadas al exterior por la célula.

Hemicelulosa: polisacárido parecido a la celulosa, pero más soluble y menos ordenado; se encuentra sobre todo en las paredes celulares.

Hormona: sustancia química producida normalmente en pequeñas cantidades en una parte de la planta, desde donde es transportada a otro lugar en que actúa controlando un proceso de desarrollo específico.

Lípido: un grupo de las muchas moléculas orgánicas no polares que son insolubles en agua pero que se disuelven fácilmente en disolventes orgánicos no polares; los lípidos incluyen a las grasas, los aceites, los esteroides, los fosfolípidos y los carotenoides.

Lumen: la cavidad celular, limitada por las paredes.

Membrana plasmática: membrana que envuelve al protoplasto vivo de todas las células.

MEB: microscopio electrónico de barrido.

Obliterar: tapar; obstruir.

Ópticamente inactivo: es una característica de las sustancias isotrópicas, es decir sustancias que no poseen alto grado de orientación molecular, al ser atravesadas por luz polarizada presentan el mismo índice de refracción; por ej.: la laminilla media es una sustancia isotrópica.

Parental: cada uno de los progenitores, masculino y femenino, de un cruzamiento.

Patógeno: agente que causa una enfermedad.

Polipéptido: molécula compuesta por aminoácidos unidos entre sí por enlaces peptídicos, no tan compleja como una proteína.

Polisacárido: polímero compuesto por muchas unidades de monosacáridos unidas en una larga cadena, como el glucógeno, el almidón y la celulosa.

Refringencia: capacidad de los cuerpos transparentes para refractar la luz.

Reversible: que puede volver atrás.

Secretar: elaborar o despedir las células substancias cualesquiera sin empleo ulterior en los procesos metabólicos del vegetal.

Secuencial: procesamiento en el que cada operación precede a otra y sigue a otra, sin que nunca dos de entre ellas sean simultáneas.

Subcelular: (del prefijo *sub*: bajo). Estructura inferior al nivel celular.

Bibliografía

Berg, L. R. 1997. Introductory Botany, Plants, People and the environment. Saunders College Publishing.

Cassens D.L. 1980. Vestured pits in the New World. Pithecellobium (sensu lato). IAWA bULL. 1(1-2): 59-64.

De Robertis (h.) E.M.F.; J.Hib & R. Ponzio. 1996. Biología Celular y Molecular. Ed. El Ateneo.

Dyson, R.D. 1977. Principios de Biología Celular. Fondo Educativo Interamericano, S.A.

Esau, K. 1972. Anatomía vegetal. Ed. Omega, S.A.

Esau, K.1982. Anatomía de las plantas con semilla. Editorial Hemisferio Sur.

Fahn, A. 1978. Anatomía Vegetal. H. Blume Ediciones.

Mauseth, J.D. 1988. Plant Anatomy. The Benjamin/Cummings Publishing Co., Inc.

Mauseth, J.D. 1991. Botany. An Introduction to Plant Biology. Saunders College Publishing.

Moore, R.; W. Dennis Clark & K.R. Stern. 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.

Nultsch, W. 1966. Botánica General. Editorial Norma.

Raven P.H.; Evert R.F. & S.E.Eichhorn. 1991. Biología de las Plantas, 2 vols. Ed. Reverté, S.A.

Raven P.H.; Evert R.F. & S.E.Eichhorn. 1992. Biology of Plants, 5th ed. Worth Publishers.

Rost, T. L., M.G. Barbour, R.M. Thornton, T.E. Weier & C.R. Stocking. 1979. Botany. A Brief Introduction To Plant Biology. John Wiley & Sons.

Sheeler, P. & D.E. Bianchi. 1980. Cell Biology: Structure, Biochemistry, and Function. John Wiley & Sons.

Strasburger E. y col. 1994. Tratado de Botánica, 8ª ed. castellana. Ediciones Omega S.A.

Tema 8: Citoplasma

Tema 8.1: Citoplasma

En las células eucarióticas o eucitos el citoplasma es la porción de protoplasma que rodea al núcleo.
Está separado de la pared celular por la **membrana plasmática** y de las **vacuolas** por el **tonoplasto**. Contiene numerosos orgánulos y sistemas de membranas. (Fig. 8.1).

Fig. 8.1. Estructura de una célula vegetal

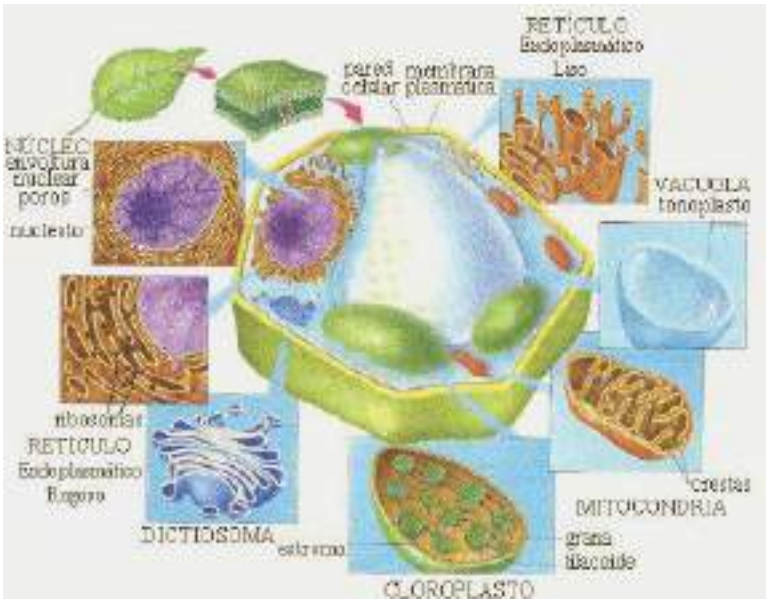


Imagen tomada de Berg. (1997)

La **matriz citoplasmática o citosol** es una masa coloidal químicamente muy compleja: contiene proteínas, lípidos, ácidos nucleicos, hidratos de carbono, sales minerales y otras sustancias solubles en agua que es el componente básico. Puede presentar aspecto homogéneo o tener granulaciones. En él se sintetizan compuestos primarios importantes (aminoácidos, sacarosa, lípidos) y compuestos secundarios como alcaloides. Incluye todos los elementos necesarios para la síntesis de proteínas (ribosomas, ARN mensajero, ARN soluble y enzimas vinculadas con este proceso).

CITOESQUELETO

Técnicas modernas como la fluorescencia y los microscopios electrónicos de alto voltaje, han permitido ver la complejidad del citoplasma de la célula eucariótica. La sustancia base o matriz protoplasmática está atravesada por un **citoesqueleto** flexible (Fig. 8.2), involucrado en la orientación espacial y coordinación de la mayoría de los procesos celulares.
El citoesqueleto está formado por una compleja red de **microfilamentos** de **actina**, proteína arrollada en doble hélice. Los **microtúbulos** también intervienen como componentes del citoesqueleto para determinados procesos (Cavalier-Smith, 1988).
Otros elementos son los **filamentos intermedios**, llamados así por su diámetro, compuestos por proteínas fibrosas; son elementos relativamente estáticos que soportan tensiones, a diferencia de los microfilamentos y microtúbulos, que pueden organizarse y desarmarse rápidamente (Fig. 8.3).

Fig. 8.2. Citoesqueleto, con microscopio de fluorescencia

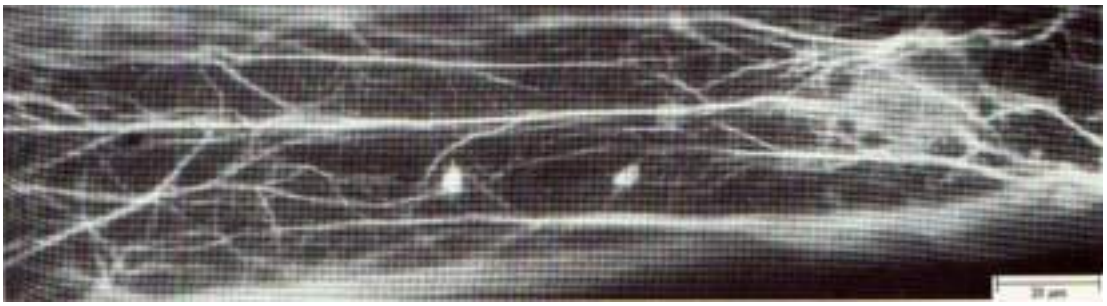


Imagen tomada de Raven et al. (1992)

En el plasma fundamental se encuentra otra proteína: la **miosina**, que colabora con la actina en la producción de fuerzas y movimiento.
En ciertas células vivas puede observarse con microscopio óptico un movimiento o corriente citoplasmática llamada **ciclosis**, que se evidencia cuando los plástidos son arrastrados por ella. El citoesqueleto produce la ciclosis y está vinculado con otros procesos como división celular, crecimiento y diferenciación.
Los componentes del citoesqueleto se ligan a la membrana plasmática y a otras estructuras membranosas mediante proteínas específicas. El complejo membranas-citoesqueleto es un sistema dinámico cuyas funciones principales son mantener y modificar la forma y distribución de los componentes celulares (Medvedev & Markova, 1998).

Fig. 8.3. Elementos del citoesqueleto

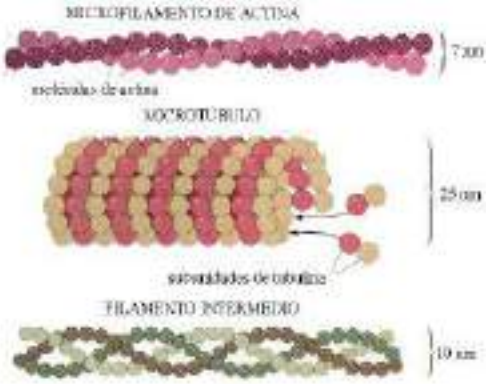


Imagen tomada de Moore et al. (1995)

MICROTÚBULOS

Se los conoce desde 1957. Se encuentran en células eucarióticas, carecen de membrana limitante, y son tubos rectos, huecos, de 240 Å de diámetro, sólo visibles con microscopio electrónico (excepto en la división celular). Están formadas por 2 subunidades de proteínas llamadas **tubulina** α y β ensambladas helicoidalmente en 13 filas y por proteínas asociadas a los microtúbulos [**MAPS**: "microtubule associated proteins"]

Funciones:

1. ***Morfogénesis:*** la forma de algunas prolongaciones o protuberancias celulares se correlaciona con la orientación y distribución de los microtúbulos.
2. ***Motilidad intracelular***: con los otros elementos del citoesqueleto participan en la ubicación y movimiento de orgánulos citoplasmáticos como los dictiosomas.
3. ***Transporte intracelular***: actúan como soporte o carril sobre el cual las proteínas motoras transportan vesículas y moléculas grandes.

La distribución de los microtúbulos en las células es dinámica. Muchas células en división muestran cinco diferentes disposiciones sucesivas: la cortical, la banda preprofásica, el huso mitótico, el fragmoplasto y la disposición radial (Fig.8.12).

Fig. 8.12. Cambios en la disposición de los microtúbulos

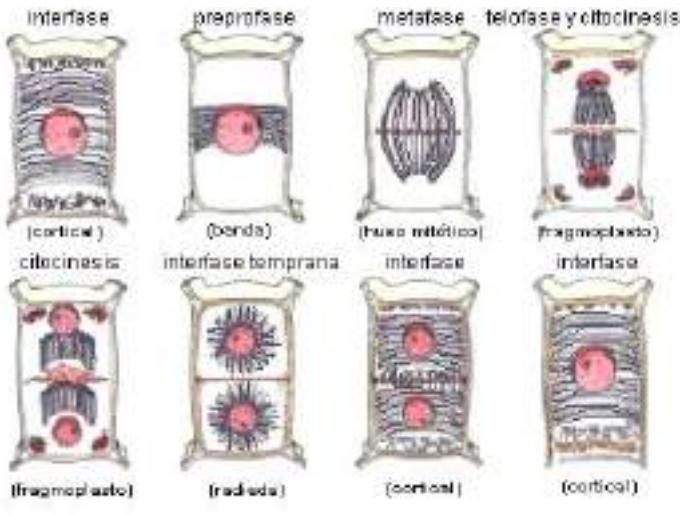


Imagen tomada de Raven. et al (1992)

La disposición cortical se encuentra en el citoplasma periférico de células en crecimiento: los microtúbulos se ubican muy cerca de la membrana plasmática, disponiéndose en forma helicada, con orientación predominante en ángulos rectos a la dirección de elongación celular. Se cree que su función es dirigir la deposición de las microfibrillas de celulosa en las paredes celulares.

En la división celular constituyen el **huso acromático**, y se encargan del desplazamiento de los cromosomas por un proceso de polimerización y despolimerización de las unidades de tubulina que los componen. La disposición radial de microtúbulos es transitoria, se halla en células con núcleo central, ya sea cuando se están preparando para la división o después de la citocinesis (Fig. 8.12). Dicha disposición es duradera en los gametos masculinos que son células sin pared celular.

FLAGELOS Y CILIOS

Son apéndices móviles de las células. En el reino Eukaryota, las rodofíceas y las angiospermas se destacan por la ausencia de flagelos y cilios. Los vegetales más evolucionados que los poseen son *Ginkgo* y Cycadales (gimnospermas), en sus gametos ciliados (Fig. 8.13).
Los **cilios** son cortos y los flagelos son largos, pero todos tienen la misma estructura en todos los eucariontes: están limitados por una membrana que es continuación de la membrana plasmática, y contiene, dentro del citoplasma, un anillo constituido por **9 dobletes o pares de microtúbulos** más **2 microtúbulos centrales** (estructura 9 + 2).

Fig. 8.13. Diagrama de transcorte de flagelo con MET. Fig.8.14. Diagrama de cuerpo basal.

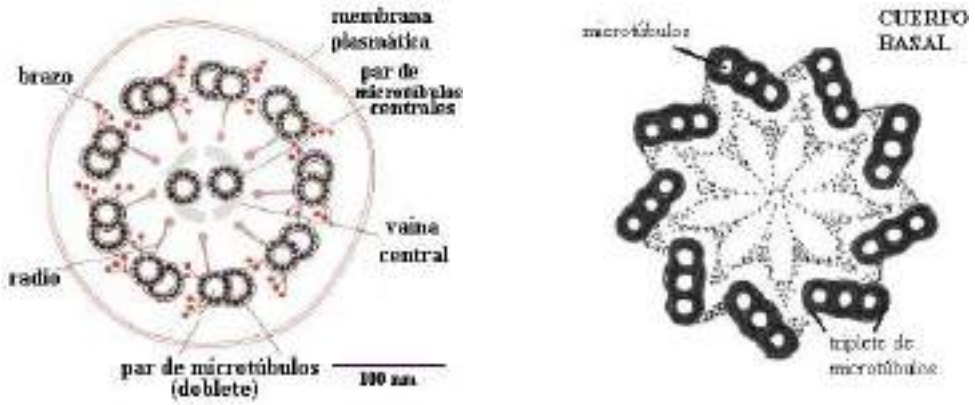


Imagen tomada de Sheeler & Bianchi (1980)

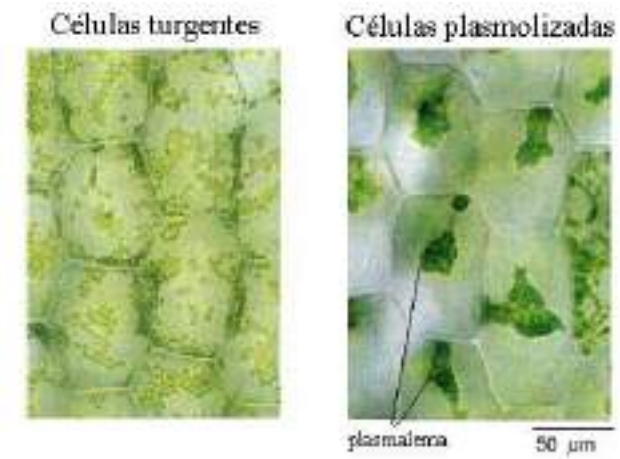
El **cuerpo basal** compuesto por **9 tripletes de microtúbulos** es el centro organizador de los microtúbulos y controla el movimiento de cilios y flagelos (Fig. 8.14). En el momento de la división celular actúa como **centríolo**, organizando la formación del huso acromático.

Tema 8.2: Membranas

MEMBRANA PLASMÁTICA

También llamada **plasmalema**, es la que limita al protoplasto, es diferencialmente permeable y es capaz de realizar transporte activo, impidiendo la salida de algunas sustancias o permitiendo la entrada de otras aún en contra de un gradiente de concentración. En la membrana plasmática se realiza la síntesis de la celulosa y de la calosa. Es muy delgada y flexible (75Å de espesor), en condiciones normales no puede verse al microscopio óptico, porque el contenido celular ejerce presión contra las paredes celulares. Esta presión, llamada **presión de turgencia**, es responsable en gran parte del sostén del cuerpo de la planta.
Cuando el citoplasma se contrae por pérdida de agua la célula sufre **plasmólisis**. Este fenómeno tiene lugar naturalmente cuando la planta se marchita, y puede provocarse colocando las células en un medio de concentración salina mayor que la del citoplasma (como la membrana plasmática es permeable, el agua difunde hacia el exterior). Solamente en esa circunstancia se visualiza la membrana plasmática, con microscopio electrónico, porque ésta se separa de la pared celular (Fig. 8.4).

Fig. 8.4



Imágenes tomadas de Raven et al. (1991)

RETÍCULO ENDOPLASMÁTICO: RE

Es un complejo sistema de membranas plegadas exclusivo del citoplasma de células eucarióticas, visible sólo con microscopio electrónico. Determina un notable aumento de las superficies de reacción intracelulares en las que se realizan los procesos bioquímicos de intercambio y síntesis (Fig. 8.5) y participa en el transporte intracelular de compuestos.
Posee una región especializada que es la envoltura nuclear o carioteca. Está compuesto de **vesículas o sacos aplanados** y **canales** o **túbulos** limitados por una unidad de membrana. El contenido del RE se denomina **enquilema**. Cuando presenta ribosomas adheridos a su superficie el RE se denomina **rugoso o granular**, está relacionado con la síntesis de **proteínas** y **polipéptidos**. Cuando no tiene ribosomas se denomina **RE liso** o **agranular**, y está relacionado con la síntesis de **fosfolípidos** y por ende con el crecimiento de biomembranas de otros orgánulos como dictiosomas, microsomas y vacuolas (Fig. 8.6).

Fig. 8.5. Diagrama del RE liso en una porción de célula

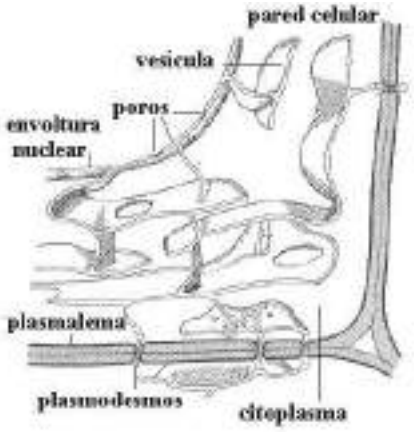


Imagen tomada de Strasburger et al. (1994)

En el retículo endoplasmático se sintetizan **lípidos** y **flavonoides**. También los sillares moleculares de la suberina y la cera que se excretan écrinamente, por transporte acivo. Está bien desarrollado en células glandulares, polen y semillas de oleaginosas .

Fig. 8.6. Diagrama tridimensional del RE

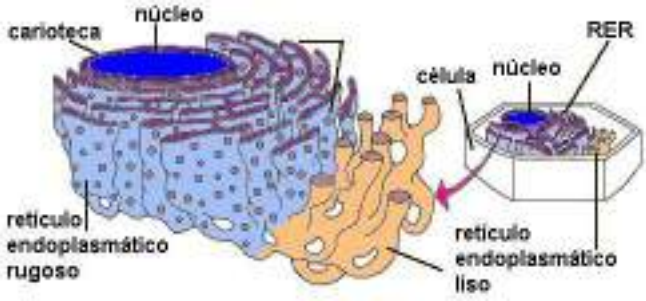


Imagen tomada de Moore et al. (1995)

RIBOSOMAS

Son partículas de 170-230 A de diámetro, visibles solamente con microscopio electrónico, en los cuales ocurre la síntesis de proteínas a partir de aminoácidos.

Los ribosomas de las células procarióticas son de menor tamaño y densidad (valor de sedimentación 70S) que los de las células eucarióticas (valor de sedimentación 80S) Están formados por dos porciones o subunidades, una pequeña y una grande, que al acoplarse dejan entre ambas un canal por el que se desliza el ARN mensajero. Contienen cantidades más o menos equivalentes de proteínas y ARN. (Fig. 8.7).

Fig. 8.7. Ribosomas



Imagen tomada de Raven. et al. (1992)

La información necesaria para la síntesis de proteínas está en el ADN, que tiene la capacidad de duplicarse (Fig.8.8, **1**) y de actuar como matriz para síntesis del ARN (**transcripción** - Fig.8.8, **2**). El ARN formado pasa al citoplasma (Fig.8.8, **3**) y se asocia a los ribosomas (Fig.8.8, **4**) donde se sintetizan las proteínas. Muchas de ellas son enzimas que regulan el metabolismo celular (Fig.8.8, **5**) y otras ingresan al núcleo (Fig. 8.8, **6**) donde intervienen en procesos vinculados con el ADN. Los ribosomas pueden estar libres en el citoplasma (Fig.8.8, **4**) o sobre membranas del RE (Fig.8.8, **7**), en cuyo caso los polipéptidos o proteínas se acumulan en el enquilema (Fig.8.8, **7** y Fig. 8.8a).

Fig. 8.8. Etapas de la síntesis de proteínas

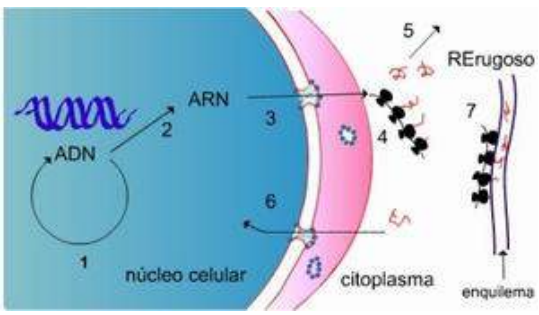


Imagen modificada a partir de Strasburger. Et al. (1994

Fig. 8.8, a. Esquema tridimensional del retículo endoplasmático rugoso, mostrando la síntesis de proteínas.



Imagen tomada de Leroy, (1991).

DICTIOSOMAS

Fig. 8.9. Dictiosoma



Imagen tomada de Moore et al.

Son orgánulos compuestos por 2-8 cisternas circulares aplanadas de 0,5-4 µm de diámetro, cada una limitada por una membrana simple. No hay continuidad entre ellas pero sin embargo conservan una distancia mínima entre sí. Su estructura es visible solamente con microscopio electrónico.
Los **dictiosomas** muestran una polaridad en su funcionamiento. Tienen una **cara distal** o **secretora** o **trans** donde constantemente se producen vesículas hasta la fragmentación total de la cisterna; en la **cara proximal** o **formativa** o **cis** se produce la adición de nuevas cisternas generalmente a partir del RE. (Fig. 8.9).

El margen de cada cisterna a menudo aparece perforado por el desprendimiento de vesículas. Cuando la perforación es extensiva, la porción correspondiente de la cisterna aparece como una red, lo que se refleja en el nombre del orgánulo (*diction* = red).
Las vesículas dictiosómicas sintetizan en parte productos del metabolismo y los transportan a los lugares de excreción o acumulación. Por ejemplo: en los dictiosomas se ligan las proteínas sintetizadas en el RE rugoso con azúcares, transformándose en glucoproteínas que se excretan e incorporan a la fase amorfa de la pared celular.
Los dictiosomas aportan todo el material que forma la fase amorfa o matriz de la pared celular (compuestos pécticos, polisacáridos no celulósicos, lignina), es por eso que se observan en abundancia en células en división o en células donde el crecimiento es muy activo: tubo polínico, células de la caliptra en la raíz. Los productos se acumulan en las vesículas dictiosómicas, y cuando éstas llegan a la membrana plasmática, su contenido es liberado al exterior por **exocitosis**, y su membrana se fusiona con la membrana plasmática.
De la misma forma se excretan al exterior otros productos como mucílagos en los ápices radiculares, o las secreciones de las células glandulares y el néctar.
El conjunto de dictiosomas de una célula es llamado **aparato de Golgi**, y los dictiosomas suelen denominarse como **cuerpos de Golgi.**

VESÍCULAS RECUBIERTAS O ACANTOSOMAS

Tienen un diámetro de alrededor de 100 nanómetros, son de los compartimentos más pequeños de la célula. Aparentemente constituyen un sistema para reciclar el exceso de membrana plasmática que se produce por el agregado de vesículas secretoras durante la formación de paredes engrosadas. Ciertas regiones de la membrana plasmática se condensan y forman las **vesículas recubiertas** o **acantosomas**, que se separan de la misma e ingresan al citoplasma. Se forman rápidamente y desaparecen enseguida (Fig. 7.3).

SISTEMA DE ENDOMEMBRANAS

Es el conjunto de membranas citoplasmáticas internas: fundamentalmente **RE**, **dictiosomas**, **membrana plasmática** y **vacuolas**, y constituye una unidad funcional.
Son estructuras móviles, continuamente cambiantes, con el RE como fuente de crecimiento de las mismas. No participan en él los plástidos ni las mitocondrias, probablemente tampoco los microsomas (Fig. 8.10).

Fig. 8.10. Flujo de membranas

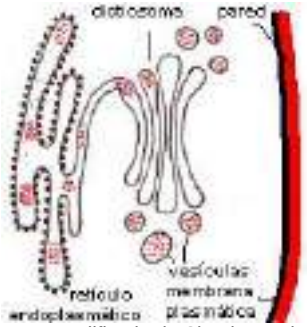


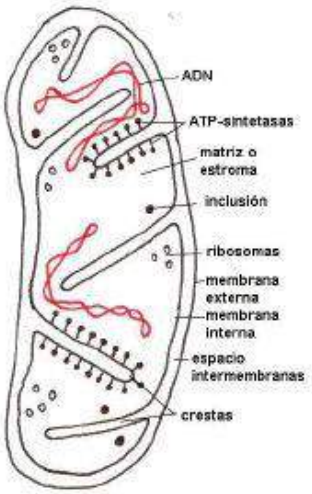
Imagen modificada de Sheeler & Bianchi (1980).

Tema 8.3: Mitocondrias

MITOCONDRIAS

Miden 0,5-4 µm. Están en todas las células vegetales. Con los mayores aumentos del microscopio óptico se ven apenas como esferitas o bastoncitos. Con el microscopio electrónico se ven como cuerpos esféricos, alargados, a veces lobulados (Fig. 8.15).
Tienen doble membrana, la externa es lisa y la interna presenta estructuras membranosas llamadas **crestas** que son repliegues en forma de dobleces o dedos de guante. El espacio interno se denomina **matriz** o **estroma mitocondrial**; allí se encuentran dos o más moléculas circulares de **ADN** y **ribosomas**.

Fig. 8.15. Diagrama de la estructura de una mitocondria con MET



Su función es descomponer compuestos orgánicos fijando una parte esencial de la energía liberada en forma de ATP (adenosíntrifosfato), con enlaces químicos rico-energéticos. Las ATP-sintasas se localizan sobre las crestas, en los oxisomas. Esta energía se consume en las reacciones celulares: síntesis, transporte activo de membrana, desplazamiento, etc.

TEORÍA ENDOSIMBIÓNTICA

Fig 8.16. Estructura comparada de procariotas, cloroplastos y mitocondrias

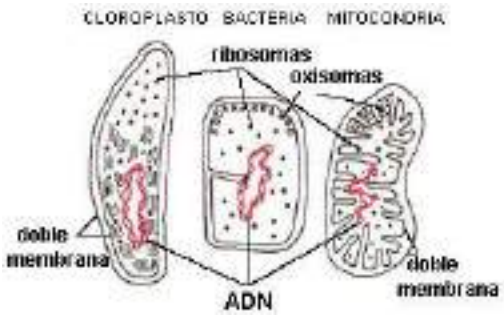


Imagen tomada de Dyson (1977)

La estructura de las mitocondrias y cloroplastos es muy similar a la de las células procarióticas (Fig. 8.16). Según la teoría endosimbiónticas las mitocondrias y los plástidos se originaron filogenéticamente como procariotas autónomos, las mitocondrias a partir de eubacterios (procariotas aerobios heterotróficos) y los plástidos de cianobacterios (procariotas fotosintéticos). Estos procariotas habrían sido fagocitados por células huésped ancestrales iniciando una simbiosis permanente (Fig. 8.17).

Cada vez hay más pruebas estructurales que corroboran esta teoría (ribosomas 70S, ADN circular sin histonas, características del ARN; sólo una ARN-polimerasa sensible al antibiótico rifamicina). Esta teoría no ofrece explicación para el origen del núcleo eucariótico.

Fig. 8.17. Teoría endosimbiótica

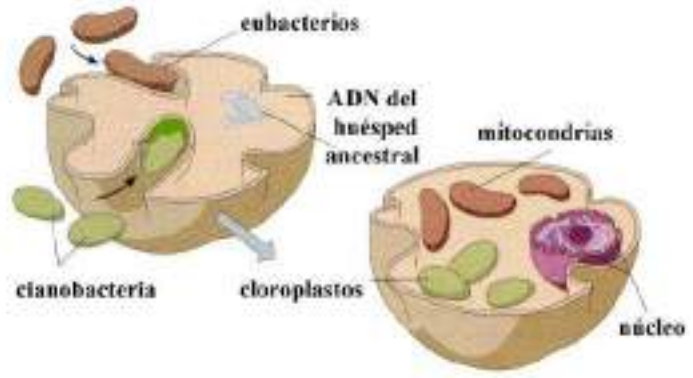
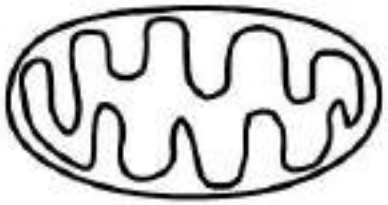


Imagen ligeramente modificada de Moore et al. (1995)

Fig. 8.18. División de una mitocondria

Estos orgánulos se originan únicamente a partir de otras mitocondrias o plástidos, por fisión (alargamiento y división por estrangulación), en forma semejante a la división de los procariotas (Fig. 8.18).



Tema 8.4: Plástidos

Son orgánulos característicos de las células eucarióticas vegetales . Tienen forma y tamaño variados, están envueltos por una doble membrana y tienen ribosomas semejantes a los de los procariotas.
Se forman a partir de proplastos, que son los plástidos de células jóvenes.

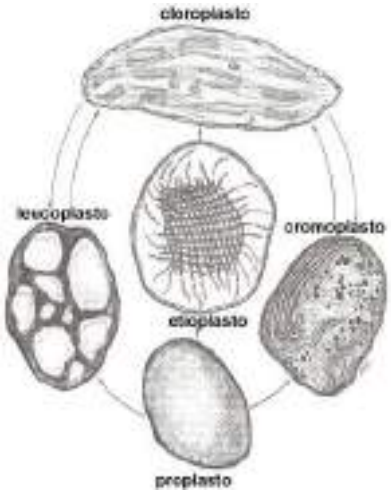
En ciertas especies hay pocos proplastos en las células meristemáticas, y entonces sucede que algunas células hijas no reciben proplastos en la división celular y la progenie de estas células no tiene cloroplastos.
Cuando ésto ocurre en hojas en desarrollo, las hojas tienen parches blancos, sin cloroplastos, y se las denomina hojas variegadas.

Los plástidos se clasifican de diferentes maneras.
Los tipos principales son:

- **con pigmentos**: cloroplastos, gerontoplastos y cromoplastos.
- **sin pigmentos**: leucoplastos.

Cada uno puede tener características de dos grupos o transformarse uno en otro (Fig.8.19), con excepción de los gerontoplastos, que son los cloroplastos envejecidos, senescentes.

Fig. 8.19. Transformaciones de los plástidos



Ver Imagen de Rost et al (1979)

Clasificación de los plástidos

- cloroplastos y gerontoplastos
- Plástidos
  - **con pigmentos**
    - etioplastos
    - **cromoplastos**
      - globulosos
      - fibrilares o tubulosos
      - cristalinos
      - membranosos
  - **sin pigmentos**
    - **leucoplastos**
      - proplastos
      - amiloplastos
      - proteinoplastos
      - oleoplastos o elaioplastos

Cloroplastos. En las plantas vasculares miden 4-8 micras, y observados con microscopio óptico generalmente tienen forma de gránulos. Están especialmente bien desarrollados en las hojas.
Estudiándolos con microscopio electrónico se puede apreciar que están limitados exteriormente por una doble membrana e internamente están diferenciados en 2 componentes principales: un **sistema de membranas** y una **matriz** o **estroma**. El estroma está compuesto por proteínas, contiene ARN y ADN concentrado en nucleoides. Cada cloroplasto presenta varios nucleoides con 2-5 moléculas circulares de ADN, fijadas a la membrana. En el estroma se produce la elaboración de hidratos de carbono, así como la síntesis de algunos ácidos grasos y proteínas (Fig. 8.20).

Fig. 8.20, a. Diagrama de la estructura de cloroplasto vista con MET



Imagen modificada de Mauseth

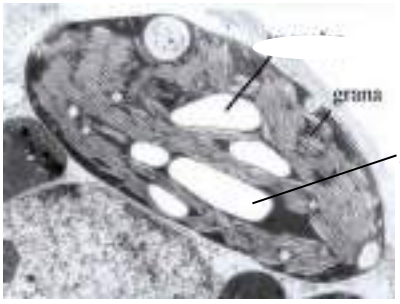
Fig. 8.21. Diagrama de un grupo de tilacoides



Imagen tomada de Strasburger. et al (1994)

El sistema de membranas consiste de bolsas aplanadas llamadas **tilacoides**, que se originan de la membrana interna de la envoltura. Su grado de desarrollo varía, en plantas superiores están diferenciados en **grana-tilacoides**: pilas de tilacoides en forma de discos, y **estroma-tilacoides** que atraviesan el estroma entre los grana interconectándolos (Fig.8.21).

Fig 8.20, b. Fotografía de un cloroplasto de soja con microscopio electrónico de transmisión (MET)



Gentileza de Marisa Otegui

No hay cloroplastos sin grana en plantas superiores: aún los cloroplastos de la vaina fascicular de plantas con fotosíntesis C_4 tienen granas pequeños y escasos. La **clorofila**, pigmento fotosintéticamente activo generalmente asociado con pigmentos carotenoides, está localizada en las membranas tilacoides. En los grana se distinguen con microscopio electrónico de transmisión (MET) unos gránulos que se denominan **quantosomas**, considerados como las unidades morfológicas de la fotosíntesis.
Los cloroplastos senescentes, amarillos por la presencia de carotenoides, que aparecen en las hojas otoñales, se llaman **gerontoplastos**. Son la etapa final, irreversible, del desarrollo.
Los **etioplastos** se forman a partir de los proplastos en plantas cultivadas en la oscuridad. En ellos, los tilacoides se disponen formando un cuerpo prolamelar, semicristalino. Al ser expuestas las plantas a la luz, los etioplastos se transforman en cloroplastos (Fig. 8.19).

Cromoplastos. Las plantas terrestres no angiospérmicas son básicamente verdes; en las Angiospermas aparece un cambio evolutivo llamativo, la aparición de los cromoplastos, con la propiedad de almacenar grandes cantidades de pigmentos carotenoides.
Contienen pigmentos como **carotina** (amarillo o anaranjado), **licopina** (rojo), **xantofila** (amarillento). Se encuentran en pétalos (*Tropaeolum*) u otras partes coloreadas como frutos (tomate, pimiento) y raíces (zanahoria). Tienen forma muy variada: redonda, ovalada, de huso, ameboides. La transformación se produce por síntesis y localización de pigmentos carotenoides acompañada de modificación o desaparición del sistema de tilacoides. Ocurre normalmente con la maduración de frutos como el tomate y la naranja. La diferenciación de un cromoplasto no es un fenómeno irreversible, en la parte superior de raíces de zanahoria, expuestas a la luz, los cromoplastos pueden diferenciarse en cloroplastos perdiendo los pigmentos y desarrollando tilacoides.

Fig. 8.22. Estructura de los cromoplastos

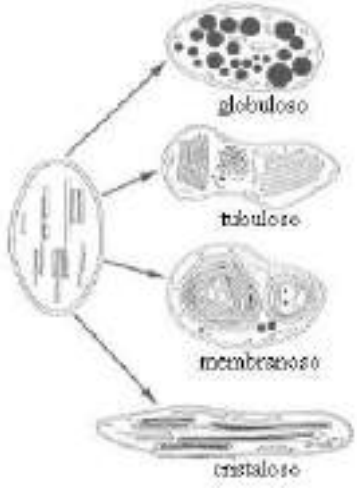


Imagen tomada de Strasburger. et al (1994)

Hay cuatro categorías de cromoplastos según su estructura (Fig. 8.22):

- globulosos: los pigmentos se acumulan en gotas junto con lípidos: *Citrus, Tulipa*.
- fibrilares o tubulosos: los pigmentos se asocian con fibrillas proteicas: *Rosa, Capsicum annuum*.
- cristalosos: los pigmentos se depositan como cristaloides asociados con las membranas tilacoides: tomate, zanahoria.
- membranosos: membranas arrolladas helicoidalmente: *Narcissus*

Leucoplastos. Son plástidos no coloreados que muchas veces almacenan ciertos productos vegetales: **almidón** (amiloplastos), **proteínas** (proteinoplastos) y **grasas** (elaioplastos u

oleoplastos). Se hallan en órganos incoloros o no expuestos a la luz. También se suelen incluir aquí los proplastos.

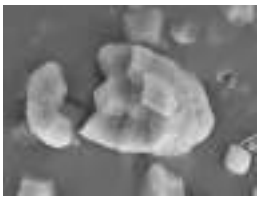
- **Amiloplastos**. El almidón se forma en los cloroplastos durante la fotosíntesis. Después es hidrolizado y se resintetiza como almidón de reserva en los **amiloplastos** o **granos de almidón**. Estos tienen forma muy variada, esféricos, ovales, alargados (en forma de fémur), y normalmente muestran una deposición en capas alrededor de un punto, el **hilo**, que puede ser **céntrico** (gramíneas y leguminosas) o **excéntrico** (*Solanum*) (Fig. 8.23). Cuando hay más de un hilo se forman **granos compuestos** (*Avena, Oryza*) (Fig. 8.24). El grano de almidón es un esferocristal que con luz polarizada muestra la figura de la cruz de Malta; se tiñe de azul-negro con compuestos iodados.
- **Proteinoplastos**. Son frecuentes en los elementos cribosos del floema. Pueden presentar las proteínas en forma de cristales o filamentos (Behnke 1981 y 1991).

Fig. 8.23. Estructura de los amiloplastos

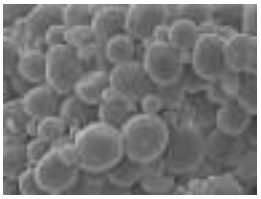


Imagen tomada de Nultsch

Fig. 8.24. Granos de almidón fotografiados con MEB



Granos de almidón en arroz*, Oryza sativa*



Granos de almidón en maíz, *Zea mays*

Tema 8.5: Vacuolas y Sustancias Ergásticas

VACUOLAS

Son un componente típico del protoplasto vegetal. En una célula adulta las vacuolas ocupan casi todo el interior de la célula limitando el protoplasma a una delgada capa parietal (Fig. 7.7). A veces hay varias vacuolas y el citoplasma se presenta como una red de finos cordones conectados a la delgada capa de citoplasma que rodea al núcleo (Fig. 8.25). Las únicas células vegetales conocidas que carecen de vacuolas son las células del tapete en las anteras.
La membrana que limita la vacuola, el **tonoplasto** es selectivamente permeable, e interviene especialmente en el mantenimiento de la turgencia celular y en el crecimiento. La habilidad de las vacuolas de captar y almacenar agua permite crecer a las plantas, con muy poca gasto de material.

Los animales, en cambio, deben elaborar protoplasma, con toda su complejidad, para crecer. Se piensa que la vacuolización permitió a los vegetales ocupar tierra firme al poder contar las células con un generoso depósito de agua.
El contenido de la vacuola es el **jugo celular** y está constituido por agua y una variedad de compuestos orgánicos e inorgánicos:

a) **de reserva** como azúcares y proteínas;
b) **de desecho** como cristales y taninos;
c) **venenos** (alcaloides y determinados glucósidos) que sirven a la planta de defensa contra los herbívoros;

d) **ácido málico** en plantas CAM;
e) **pigmentos hidrosolubles** como antocianos (rojo, violeta, azul) (Fig. 8.25), que dan su color característico a muchos órganos: coloración otoñal del follaje, pétalos de malvón, rosa, petunia, frutas como uvas, ciruelas, cerezas, hojas pardo-rojizas como repollos, raíces como la de la remolacha azucarera.
Las betacianinas dan colores rojizos a las flores de Bougainvillea, Portulacaceae y Cactaceae. Sirven para atraer a los insectos polinizadores y también como protectores frente a la radiación.

Fig. 8.25. Célula con antocianos en el jugo celular

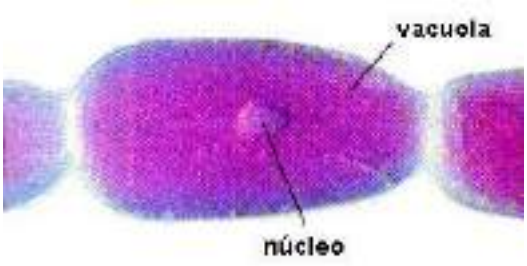


Imagen tomada de Berg (1997)

Fig.8.26. Origen y función de vacuolas autofágicas

Las vacuolas actúan también como **lisosomas**, orgánulos digestivos capaces de descomponer y reciclar los componentes de orgánulos innecesarios.

Pequeñas vacuolas se fusionan con los orgánulos que deben desaparecer, y los digieren por medio de las enzimas proteolíticas e hidrolíticas que contienen.

Este proceso se llama **endocitosis**. Las vacuolas autofágicas se originan a partir de vesículas desprendidas del RE. También participan los dictiosomas. (Fig. 8.26).

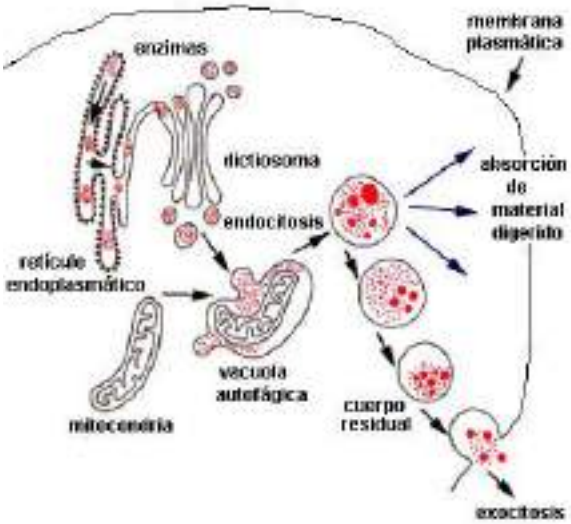


Imagen modificada a partir de Sheeler & Bianchi. (1980)

SUSTANCIAS ERGÁSTICAS

Su nombre proviene del griego "*ergon*", trabajo, es decir que son productos del metabolismo celular, de reserva o de desecho, que se acumulan en la pared celular, en las vacuolas o en plástidos.

- **Carbohidratos**. La hemicelulosa se acumula en la fase amorfa de la pared celular. El almidón es el carbohidrato de reserva de las plantas superiores, es el más abundante en el mundo vegetal después de la celulosa; se acumula en los amiloplastos. Es el alimento básico más importante de la humanidad. El almidón se encuentra en células parenquimáticas de corteza, médula y tejidos vasculares de tallos y raíces; en el parénquima de frutos, hojas, rizomas, tubérculos o cotiledones carnosos y en el endosperma de las semillas. Se obtiene almidón comercial de *Manihot esculenta* (mandioca), *Solanum tuberosum* (papa), y del tronco de la palmera sago, *Metroxylon sagu*.
- **Cristales**. Se forman generalmente en las vacuolas, y se los considera como productos de excreción, aunque se ha comprobado que en ciertos casos el calcio es reutilizado.

Oxalato de Ca es el componente más común de los cristales vegetales, y resulta de la acumulación intracelular de Calcio. Los cristales tienen forma de **arena cristalina**, de agujas en los **rafidios**, columnas en los **estiloides** (*Eichhornia crassipes*), prismática en los cristales **prismáticos** simples o compuestos: las **drusas** (Fig. 8.27).
El aspecto y la localización de los cristales puede tener importancia taxonómica. En *Nymphaea* las astroesclereidas foliares presentan cristales prismáticos entre las paredes primarias y secundarias (Franceschi & Horner Jr., 1980). En las cámaras de aire del tallo de *Myriophyllum* hay cristales

que aparentemente son extracelulares, pero con MEB se ve que inicialmente están rodeados por la pared celular (Fig. 8.28).

Fig. 8.27. Cristales de oxalato de calcio

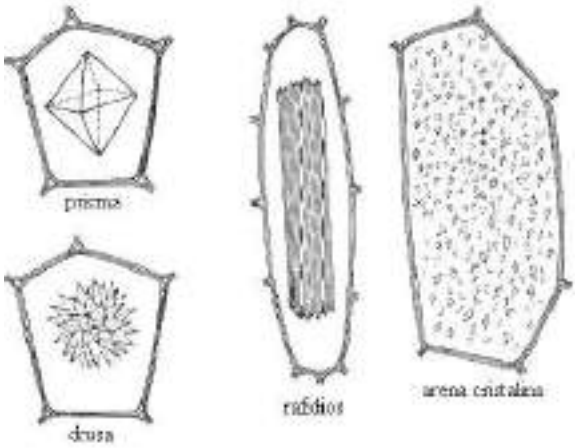
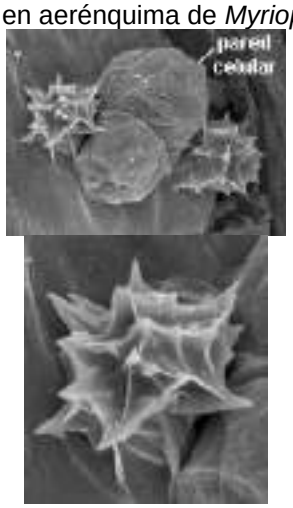
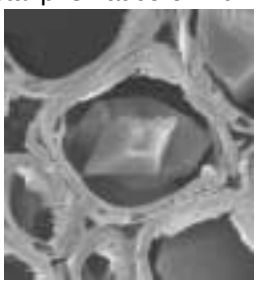


Imagen tomada de Nultsch (1966)

Fig. 8.28. Cristales con MEB
Drusas en aerénquima de *Myriophyllum*



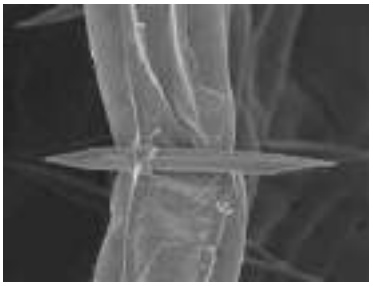
Cristal prismático en *Turnera*



Rafidios en *Eichhornia*



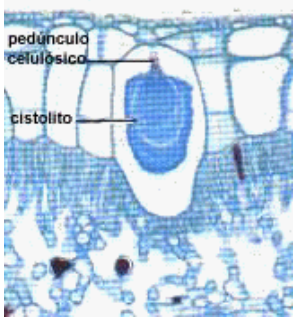
Estiloide en *Eichhornia*

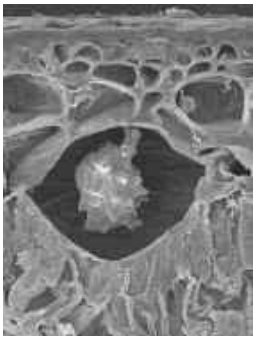


La formación de cristales está controlada por las células, frecuentemente con núcleos poliploides, citoplasma rico en vesículas, plástidos pequeños. La cristalización está asociada con algún tipo de sistema de membranas: se forman complejos membranosos en el interior de la vacuola, que luego originan las cámaras en las que se desarrollan los cristales. También pueden formarse en vesículas derivadas de los dictiosomas o del RE o producidas por invaginación de la membrana plasmática (Franceschi & Horner Jr., 1980).
Los cristales de **carbonato de Ca** no son comunes en las plantas superiores. Generalmente están asociados con las paredes celulares formando cistolitos, sobre un pedúnculo celulósico silicificado (Fig.8.29).

Fig.8.29, Cistolitos en transcorte de hoja de *Ficus*

Microscopía óptica Micr. electrónica de barrido (MEB)





En ciertas células de la epidermis de monocotiledóneas llamadas células silícicas, se forman cuerpos de **sílice** de forma característica: en las gramíneas son amorfos, generalmente no angulares.

- **Proteínas:** Las proteínas de reserva de las semillas, generalmente se almacenan en vacuolas. Son sintetizadas en el RE rugoso, de donde pasan a los dictiosomas. Estos después confluyen en grandes vacuolas de proteína de reserva. Las vacuolas se convierten en un cuerpo proteico sólido o **grano de aleurona** a la madurez del tejido de reserva, por ejemplo en los cotiledones de semillas de Leguminosas y en la capa de aleurona del cariopse de las Gramíneas. Cada grano de aleurona está limitado por el tonoplasto, y puede tener una matriz amorfa, o una matriz que incluye un cristaloide proteico y un globoide amorfo no proteico (Fig.8.30).
- **Grasas, aceites y ceras.** Son sustancias ergásticas comercialmente importantes. Las grasas y aceites son formas de almacenamiento de lípidos; se forman gotas en el citoplasma (glóbulos lipídicos) o se almacenan en los elaioplastos. Son frecuentes en la pulpa de la aceituna, en los cotiledones del girasol y del maní. Las células del endosperma del ricino presentan una vacuola central cargada de aceite (Fig.8.30).
  Las ceras se encuentran generalmente como capas protectoras de la epidermis .

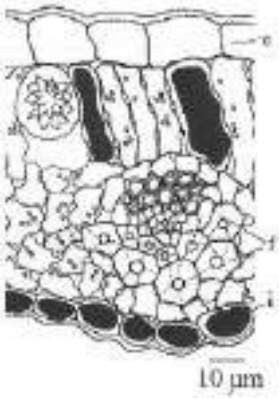
Fig.8.30. Células de endosperma de ricino, *Ricinus communis*



Imagen modificada a partir de Strasburger.

- **Taninos**: Son un grupo heterogéneo de derivados fenólicos, muy frecuentes en el cuerpo vegetal, aparecen en las vacuolas como gránulos finos o gruesos, o cuerpos de formas variadas, de color amarillo, rojo o marrón, o pueden impregnar las paredes. Abundan en hojas, tejidos vasculares, peridermis, frutos inmaduros, cubiertas seminales y tejidos patológicos. Impiden el crecimiento de hongos y microorganismos cuando ocurren lesiones en el duramen y el ritidoma.
  Tienen importancia comercial en la industria de la curtiembre.
  Pueden estar en células especiales, **idioblastos tánicos** o en las células epidérmicas (Fig.8.31).

Fig.8.31. idioblastos tánicos



Glosario

Antociano: compuesto orgánico de origen vegetal, forma pigmentos rojos, violetas y azules que dan color a las flores y frutos.

Betacianina: compuesto orgánico de origen vegetal que forma pigmentos de colores rojizos.

Coloidal: sistema formado por partículas finas en suspensión.

Duramen: madera oscura, formada por células muertas, que ya no cumplen funciones de transporte.

Écrina: mecanismo de secreción en el cual el producto secretado atraviesa el plasmalema.

Elongación: aumento de la longitud.

Enzima hidrolítica: cataliza la escisión o desdoblamiento de un enlace mediante hidrólisis.

Enzima proteolítica: toda enzima que hidroliza, con distinto grado de especificidad, las proteínas nativas o fragmentos peptídicos.

Fluorescencia: propiedad que tienen ciertos cuerpos de transformar la luz que reciben en radiaciones de mayor longitud de onda.

Hidrolizado: que ha sufrido hidrólisis, proceso por el cual un compuesto químico es desdoblado por la acción del agua.

Homogéneo: de aspecto uniforme; que se halla en una sola fase.

Oxisoma: partícula elemental ubicada sobre la membrana interna de las mitocondrias.

Ritidoma: conjunto de tejidos muertos que recubren el tronco y las ramas de un árbol.

Selectivamente permeable: membrana permeable al agua y a algunos solutos pero no a otros. También denominada membrana semipermeable.

Senescente: que envejece.

Tapete: tejido que rodea a los sacos polínicos en la antera.

Transporte activo: mecanismo específico de permeabilidad celular que implica consumo de energía.

Turgencia: una célula viva está turgente cuando a causa de la presión interna del protoplasma tiene la membrana plasmática tensa.

Bibliografía

Behnke, H.-D. 1981.Sieve elements characters. Nordic J.Bot. 1: 381-400.

Behnke, H.-D. 1991.Distribution and evolution of forms and types of sieve element plastids in the Dicotyledons. Aliso 13:167-182

Berg, L. R. 1997. Introductory Botany, Plants, People and The Environment. Saunders College Publishing.

Cavalier-Smith.1988. Eukaryote cell evolution. Proc. XIV International Bot. Congress: 203-223.

De Robertis, E. M. F. (h.), J. Hib & R. Ponzio. 1996. Biología Celular y Molecular. Ed. El Ateneo.

Dyson, R. D. 1977. Principios de Biología Celular. Fondo Educativo Interamericano, S. A.

Esau, K. 1982. Anatomía de las plantas con semilla. Editorial Hemisferio Sur.

Franceschi, V. R. & H.T. Horner Jr. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. Bot. Rev. 46 (4): 361- 427.

Leroy, F. 1991. Mikrokosmos. Einblicke in die Welt der Zellen. Verlag Waldemar Kramer.

Mauseth, J. D. 1991. Botany. An Introduction to Plant Biology. Saunders College Publishing.

Medvedev, S. S. & I. V. Markova. 1998. The Cytoskeleton and Plant Polarity. Russian J. Pl. Physiol. 45(2): 154-164.

Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern. 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.

Nultsch, W. 1966. Botánica General. Editorial Norma.

Raven, P.H., R. F. Evert & S. E. Eichhorn. 1992. Biology of Plants, 5th ed. Worth Publishers.

Rost, T. L., M. G. Barbour, R. M. Thornton, T. E. Weier & C. R. Stocking. 1979. Botany. A Brief Introduction To Plant Biology. John Wiley & Sons.

Sheeler, P. & D. E. Bianchi. 1980. Cell Biology: Structure, Biochemistry, and Function. John Wiley & Sons.

Strasburger, E. y col. 1994. Tratado de Botánica. 8ª ed. castellana. Ediciones Omega S.A.

Tema 9: Núcleo Celular

Tema 9.1: Núcleo

Es un orgánulo típico de células eucarióticas (Fig. 9.1). En las células procarióticas se denomina **nucleoide** a la región citoplasmática en la que se encuentra el ADN dispuesto en una sola molécula circular.

- **Forma**: generalmente esférica, puede ser lenticular o elipsoide, en algunos casos lobulado.
- **Tamaño**: generalmente entre 5-25 µm, visible con microscopio óptico. En hongos hay núcleos de 0,5 µm, visibles solamente con microscopio electrónico. En las ovocélulas de *Cycas* y coníferas alcanza más de 500 µm: 0.5 mm, visible a simple vista.
- **Posición**: característica para cada tipo celular, en células embrionales ocupa el centro, en células adultas generalmente está desplazado hacia un costado porque el centro está ocupado por una o más vacuolas.
- **Número**: la mayoría de las células de plantas superiores son uninucleadas, aunque ciertas células especializadas pueden ser multinucleadas: cenocitos, durante un período de su existencia o toda la vida (fibras liberianas, tubos laticíferos, endosperma).
- **Constancia**: normalmente todas las células vivas tienen núcleo, aunque hay excepciones. Los tubos cribosos del floema carecen de núcleo a la madurez, sin embargo reciben la influencia del núcleo de las células acompañantes.

Fig. 9.1. Núcleo, envoltura nuclear y retículo endoplasmático

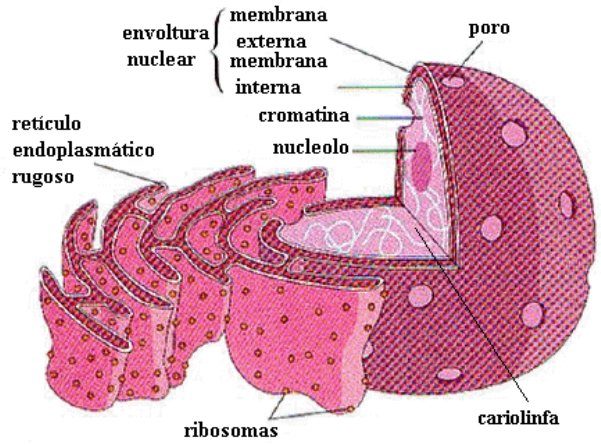
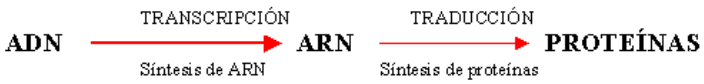


Imagen tomada de Moore *et al*. (1995)

FUNCIONES

La principal es la replicación y transcripción de los ácidos nucleicos. Almacena la información genética, pasándola a las células hijas en el momento de la división celular. Una parte de la información genética se encuentra almacenada en el ADN de cloroplastos (5-10%) y mitocondrias (2-5%).

Controla todas las actividades celulares, ejerciendo su control al determinar qué proteínas deben ser producidas por la célula y en qué momento. El control se ejerce a través del ARN mensajero. El ARN mensajero, que se sintetiza por transcripción del ADN, lleva la información al citoplasma, donde junto al ARN ribosómico y ARN de transferencia tiene lugar la síntesis de proteínas estructurales y enzimáticas que controlan los procesos metabólicos (Fig.8.8).

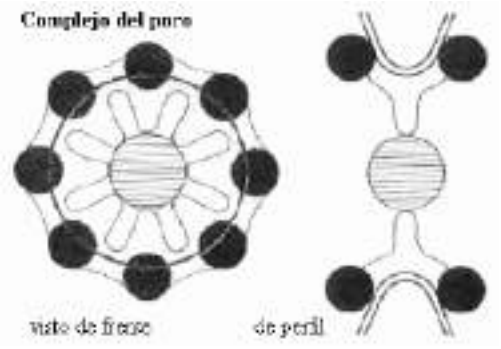


ESTRUCTURA DEL NÚCLEO INTERFÁSICO

La interfase es un estado aparente de reposo, es la etapa de mayor actividad metabólica.

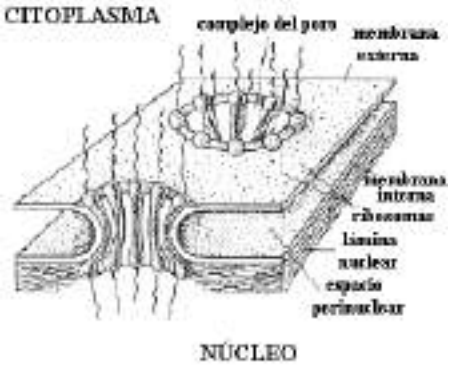
Envoltura nuclear o carioteca: Presenta dos capas, dos unidades de membrana, que limitan un espacio perinuclear entre ambas. La envoltura nuclear es una diferenciación local del RE, y está conectada con él, de manera que el espacio perinuclear se continúa con el lumen de las cisternas del RE llenas de enquilema. Exteriormente presenta ribosomas como el RE rugoso.
La envoltura nuclear presenta **poros** distribuidos regularmente, y no son simples aberturas sino que están ocupadas por una estructura compleja: el anillo, que está constituido por 2 ciclos de 8 unidades de naturaleza ribonucleica, esféricas dispuestas simétricamente (Fig. 9.2). Entre el anillo y el poro circular o poligonal hay un sistema de fibrillas o proyecciones cónicas o fibrosas y puede haber una partícula central más o menos del tamaño de los ribosomas (Fig. 9.2). La cantidad de poros es mayor en los núcleos fisiológicamente más activos: a través de ellos pasan moléculas de ARN, proteínas y enzimas, es decir que los poros son translocadores de moléculas. Generalmente están dispuestos al azar, pero en *Equisetum* forman un cinturón alrededor del núcleo.
Unida a la superficie de la envoltura nuclear se encuentra una capa delgada de proteínas, la **lámina nuclear**. Las proteínas de la lámina nuclear pertenecen al grupo de los filamentos intermedios de proteínas citoesqueléticas. La lámina nuclear interviene en la fijación de partes determinadas del cromosoma a dicha envoltura durante la interfase (Fig.9.3).

Fig. 9.2. Poros de la envoltura nuclear en vista superficial (izq.) y en corte (der.)



Esquema tomado de Strasburger. *et al.* (1994)

Fig. 9.3. Corte de envoltura nuclear



Esquema tomado de De Robertis (1996)

Nucleolos: Tienen una estructura proteica densa (hasta un 40%), y dos tipos de elementos: gránulos de ARN y fibrillas de ADN. Su función principal es la síntesis del ARN ribosómico.
Los nucleolos están asociados con los cromosomas SAT o con satélite. Es por eso que el número de nucleolos en el núcleo corresponde normalmente al de cromosomas SAT. En este tipo de cromosoma el segmento de ADN conocido como zona organizadora nucleolar, codifica para el ARN ribosómico. Durante la división celular el nucleolo sufre cambios cíclicos, se desorganiza durante la profase y se vuelve a organizar en la telofase. Su tamaño es una medida de la intensidad de la síntesis proteínica celular.

Cariolinfa, nucleoplasma o jugo nuclear. Es un gel constituido por proteínas estructurales. Este tipo de proteínas no manifiesta ninguna actividad enzimática, se caracterizan por su estabilidad y por formar estructuras moleculares filamentosas.
Cromatina: El interior del núcleo está ocupado por la cromatina formada por proteínas y ADN (ácido desoxirribonucleico), sustancia que constituye los cromosomas (Fig.9.4).
La cromatina debe su nombre al hecho de que se tiñe con colorantes básicos. En interfase la cromatina está descondensada al máximo, para posibilitar la replicación y la transcripción. Mediante la condensación las secuencias de ADN se vuelven inaccesibles; así se opera la represión génica al impedirse las actividades de replicación y transcripción. La condensación es la expresión morfológica de la inactivación de la cromatina. En cada tipo de célula de una planta algunos genes están en actividad y los demás quedan bloqueados.

Fig. 9.4. Estructura del ADN

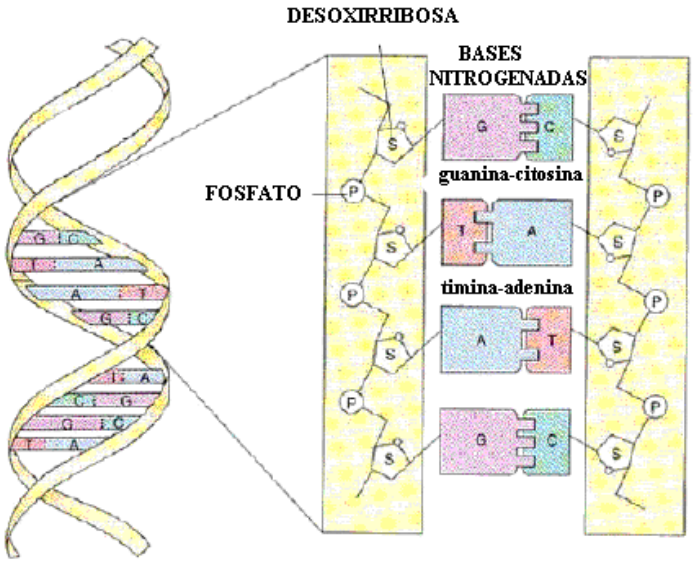


Imagen de Berg (1997)

Cromosomas: En las células eucarióticas el ADN se encuentra fragmentado en varias porciones lineares que son los cromosomas. En interfase sus extremos están fijados a la lámina nuclear.
Son los portadores de la información hereditaria. Sólo son visibles durante la división celular, cuando aparecen como cuerpos cilíndricos que se tiñen intensamente (Fig. 9.5).

Fig. 9.5. Esquema de un cromosoma metafásico visto con MEB

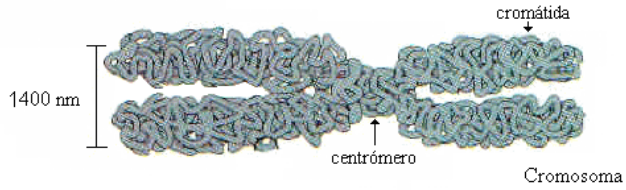
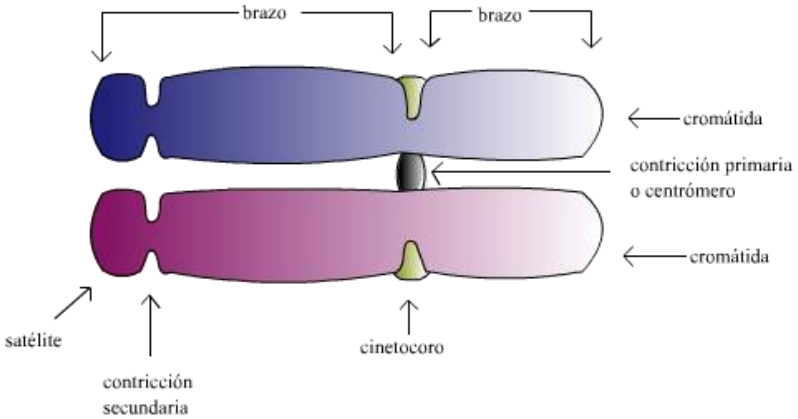


Imagen tomada de Moore *et al*. (1995)

Esquema de un cromosoma metafásico con satélites



Sus funciones son:
Duplicación idéntica (replicación): son capaces de autoduplicarse y de mantener sus características a través de divisiones sucesivas.
Recombinación de la información hereditaria en la reproducción sexual, por meiosis y singamia.

Morfología

En anafase y telofase presentan las siguientes partes: dos **brazos**, uno a cada lado de la **constricción primaria o centrómero**, que es el lugar de unión con las fibras del huso mitótico o

acromático.
Algunos cromosomas presentan una constricción secundaria. Es una porción especial llamada **región organizadora nucleolar** (en inglés **NOR**), relacionada con la formación del nucleolo después de la división celular. Los cromosomas involucrados se llaman **cromosomas SAT** y la porción terminal, situada después de la constricción, constituye un **satélite**. En este tipo de cromosoma el segmento de ADN conocido como región organizadora nucleolar, codifica para el ARN ribosómico.

Estructura

Está compuesto por dos sustancias diferentes, un cuerpo o filamento que se colorea intensamente con colorantes básicos, la **cromátida**, constituida por ADN y proteínas llamadas histonas, y una matriz o calima formada por proteínas más complejas llamadas proteínas residuales. El ADN está en una sola molécula lineal larguísima, en forma de escalera, dispuesta en doble espiral y replegada en espiral varias veces. Cada porción de la molécula de ADN involucrando un cierto número de peldaños constituye un **gen**.
La forma y tamaño de cada cromosoma varía durante los estados de la división celular y durante la interfase. El cromosoma profásico y el metafásico están formados por dos cromátidas, de manera que parecen tener dos brazos a cada lado del centrómero.

Número cromosómico

La mayoría de las especies presenta un número característico de cromosomas, así *Haplopappus gracilis* tiene 4 cromosomas; *Allium cepa*, cebolla, tiene 16 cromosomas; *Zea mays*, maíz, tiene 20 cromosomas; *Triticum aestivum*, trigo para panificación, tiene 42 cromosomas; el número más alto conocido es el de la pteridofita *Ophioglossum reticulatum*, 1260 cromosomas.
El número de cromosomas presente en las células vegetivas de una planta es el **número somático**, generalmente par, y se representa como 2n=4, 2n=42, 2n=1260. Esto se debe a que en cada célula hay 2 juegos de cromosomas, uno que proviene del gameto masculino y otro que proviene del gameto femenino, que se fusionaron para originar la célula huevo de la que proviene cada individuo.
Cuando se forman las células reproductivas, esporas y gametas, el número cromosómico se reduce a la mitad por medio de una división especial: meiosis. Estas células tienen el **número gamético** de cromosomas que se representa como n=2, n=21, n=630. Estas células tienen un solo juego de cromosomas. Al unirse dos gametas en la fecundación o singamia restituyen el número somático de cromosomas de la especie.

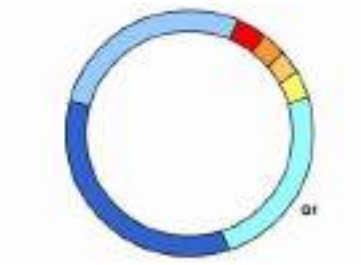
Tema 9.2: División Celular

MITOSIS

El **ciclo celular** (Fig. 9.6) es la serie de eventos que se suceden en una célula en división.
Se reconocen dos etapas:

- **INTERFASE**, durante la cual la célula crece y el ADN se duplica,
- **MITOSIS**, división del núcleo en dos núcleos hijos y división del citoplasma.

Fig. 9.6. Ciclo celular



La mitosis fue descubierta por Hoffmeister, en 1848, en células de embriones vegetales. Es un mecanismo de separación física de los cromosomas que se han duplicado durante la interfase.

En los organismos unicelulares es una forma de multiplicación, y en los pluricelulares, es la responsable del crecimiento del cuerpo vegetativo.

El resultado de la mitosis es la formación de 2 células hijas con el mismo número de cromosomas que la célula madre.

¿En qué parte de la planta se encuentran células que se dividen por mitosis?

En la planta las células que se dividen activamente por mitosis se ubican en los meristemas. En determinadas ocasiones cualquier célula viva con núcleo puede desdiferenciarse y dividirse por mitosis (Figs. 9.7 y 9.7a).

Fases de la Mitosis

La mitosis es un proceso continuo, que convencionalmente se divide en cuatro etapas: **profase, metafase, anafase y telofase.**

Fig. 9.7. Mitosis en células de *Allium cepa*



Profase (*pro*: primero, antes). Los cromosomas se visualizan como largos filamentos dobles, que se van acortando y engrosando. Cada uno está formado por un par de cromátidas que permanecen unidas sólo a nivel del centrómero. En esta etapa los cromosomas pasan de la forma laxa de trabajo a la forma compacta de transporte. La envoltura nuclear se fracciona en una serie de cisternas que ya no se distinguen del RE, de manera que se vuelve invisible con el microscopio óptico. También los nucleolos desaparecen, se dispersan en el citoplasma en forma de ribosomas.



Metafase (*meta*: después, entre). Aparece el **huso mitótico o acromático**, formado por haces de microtúbulos; los cromosomas se unen a algunos microtúbulos a través de la porción proteica del centrómero (cinetocoro). También hay microtúbulos polares, más largos, que se solapan en la región ecuatorial de la célula. Los cromosomas muestran el máximo acortamiento y condensación, y son desplazados por los microtúbulos hasta que todos los centrómeros quedan en el plano ecuatorial. En esta fase se puede contar el número de cromosomas de la especie.



Anafase (*ana*: arriba, ascendente). Se separan los centrómeros hijos, y las cromátidas, que ahora se convierten en cromosomas hijos. Cada juego de cromosomas hijos migra hacia un polo de la célula. El **huso mitótico** es la estructura que lleva a cabo la distribución de los cromosomas hijos en los dos núcleos hijos. El movimiento se realiza gracias a la actividad de los microtúbulos cromosómicos, que se van acortando en el extremo unido al cinetocoro. Los microtúbulos polares se deslizan en sentido contrario, distanciando los dos grupos de cromosomas hijos (Strasburger *et al* 1994).

Hay drogas específicas que influyen experimentalmente en la formación y descomposición de los microtúbulos. La colquicina o colchicina es un alcaloide extraído de *Colchicum autumnale* que inhibe la polimerización de moléculas de tubulina. Cuando se aplica a células en división, impide la formación de los microtúbulos, por lo tanto, no se forma el huso mitótico, y la consecuencia es que se duplica el número de cromosomas de la célula.



Telofase (*telos*: fin). Comienza cuando los cromosomas hijos llegan a los polos de la célula. Los cromosomas hijos se alargan, pierden condensación, la envoltura nuclear se forma nuevamente a partir del RE rugoso y se forma el nucleolo a partir de la región organizadora del nucleolo de los cromosomas SAT.

Preparado histológico:gentileza de Guillermo Seijo

Fig.9.7ª. Representación esquemática de la mitosis

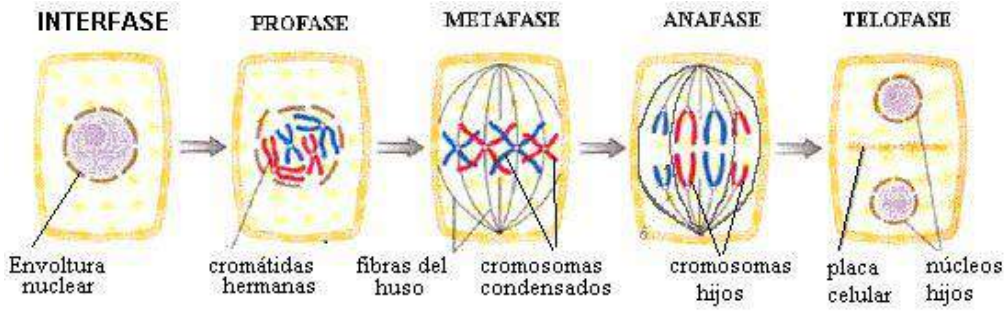


Imagen tomada de Berg (1997)

CITOCINESIS Y FORMACIÓN DE LA PARED CELULAR

Citocinesis es la división del citoplasma, ocurre luego que se ha dividido el núcleo en dos núcleos hijos durante la mitosis. En las plantas superiores, durante la telofase tardía, aparece en el ecuador de la célula, una estructura llamada fragmoplasto.

Está constituida por dos sets de microtúbulos con polaridad opuesta que superponen sus extremos en el plano de división. Se forma a medida que el huso acromático desaparece.

Entre los microtúbulos aparecen numerosos dictiosomas, que se unen formando una gran cisterna. En su interior se encuentran los polisacáridos necesarios para la formación de la laminilla media y de la fase amorfa de la pared primaria (Fig.9.8).

La membrana de los dictiosomas unidos entre sí se transforma en membrana plasmática. Túbulos del retículo endoplasmático se disponen en la placa celular en formación, perpendicularmente con respecto a ella. A medida que se forma la pared primaria, quedan mangas citoplasmáticas alrededor de los túbulos del retículo endoplasmático, rodeadas por la membrana plasmática: constituyen los plasmodesmos primarios.

Fig.9.8. Formación de la pared primaria

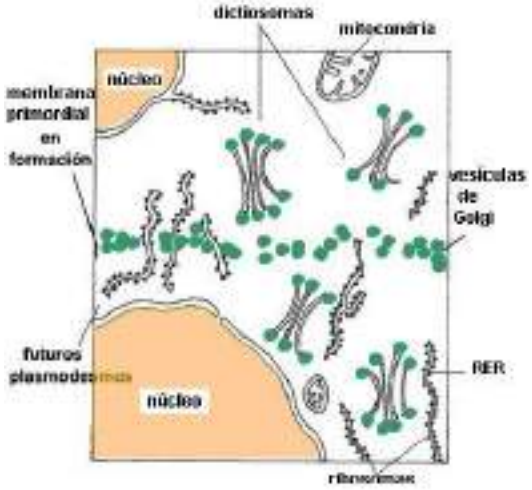


Imagen modificada a partir de Strasburger *et al*. (1986)

Los microtúbulos juegan un papel importante, al determinar la orientación y disposición de las microfibrillas de celulosa que constituyen la fase fibrilar de la pared primaria. Las microfibrillas son sintetizadas por las rosetas de celulosa-sintasas ubicadas en la membrana plasmática. La formación del tabique progresa en forma centrífuga hasta alcanzar la periferia, exactamente en el lugar donde se formó la banda preprofásica (Fig. 8.12).

GENOMA

El juego de cromosomas diferentes que incluye el surtido completo de genes necesarios para caracterizar una especie determinada se llama **genoma** y se representa con la letra **x**.

El genoma puede estar representado 2 ó más veces en el complemento cromosómico de una especie. Así en una especie diploide, la célula somática presenta 2 genomas, es decir que **2n=2x**. Los gametos presentan un solo genoma, son haploides, es decir que **n=x**. Los gametos se forman después de la **meiosis**, división celular en la cual **una célula madre origina 4 células hijas con el número cromosómico reducido a la mitad**. Además, esas células hijas son diferentes a la célula madre y también diferentes entre sí.

El resultado de la meiosis es la formación de 4 células hijas con la mitad de cromosomas que la célula madre.

En qué partes de las plantas hay células que se dividen por meiosis?

En los **sacos polínicos de las anteras**, encontramos microsporocitos y en el **óvulo** una célula llamada macrosporocito, que se divide por meiosis. La meiosis siempre está asociada a la reproducción sexual, dando por resultado la formación de esporas o gametas.

POLIPLOIDÍA

Hay organismos o células cuyos núcleos presentan más de dos genomas, y estas células u organismos se denominan poliploides. El grado de ploidía puede variar, así hay organismos triploides (3x), tetraploides (4x), hexaploides (6x), etc. Por ejemplo: *Triticum aestivum*, es un hexaploide. La causa de este fenómeno son las perturbaciones de la división nuclear, que pueden producirse naturalmente por altas temperaturas, radiaciones, y experimentalmente con ciertas drogas como la colchicina. Las células poliploides son frecuentemente mayores, y en consecuencia también lo son las plantas, frutos, etc. Esto tiene importancia comercial y por eso se utilizan mucho las plantas poliploides en agricultura.

POLIPLOIDÍA SOMÁTICA O ENDOPOLIPLOIDÍA

Normalmente dos genomas en cada célula son suficientes para producir la cantidad necesaria de ARN para dirigir la síntesis proteica. Sin embargo, en las células vegetales muy activas metabólicamente, dos copias parecerían insuficientes, y entonces el núcleo replica su ADN volviéndose poliploide. Parecería que, en las plantas superiores, muchos tipos de células son poliploides. Los vasos del xilema, las células del tapete, las células secretoras, muchos pelos, etc. son generalmente poliploides. En un mismo individuo pueden aparecer células con distintos niveles de ploidía: en *Tropaeolum majus* se han encontrado células en el pecíolo con nivel de ploidía 32x; células en tallo 128x y ciertas células del tegumento seminal son 1024x.
A veces se forman células polinucleadas, como por ejemplo en los tubos laticíferos, en el endosperma y en las células del tapete.
Otras veces se produce **politenia**, es la multiplicación de ADN sin aumento del número cromosómico. Cromosomas politénicos muy grandes se han encontrado en el suspensor del embrión de *Phaseolus coccineus, Phaseolus vulgaris y Loasa sp*.

Niveles de ploidía en una especie con x=5

Nivel de ploidía	Nº somático	Nº gamético
Diploide	2n= 2x= 10	n= x= 5
Triploide	2n= 3x= 15	----
Tetraploide	2n= 4x= 20	n= 2x= 10
Hexaploide	2n= 6x= 30	n= 3x= 15

Glosario

ADN: compuesto orgánico portador de la información genética, capaz de autoduplicarse, y de determinar la síntesis del **ARN** (ácido ribonucleico).

Autoduplicarse: duplicarse a sí mismo.

Cariolinfa: se utiliza este término para referirse al jugo nuclear en que se halla dispersa la cromatina.

Célula eucariótica: célula que posee núcleo verdadero limitado por la envoltura nuclear.

Cenocito: masa protoplasmática multinucleada como consecuencia de divisiones nucleares no seguidas de citocinesis.

Centrífugo: indica algo que avanza o se dirige desde el centro hacia la periferia.

Colorante: es una sustancia que posee color y es capaz de cederlo al combinarse con otra. Para que esto ocurra, estas moléculas orgánicas contienen dos clases de grupos químicos activos: **cromóforos** (los que llevan el color), y **auxocromos** (los que permiten cederlo).

Enquilema: contenido del retículo endoplasmático.

Espora: célula reproductora, habitualmente unicelular, capaz de dar lugar a un adulto sin fusionarse con ninguna otra célula.

Gameto: célula sexual madura, capaz de unirse a la del sexo contrario para formar el cigoto.

Lenticular: de forma de lenteja.

Meiosis: proceso que consta de dos divisiones nucleares sucesivas en las cuales el número de cromosomas se reduce a la mitad, produciéndose además la recombinación y segregación de genes; como consecuencia de la meiosis se pueden formar gametos o esporas.

Polimerización: reacción química por la que se forman grandes moléculas lineales (polímeros) por combinación de moléculas pequeñas (monómeros). Si las cadenas lineales de polímeros se unen entre sí mediante enlaces químicos, se forman polímeros entrecruzados.

Procariota: célula que carece de envoltura nuclear y de orgánulos delimitados por membranas.

Proteína enzimática: compuesto orgánico complejo formado por muchos (100 o más) aminoácidos enlazados por enlaces peptídicos, capaz de acelerar procesos químicos específicos disminuyendo la energía de activación requerida.

Replicación: producción de una segunda molécula de ADN exactamente igual a la primera molécula o cromátida hermana.

Singamia: fecundación, proceso por el cual dos células haploides se fusionan para formar un cigoto diploide.

Transcripción: síntesis de una molécula de ARN complementaria a una cadena de ADN, catalizada por enzimas.

Tubulina: unidad dímera formada por dos proteínas parecidas, pero no idénticas: tubulinas alfa y beta, que forman un polímero helicoidal; constituyen el elemento molecular básico de los microtúbulos.

Bibliografía

Berg, L. R. 1997. Introductory Botany, Plants, People and The Environment. Saunders College Publishing.

De Robertis, E. M. F (h.), J. Hib & R. Ponzio. 1996. Biología Celular y Molecular. Ed. El Ateneo.

Cavalier-Smith. 1988. Eukaryote cell evolution. Proc. XIV International Bot. Congress: 203-223.

Mauseth, J. D. 1988. Plant anatomy. The Benjamin/Cummings Publishing Co., Inc.

Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern. 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.

Raven, P. H., R. F. Evert & S. E. Eichhorn. 1992. Biology of Plants, 5th ed. Worth Publishers.

Sheeler, P. & D. E. Bianchi. 1980. Cell Biology: Structure, Biochemistry and Function. John Wiley & Sons.

Strasburger, E. y Col. 1994. Tratado de Botánica. 8a. Ed. castellana. Ediciones Omega S.A.

Tema 10: Clasificación de Tejidos - Meristemas

10.1: TEJIDOS: MERISTEMAS

Tejido es una asociación de células que tienen un origen común y que en conjunto cumplen las mismas funciones. Se forman a partir de células apicales o conos vegetativos. Pueden estar formados por un solo tipo de células, en ese caso son **tejidos simples**. Los que tienen varios tipos de células son **tejidos complejos**.
El botánico alemán Sachs, en el siglo XIX, elaboró una clasificación basada en la continuidad de los tejidos en el cuerpo vegetal, estableciendo tres sistemas: **dérmico** (tejidos de protección), **vascular** (tejidos de conducción) y **fundamental** (los restantes tejidos).
La clasificación que usamos en este curso tiene en cuenta el grado de diferenciación morfológica de los tejidos, su función y su estructura.

<table>
<tr><td rowspan="3">Tejidos indiferenciados</td><td rowspan="3">Meristemas</td><td>Primarios o apicales</td><td>Tallo
Raíz</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Secundarios o laterales</td><td rowspan="2">Cámbium
Felógeno</td></tr>
<tr><td>Intercalares</td></tr>
<tr><td rowspan="5">Tejidos diferenciados</td><td>Protección</td><td colspan="2">Epidermis
Peridermis</td></tr>
<tr><td>Fundamental</td><td colspan="2">Parénquima</td></tr>
<tr><td>Sostén</td><td colspan="2">Colénquima
Esclerénquima</td></tr>
<tr><td>Secreción</td><td colspan="2">Estructuras secretoras externas
Estructuras secretoras internas</td></tr>
<tr><td>Conducción</td><td colspan="2">Xilema
Floema</td></tr>
</table>

CONCEPTO de MERISTEMA

Las células meristemáticas son células morfológicamente indiferenciadas, pero especializadas en la función de **dividirse ordenadamente**; su estructura y fisiología son muy diferentes a las de cualquier otra célula del cuerpo de la planta.
El nombre del tejido proviene del griego *meristos* que significa divisible.
Los "callos" que se obtienen mediante la técnica de cultivo "in vitro" de tejidos están formados por células indiferenciadas, pero éstas no tienen la capacidad de dividirse ordenadamente. Por esta razón, uno de los mayores problemas de la biotecnología es lograr que la actividad se vuelva organizada, para que se produzcan los órganos vegetales.

Fig. 10.1. "Callos" obtenidos por cultivo de tejidos. División celular desordenada



CLASIFICACIÓN de MERISTEMAS

Los meristemas se clasifican por su localización en el cuerpo de la planta en:

1. apicales
2. laterales
3. intercalares.

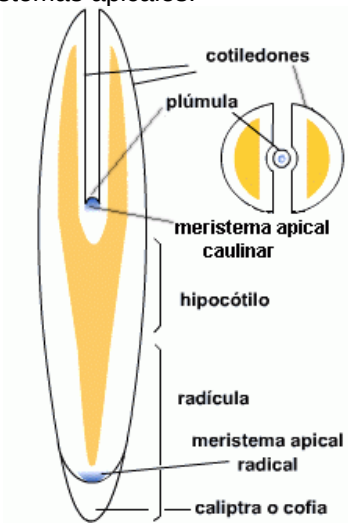
Teniendo en cuenta además el tiempo de aparición del meristema, se los clasifica en primarios y secundarios. Los meristemas apicales son **primarios**, mientras los laterales (cámbium y felógeno), son **secundarios**.

LOCALIZACION de MERISTEMAS

El **cigoto** o célula huevo de las plantas superiores se desarrolla dando un **embrión**. La capacidad de división queda restringida muy pronto a ciertas porciones de tejido que permanecen embrionarias y se multiplican activamente, ubicadas en los ápices del embrión: son los **meristemas** apicales de tallo y de raíz.

Fig. 10.2. Diagrama de embrión de eudicotiledónea, mostrando la ubicación de los meristemas apicales.

Izq., corte longitudinal.
Der., corte transversal a través de los cotiledones y del meristema apical del vástago.



FUNCIONES

Los meristemas apicales tienen tres funciones básicas:

- autoperpetuarse
- producir células somáticas (*soma*=cuerpo)
- establecer los patrones de desarrollo del órgano.

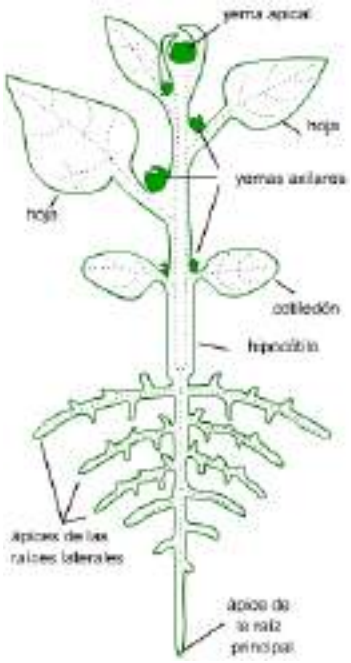
Un meristema apical crece como un todo organizado, y las divisiones no son al azar, siguen un programa predeterminado que se relaciona con la forma externa del ápice y con la ordenación intrínseca del crecimiento.

10.2: MERISTEMAS APICALES O PRIMARIOS

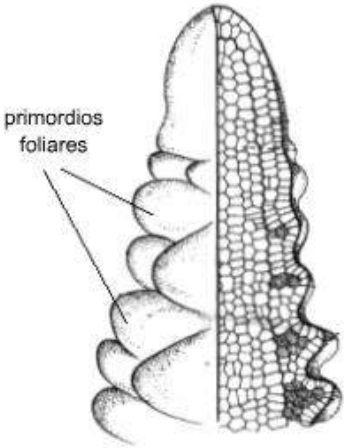
Los meristemas **apicales** o **primarios** son los responsables de la formación del cuerpo primario de la planta. Se encuentran en los ápices de raíces y tallos, principales y laterales. En el tallo el meristema apical o cono vegetativo está protegido por los primordios foliares que lo envuelven formando las yemas.

El meristema primario de raíz presenta una particularidad: está protegido por la caliptra contra los daños mecánicos causados por el suelo. Por presentar este tejido, el meristema del ápice radical suele llamarse **subapical**. Además, las raíces laterales son endógenas y se originan en zonas ya diferenciadas.

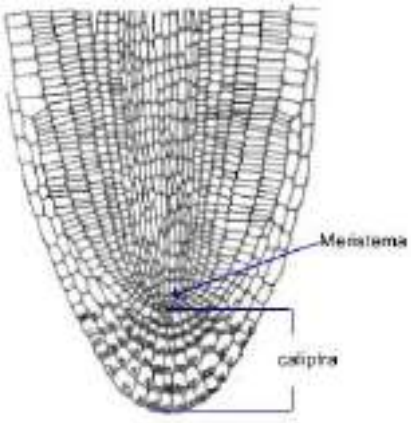
Esquema de la organización del cuerpo de una eudicotiledónea



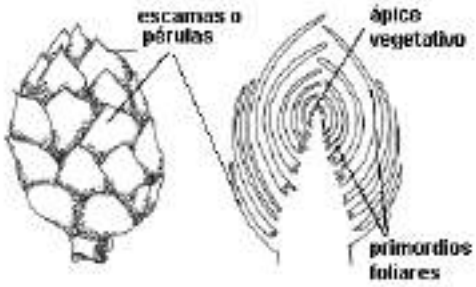
Meristema apical de tallo de *Elodea sp.*



Apice de una raíz, corte longitudinal



Yema: vista superficial y corte longitudinal



Imágenes tomadas de Nultsch

Las células de los meristemas primarios son pequeñas, isodiamétricas, no dejan entre sí espacios intercelulares, su pared es primaria, constituida solamente de celulosa y compuestos pécticos. El protoplasto es denso, con RE poco desarrollado, rico en ribosomas y dictiosomas, con mitocondrias, plástidos en forma de proplastos y núcleo voluminoso, ocupando posición central en la célula. Generalmente tienen pocas vacuolas y pequeñas, dispersas en el citoplasma.

Crecen por crecimiento plasmático, es decir por formación de nuevo protoplasma, mientras las células de los demás tejidos crecen por dilatación, o sea por aumento del tamaño de las vacuolas.

Células meristemáticas de raíz de cebolla.
Obsérvese el núcleo voluminoso y de posición central

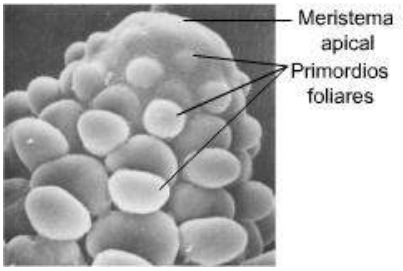


MERISTEMA APICAL DEL TALLO

El ápice vegetativo del tallo es el asiento del meristema apical y sus meristemas primarios derivados.
La expresión **meristema apical** se usa para designar la porción del ápice vegetativo que queda por encima del primordio foliar más joven. Tiene forma variable: reducido y cónico en Coníferas, ancho y plano en *Cycas*, estrecho y alargado en algunas monocotiledóneas y eudicotiledóneas.

Meristemas apicales

Meristema apical de *Anemopsis* (foto MEB)



Corte longitudinal de meristema apical de *Elodea* (foto MO)

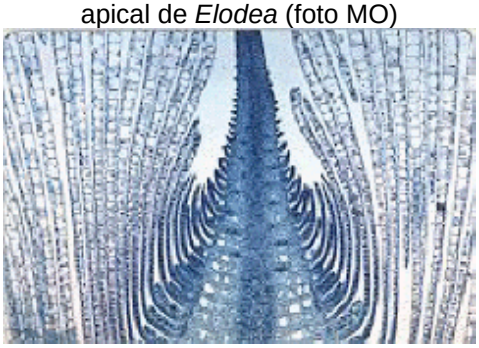


Imagen tomada de Mauseth

Corte longitudinal de meristema apical de tallo de *Oroya depressa* (Cactaceae) LP: primordios foliares

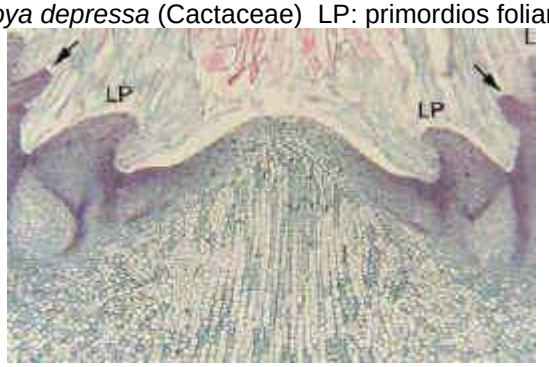
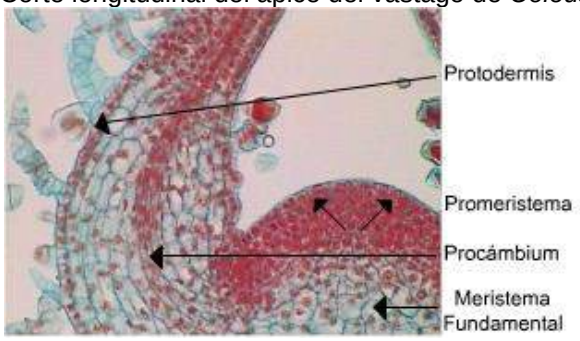


Imagen tomada de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

Todos los meristemas apicales presentan células iniciales, que se caracterizan por dividirse de la siguiente manera: una célula hija se conserva como célula inicial, mientras que la otra será una célula derivada. De este modo el meristema se autoperpetúa y el número de células iniciales permanece constante.

Las células iniciales permanecen meristemáticas y se dividen espaciadamente; las células derivadas se dividen activamente produciendo las células que se diferenciarán pasando a integrar el cuerpo de la planta. El conjunto de células iniciales y las primeras derivadas recibe la denominación de **promeristema**.

Corte longitudinal del ápice del vástago de *Coleus*



Las células derivadas se diferencian progresivamente a través de cambios en las células (tamaño, vacuolización, frecuencia y orientación de las mitosis) en los tres **meristemas primarios derivados** (denominados meristemas transicionales por Moore):

- protodermis
- procámbium y
- meristema fundamental

los cuales formarán respectivamente los **sistemas** de tejidos: dérmico, vascular y fundamental.

Planos de división.

Según como sea el plano de la división celular, en relación con la superficie del órgano, las divisiones reciben distinta denominación. Si la división es paralela a la superficie se denomina **periclinal**; si es perpendicular, se denomina **anticlinal**. Si el plano de la división es intermedio, se denomina **oblicua**.

División anticlinal División periclinal



Imagenes modificadas de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

División oblicua en meristema de raíz de maíz



Según el plano predominante en las divisiones celulares, las células derivadas pueden presentar distintos tipos de crecimiento. Cuando las células se dividen según varios planos se produce **crecimiento en volumen**; cuando predominan las divisiones anticlinales, **crecimiento en superficie**, dando por resultado un órgano laminar. El **crecimiento en espesor** del órgano ocurre por predominio de divisiones periclinales.

10.3: Pteridófitas y Espermatófitas

En el meristema apical de tallo de la mayoría de los helechos hay una célula inicial llamada **célula apical** que se distingue con facilidad de sus vecinas por su tamaño y vacuolización. Generalmente es **tetraédrica**, con su base abovedada ubicada hacia afuera (Psilotales, *Equisetum*).

Se divide en forma paralela a los lados y las células derivadas forman generalmente una figura ordenada.

Meristema apical de tallo de *Nephrolepis* (Pteridofita) mostrando la célula apical tetraédrica (corte longitudinal)

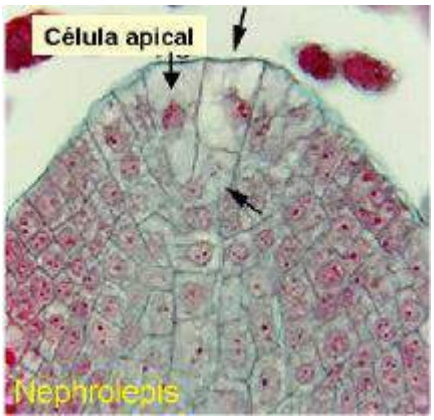


Imagen modificada de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

Esquema de célula apical tetraédrica

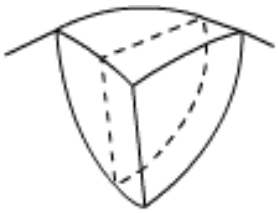
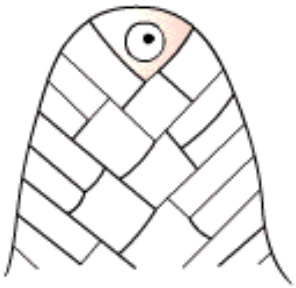


Imagen modificada de Fahn

Esquema de corte longitudinal. de meristema mostrando las divisiones ordenadas de las células derivadas



En algunas *Pteridofita* con simetría bilateral, como *Azolla* y *Selaginella*, la **célula apical** tiene forma **lenticular**, y se divide alternadamente sobre las caras laterales.

Célula apical lenticular o diagonal

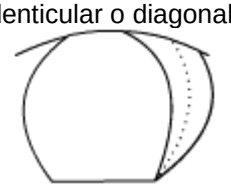
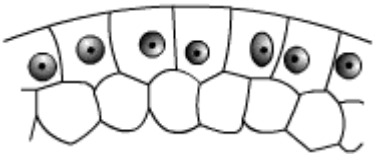
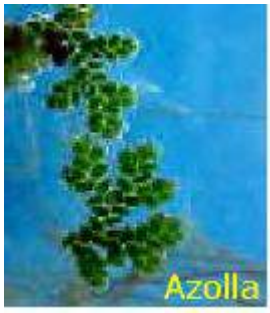


Imagen modificada de Fahn

Varias células iniciales divisiones anticlinales y periclinales







En algunas Filicales (helechos) y sobre todo en las Lycopodiales el meristema apical de tallo presenta **varias células iniciales,** que se dividen anticlinal y periclinalmente, de manera que las células derivadas forman un meristema central en fila y un meristema periférico.

En *Isoetes* el ápice está diferenciado en una capa superficial de células más o menos cúbicas o columnares que se dividen principalmente en forma anticlinal, y un cuerpo central de células irregulares, con divisiones preponderantemente periclinales (Sam 1984).

Espermatófitas

El meristema apical de tallo de todas las Angiospermas y algunas Gimnospermas (*Araucaria, Ephedra, Phyllocladus* y *Thujopsis*) presenta numerosas células apicales dispuestas en dos grupos: la **túnica** formada por una o más capas periféricas de células que se dividen anticlinalmente, y el **corpus**, grupo de varias capas de profundidad en el cual las células se dividen en diversos planos. Cada grupo tiene sus **células iniciales**, que se ubican en posición central.

El número de capas de la túnica varía, en las gimnospermas *Thujopsis* y *Phylloclados* hay una sola; más de la mitad de las especies estudiadas de Eudicotiledóneas tienen una túnica de 2 capas; los números más comunes en monocotiledóneas son 1 y 2.

Meristema de *Coleus (Eudicotiledónea):* túnica y corpus

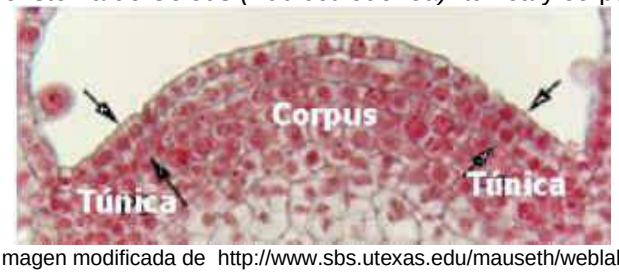
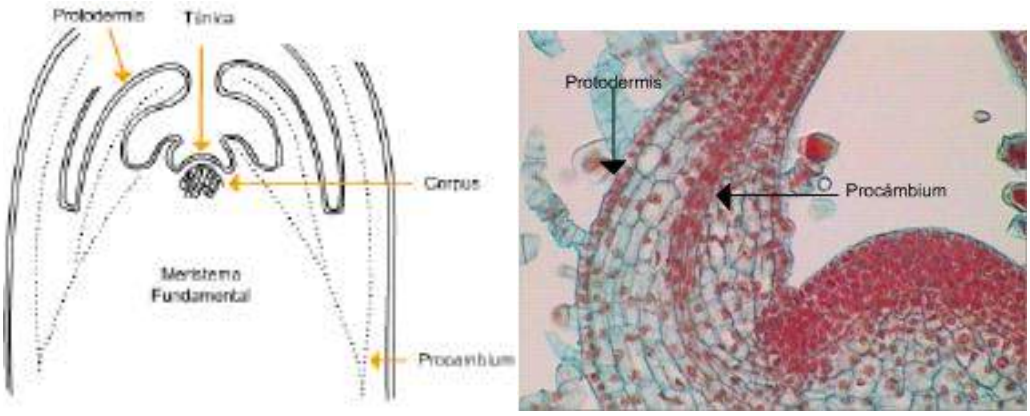


Imagen modificada de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab



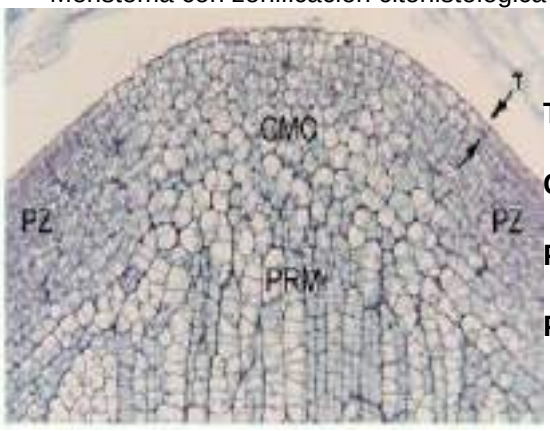
En otras especies se han contado 3 y 4 capas de túnica, y los números máximos conocidos son 9 en *Oxycoccus* (Ericaceae) y 18 en *Xanthorrhoea*. Si la túnica es pluriestratificada, cada capa cuenta con sus propias células iniciales.

La capa más externa de la túnica se diferencia en **protodermis** pero las derivadas de la capa interna contribuyen variadamente con los tejidos periféricos.

En algunas angiospermas (*Opuntia, Chrysanthemum, Xanthium, Liriodendron, Musa*) y en algunas gimnospermas el meristema apical presenta una **zonificación cito-histológica**. Esto significa que hay porciones con características diferentes en lo que respecta a tamaño célular y núcleo, tinción, grosor de las paredes, orientación y frecuencia de divisiones celulares.

Por debajo de la túnica se encuentran las **células madres centrales**, rodeadas por una capa de células llamada **zona de transición**, que puede no estar bien delimitada, y varía aún en la misma planta; en el máximo de su actividad se parece a un cámbium. Esta capa origina en el centro el **meristema central en fila**, con células vacuoladas que se dividen transversalmente, formando filas verticales. Alrededor se encuentra un **meristema periférico**, mal llamado meristema marginal, formado por células con protoplastos densos, intensamente coloreados y mitóticamente muy activas; participa en la formación de los primordios foliares y en el alargamiento y ensanchamiento del vástago.

Meristema con zonificación citohistológica (Oroya depressa, Cactaceae)



T: Túnica

CMC: Células madres centrales

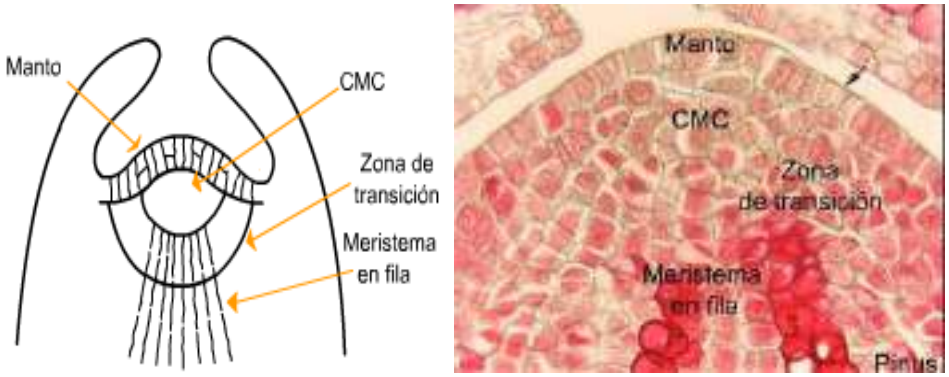
Pz: Meristema Périferico

PRM: Meristema central en fila

Imagen modificada de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

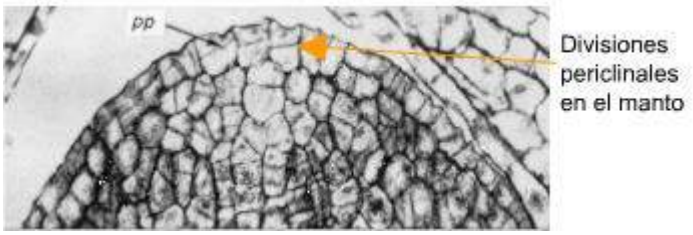
En muchas gimnospermas (*Pinus, Ginkgo* y *Torreya*) y monocotiledóneas las células iniciales en las capas más externas se dividen periclinal y anticlinalmente. En ese caso, varios autores hablan de **manto** y **cuerpo central** (Mauseth, 1988); ambos grupos tienen células conspicuamente vacuoladas, y su actividad mitótica es baja. Las células del manto se diferencian de las de la túnica en que presentan divisiones periclinales y anticlinales; las células centrales pueden tener paredes gruesas, con campos primarios de puntuaciones.

Meristema de *Pinus*



Meristema de Torreya

Esau 1972



Excepciones. En *Saccharum* (caña de azúcar) hay divisiones periclinales aún en la capa más externa, y algunos la interpretan como sin túnica-corpus. En *Cycas* y *Cupressus* no están bien diferenciadas las células madres centrales. En *Sequoia* hay un grupo de células iniciales que se dividen periclinal y anticlinalmente (Strasburger, 1974 6a ed.), no se reconocen zonas.

Meristema apical de *Sequoia sempervirens*

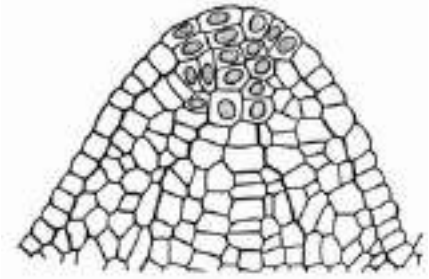


Imagen tomada de Strasburger 1974 6a ed.

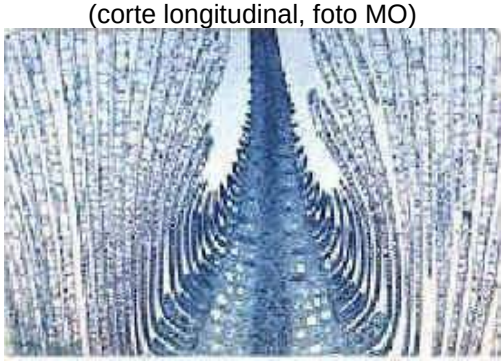
10.4: ORIGEN DE LAS HOJAS

Un primordio foliar se inicia en la región periférica del ápice del vástago por medio de divisiones celulares localizadas que determinan la formación de una protrusión o protuberancia.

La iniciación de las hojas produce cambios periódicos en el tamaño y la forma del ápice del vástago. El período de tiempo o intervalo comprendido entre el comienzo de dos primordios sucesivos se llama **plastocrono**.

En *Zea mays* y *Elodea*, cuyo meristema apical es considerablemente elevado, el ápice no sufre cambios plastocrónicos.

Apice del vástago de *Elodea* sin cambios plastocrónicos
(corte longitudinal, foto MO)



La relación entre los primordios foliares y el meristema apical varía mucho en las diferentes especies, pero siempre la región periférica del ápice del vástago es la principal contribuyente al crecimiento de los primordios foliares.

En **Pteridófitas** las hojas se forman a partir de **células superficiales** únicas o a partir de grupos de células superficiales, una de las cuales se desarrolla rápidamente y se convierte en la célula apical del primordio.

En la mayoría de las **Gimnospermas** y **Eudicotiledóneas** las divisiones se inician en las capas **subsuperficiales**. En cambio, en muchas **Monocotiledóneas** se ha visto que la iniciación foliar comienza con divisiones periclinales en las células de la capa **superficial** del ápice.

La **posición de los primordios foliares** alrededor del vástago está correlacionada con la filotaxis. Se postularon varias teorías para explicarla ("primer espacio disponible", campos foliares, hechos fisiológicos), pero lo cierto es que la disposición de las hojas está correlacionada con la **arquitectura del sistema vascular en el tallo**, de modo que es parte de un diseño global en la organización del vástago.

10.5: ORIGEN DE LAS RAMAS

División dicotómica del
vástago en *Selaginella*



En las **plantas vasculares inferiores** (*Psilotum, Lycopodium y Selaginella*) la ramificación tiene lugar en el ápice independientemente de las hojas. Cuando el meristema apical original se divide en dos partes iguales se habla de **dicotomía**.

En los rizomas de *Microgramma* la ramificación es estrictamente **lateral y extra-axilar,** las yemas que originarán las ramas se forman lateralmente respecto al meristema apical, y no están ubicadas en la axila de las hojas.

Ramificación dicotómica

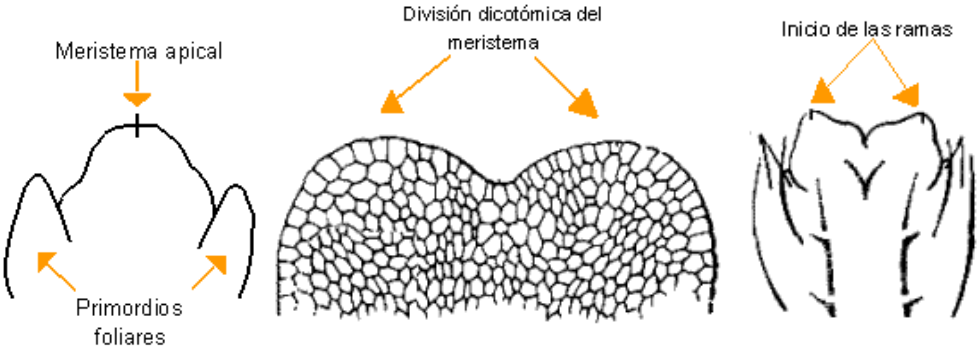


Imagen tomada de Foster & Gifford

División lateral extra-axilar del vástago en *Microgramma*

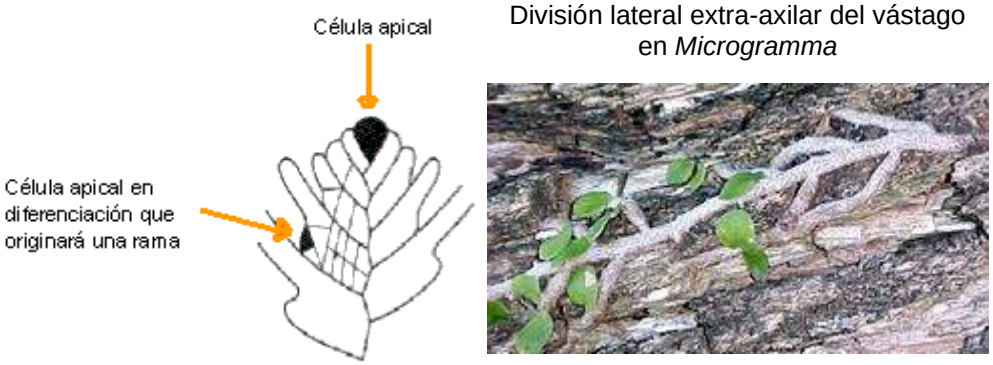
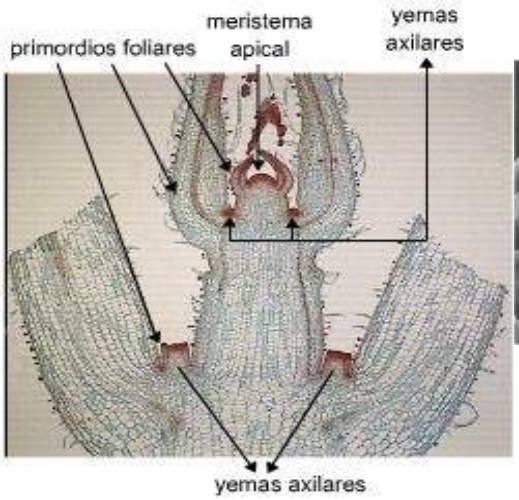


Imagen tomada de Nultsch

En las **plantas con semilla**, Espermatófitas, las ramas se originan generalmente a partir de yemas ubicadas en la axila de las hojas. Las **yemas axilares** son de origen **exógeno**, es decir que se forman en las dos o tres capas de células más superficiales (protodermis y las que están inmediatamente debajo). Estas células se multiplican activamente, por divisiones periclinales y anticlinales y forman una pequeña saliencia: el primordio de la yema, constituido por células meristemáticas.

Coleus: meristema con cambios



magen modificada de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

Meristema de *Anemopsis* (foto MEB)
Las protuberancias en la axila de los primordios foliares son yemas axilares

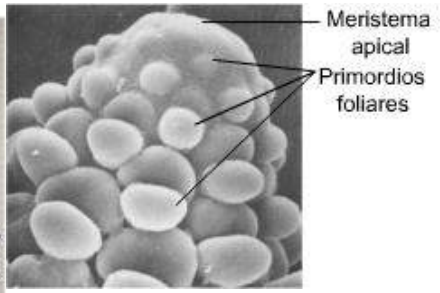


Imagen tomada de Mauseth 1988

plastocrónicos

Las yemas que no se originan en la axila de las hojas reciben el nombre de **yemas adventicias**. Pueden desarrollarse sobre raíz, tallo, hipocótilo y hojas. Pueden ser **exógenas** o **endógenas**, originándose en el último caso en los tejidos del córtex o incluso en el cámbium vascular.

Yemas adventicias

Hoja de *Kalanchoe* con yemas exógenas desarrolladas sobre el margen



Yema endógena de tilo, encerrada en la corteza del árbol, formada a partir de células parenquimáticas

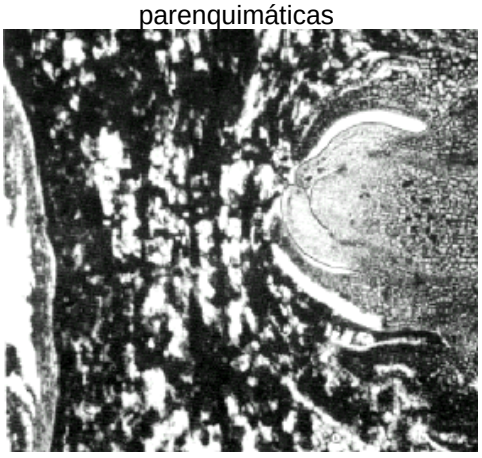
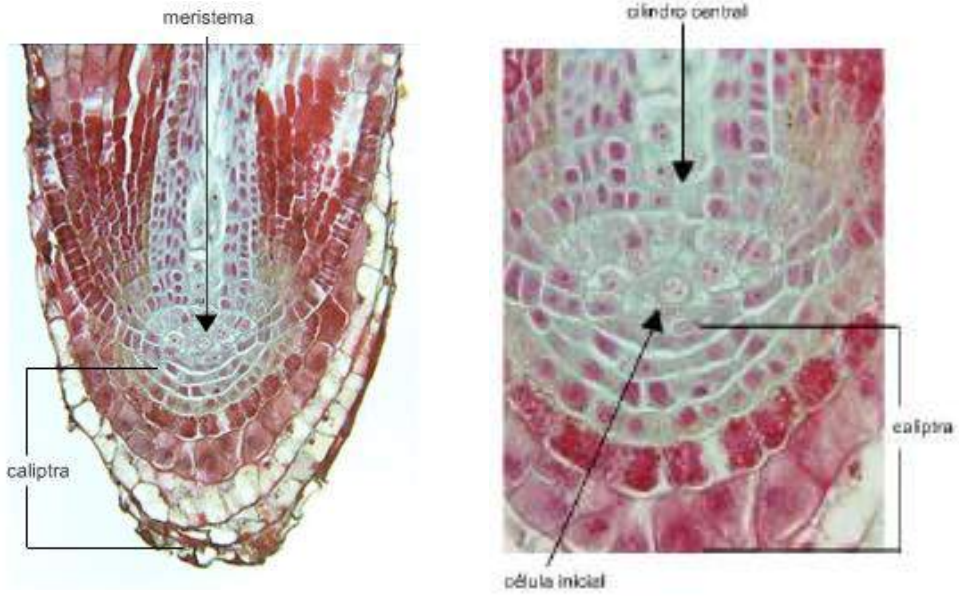


Imagen tomada de Mauseth 1988

RAIZ

En el ápice radical de cualquier especie se pueden reconocer desde abajo hacia arriba, la **caliptra**, tejido de protección contra los daños mecánicos del suelo; el **meristema** ubicado en posición central por encima de la caliptra, razón por la cual se lo denomina "subapical". En las proximidades del meristema se pueden distinguir los **meristemas primarios derivados:** la **protodermis**, el **procámbium** y el **meristema fundamental**, que diferenciarán la rizodermis, el cilindro central y el córtex respectivamente.
En el meristema apical de raíz de **Pteridofitas** hay una **célula inicial** piramidal, que tiene una cara basal sobre la cual produce células para la caliptra; las caras restantes, 3 o 4, producen células para el cuerpo de la raíz. Esta célula se divide cíclicamente, los ciclos pueden tener diferente duración: de 12 a 37 horas [37 horas en *Equisetum scirpoides*, 28 horas en *Azolla filiculoides*, 12 a 25 horas en *Marsilea vestita* (Mauseth).]

Meristema apical de raíz en Pteridófítas en corte longitudinal



Esquema

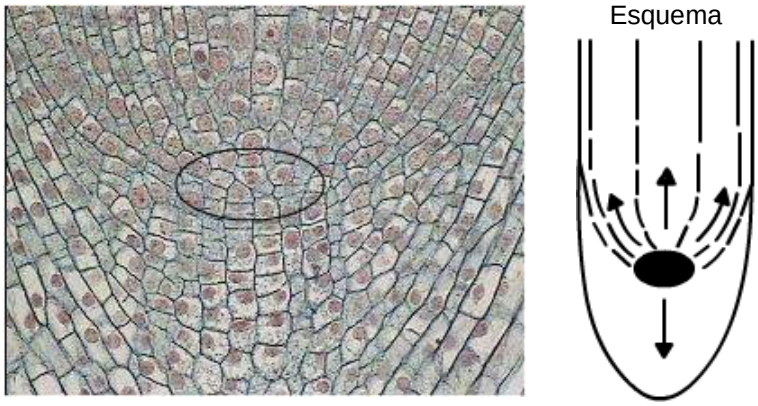


Imagen modificada de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

En **algunas Pteridofitas** y todas las **Espermatófitas** el meristema radical es **multicelular**, y puede ser abierto o cerrado.

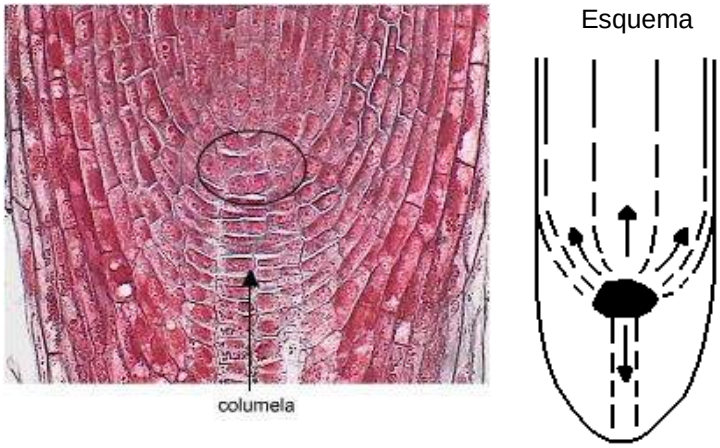
Cuando el meristema es **abierto**, todas las partes de la raíz se forman a partir de un grupo común de células, como ocurre por ejemplo en Marattiaceae, Proteaceae, Leguminosae, *Allium cepa.*

Meristema apical de raíz en monocotiledóneas,
Organización abierta en *Allium cepa*



En *Picea* y *Pinus* (Gimnospermas) el meristema es abierto y la caliptra presenta una región central llamada columela, donde las células se ordenan en filas longitudinales.

Meristema apical de raíz en Gimnospermas.
Organización abierta en *Pinus*



Cuando el meristema de raíz es **cerrado**, el origen de algunas regiones se puede atribuir a una capa de células independiente. Por ejemplo, la epidermis puede tener un origen común

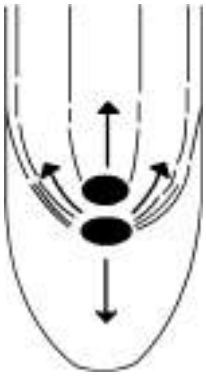
1) con el córtex, como sucede en *Stipa, Triticum, Zea mays* (Monocotiledoneae) o

2) con la caliptra como en *Raphanus y Linum* (Eudicotiledóneas). En este caso la capa de células recibe el nombre de **caliptro-dermatógeno.**

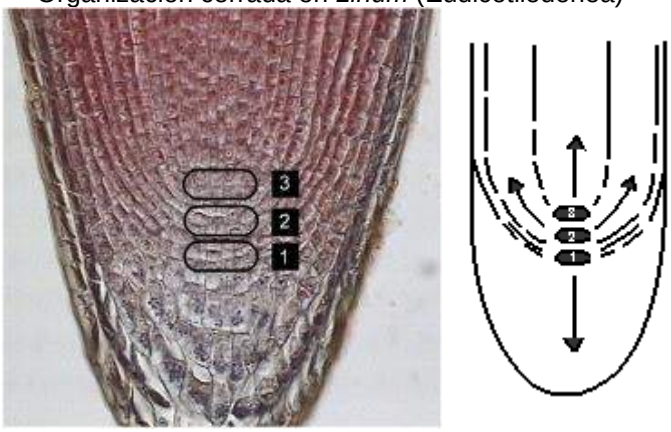
En algunos casos: *Abies, Helianthus*, hay solamente dos grupos de células iniciales: uno que origina el cilindro central, y otro que origina las partes restantes.

Meristema apical de raíz.

Organización cerrada en Gimnospermas



Organización cerrada en *Linum* (Eudicotiledónea)



1: caliptra y rizodermis (caliptro-dermatógeno)
2: córtex
3: cilindro central

En todas las Gramineae estudiadas el meristema apical de raíz es **cerrado**. Una capa bien definida de la pared celular (aparentemente constituida de polisacáridos) separa la caliptra de los demás tejidos (Clarke et al. 1979:305). También hay tres grupos de células iniciales, 1) origina la caliptra, el 2) la rizodermis y el córtex y el 3) el cilindro central. En este caso se puede definir el primer grupo de células iniciales como "**caliptrógeno**", porque origina específicamente el tejido de la caliptra.

Meristema apical de raíz.
Organización cerrada en *Zea mays* (Gramineae)

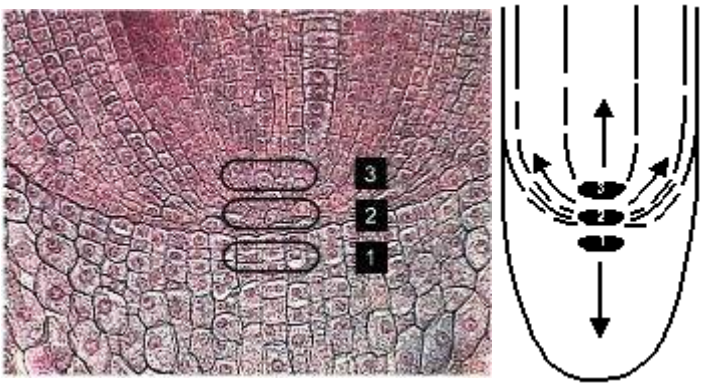


Imagen modificada de
http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

CENTRO QUIESCENTE

Estudios realizados con diferentes técnicas indican que la región de las células iniciales es relativamente **menos activa** que las regiones vecinas desde el punto de vista de las divisiones celulares. Las células iniciales tienen ciclos celulares muy largos, se dividen a intervalos más largos que las demás, y por esta razón la zona ocupada por las células iniciales se denomina **centro quiescente** o centro de reposo. Constituye un reservorio de células que son genéticamente seguras porque han pasado a través de escasos ciclos mitóticos (cada replicación del ADN implica un alto riesgo de modificación por la complejidad de su estructura).
En raíces con 150.000 a 250.000 células meristemáticas en los ápices, el centro quiescente incluye 500 a 1.000 células. Su volumen es variable en relación con el tamaño de la raíz, es más pequeño o falta en raíces delgadas.
Sin embargo, el centro quiescente desempeña un papel esencial en la organización y el desarrollo

del órgano: si el ápice es dañado, el centro quiescente regenera inmediatamente un nuevo meristema apical (Mauseth) o la caliptra.

Centro quiescente en meristema apical radical de *Zea mays*



Para localizar el centro quiescente se hicieron estudios con isótopos radioactivos; en las células que se dividen activamente es notable la presencia de material radioactivo, mientras que en las células del centro quiescente la presencia del mencionado material es notablemente menor (Raven et al., 1992).

10.6: MERISTEMAS LATERALES O SECUNDARIOS

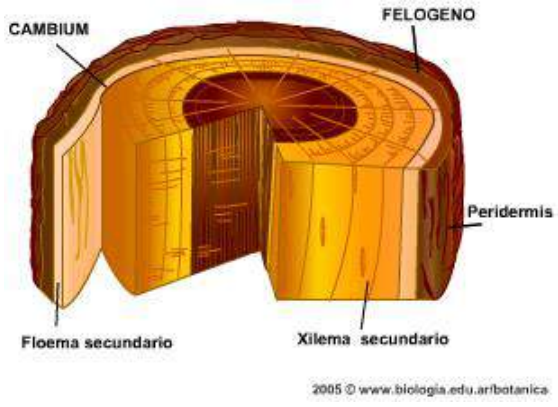
Los meristemas laterales o secundarios se disponen paralelamente a los lados del tallo y la raíz, órganos donde se presentan.

Son dos:

- **cámbium** y
- **felógeno**,

Son los responsables del crecimiento en espesor del tallo y de la raíz, y tienen comúnmente forma cilíndrica.

Meristemas laterales en tallo

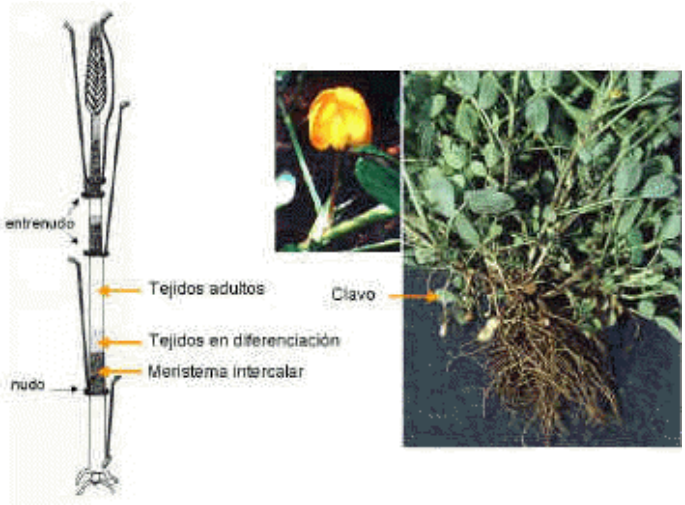


Los meristemas intercalares son zonas de tejido primario en crecimiento activo, situadas entre regiones de tejidos más o menos diferenciadas.
Un ejemplo muy conocido son los meristemas que se hallan en los entrenudos y en las vainas foliares de muchas monocotiledóneas, son los responsables del crecimiento en altura de la planta.
Otro ejemplo es el "clavo" de *Arachis hypogaea*, el maní. En la base del ovario está situado un meristema intercalar que se activa después de la fecundación. Su actividad produce el "clavo", ginóforo que lleva al ovario fecundado, el futuro fruto, hacia abajo, enterrándolo en el suelo donde se desarrolla.

Meristemas Intercalares en



Meristema intercalar en *Arachis hypogaea* (maní)



10.7: DIFERENCIACIÓN CELULAR

La transformación morfológica y fisiológica de las células meristemáticas en tejidos adultos o diferenciados constituye el proceso de **diferenciación celular**. Ésta, y la consecuente especialización de la célula traen consigo la división de trabajo, formando células con funciones específicas. La diferenciación se produce por la activación diferencial de algunos genes y la represión de otros.

Según la posición que ocupa, cada célula recibe determinados estímulos para desarrollar las actividades correspondientes. Actualmente se está investigando cómo las células reciben, interpretan y transmiten tales estímulos; se cree que en la señalización pueden intervenir gradientes en la concentración de determinadas moléculas.

Durante el proceso de diferenciación las células sufren una serie de cambios en sus características y se produce un reajuste en sus relaciones mutuas. Los cambios principales son:

1) **Alteraciones en el contenido celular** (vacuolas, plástidos, sustancias ergásticas, alteraciones profundas del protoplasma o desaparición del mismo).

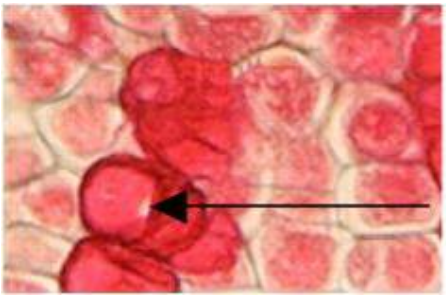


Imagen tomada de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

2) **Cambios en la estructura de las paredes celulares**, en espesor y en composición química, o por desaparición de porciones de la misma (vasos).

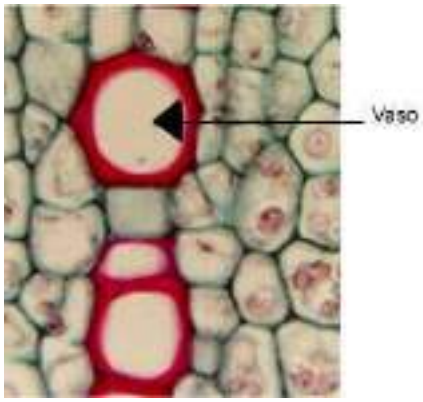


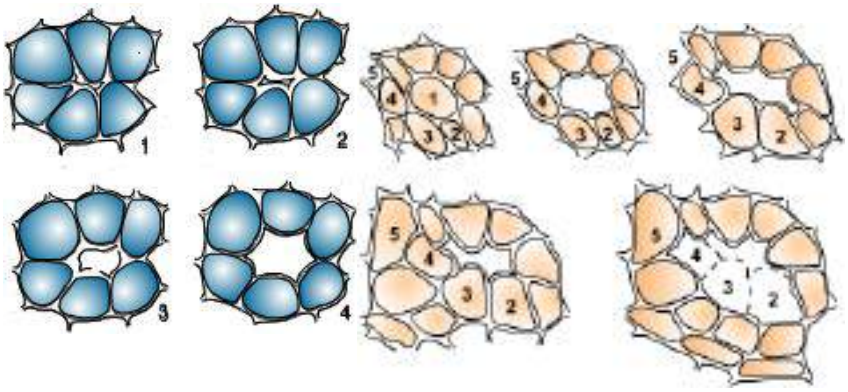
Imagen de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

3) **Reajustes entre las células**: aparición de espacios intercelulares que a veces modifican notablemente el aspecto del tejido.

Los espacios intercelulares pueden tener formación **esquizógena** o **lisígena**. En el primer caso se disuelve la laminilla media en los ángulos y aristas de las células. Como consecuencia, las células contiguas se separan en dichos lugares formando los espacios intercelulares o meatos, que pueden ensancharse por división de las células contiguas y formar cámaras mayores.

Cuando hay formación lisígena los huecos en los tejidos se originan por rotura de las células o disolución de las paredes celulares.

Espacios esquizógenos Espacios lisígenos



Imágenes modificadas de Fahn

4) **Crecimiento diferencial en células vecinas**. Hay 2 posibilidades: crecimiento simplástico y crecimiento intrusivo.

CRECIMIENTO SIMPLÁSTICO E INTRUSIVO.

Se habla de **crecimiento simplástico** cuando el crecimiento de una célula se produce al unísono con el de las células vecinas. En cambio, hay **crecimiento intrusivo** cuando es desparejo con las células vecinas, cuando el elemento se abre camino entre ellas; las paredes de las células contiguas se separan como durante la formación de espacios intercelulares. Los plasmodesmos que existían desaparecen y generalmente no se establecen nuevas conexiones intercelulares en las porciones celulares que crecen intrusivamente. Los elementos alargados como las fibras y las traqueidas crecen por crecimiento intrusivo.

Crecimiento simplástico en corte longitudinal de raíz de *Typha* (totora)



Imagen modificada de
http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab

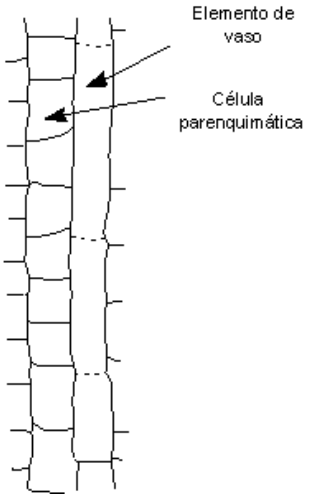


Imagen tomada de Esau 1974

Crecimiento intrusivo de fibras a partir de células del cámbium

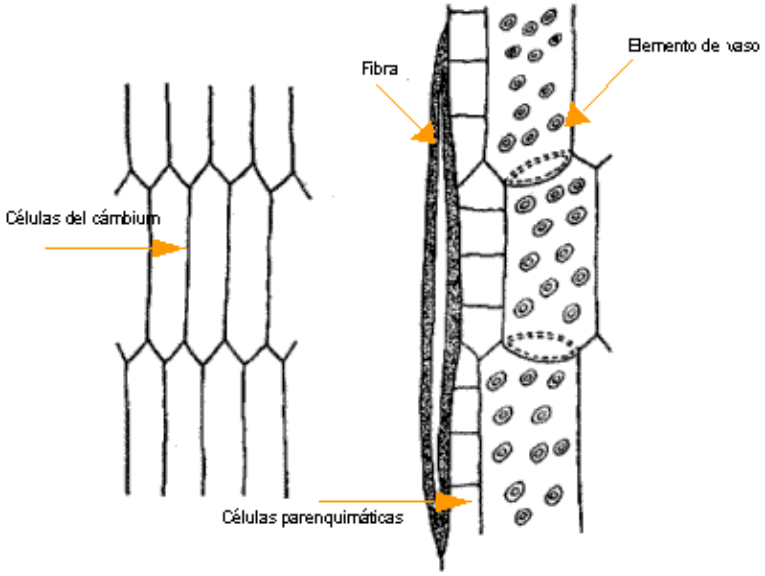


Imagen tomada de Esau 1974

DESDIFERENCIACIÓN

Las células adultas vivas, aunque hayan alcanzado especialización y estabilidad fisiológica, pueden recobrar su actividad meristemática cuando son adecuadamente estimuladas. Este proceso recibe el nombre de **desdiferenciación (reembrionalización** según Strasburger (1994). No puede ocurrir cuando ha ocurrido una modificación muy profunda del protoplasto o su desaparición.

Ocurre naturalmente en las plantas cuando se originan los meristemas secundarios. Por ejemplo, el felógeno, meristema encargado de la formación de los tejidos de protección secundarios, se origina por desdiferenciación de células epidérmicias y/o subepidérmicas.

Pyrus, corte transversal de tallo
Origen del felógeno por desdiferenciación de células epidérmicas y subepidérmicas

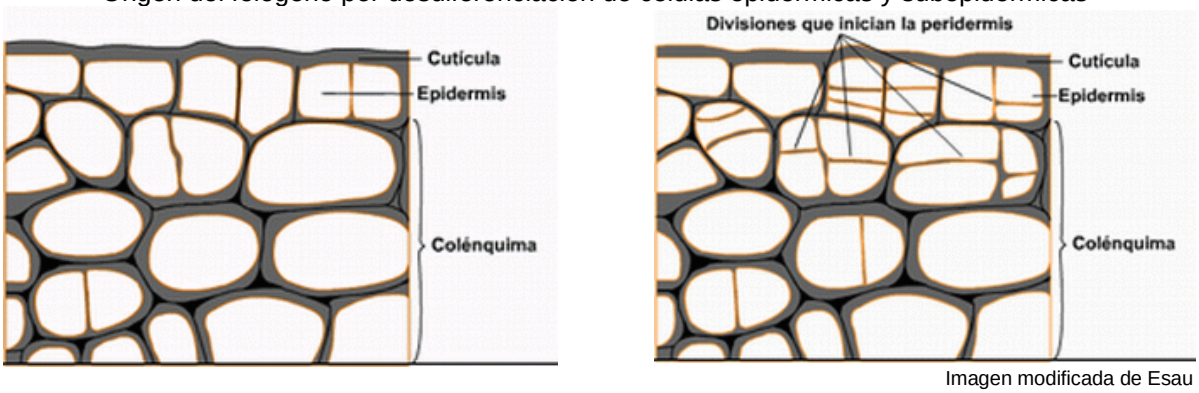


Imagen modificada de Esau 1974

Glosario

Anticlinal: aplícase a las paredes celulares de un órgano o miembro vegetal que son perpendiculares a la superficie del mismo; por tanto, lo mismo pueden ser radiales que transversales. Término que se opone a periclinal.

Caliptrógeno: en las gramíneas y en muchas otras monocotiledóneas, estrato inicial de la caliptra, tejido que recubre el ápice de la raíz.

Callo: neoformación de células originada a partir de un explante mediante la técnica de cultivo "in vitro" de tejidos.

Cámbium: meristema secundario, origina los tejidos de conducción secundarios.

Columela: conjunto de células axiales de la caliptra, en las que se contienen gránulos amiláceos de tamaño considerable.

Compuestos pécticos: compuestos con pectosa, sustancia que en forma de combinación cálcica insoluble, se encuentra localizada principalmente en la pared celular; sirve de cemento incrustante y regula mediante sus grupos hidrófilos, el contenido acuoso del cuerpo vegetal.

Córtex: en la estructura primaria de tallo o raíz, conjunto de tejidos que se encuentran entre la epidermis y los tejidos vasculares.

Dermatocaliptrógeno: en las eudicotiledóneas, en general, estrato inicial común de la epidermis y la caliptra.

Endógeno: que se forma o engendra en el interior de algo.

Periclinal: dícese de las paredes celulares de un tejido u órgano vegetal que son paralelas a la superficie del mismo.

Primordio: estado, todavía rudimentario, de un órgano que empieza a formarse.

Protoplasma: materia viscosa fundamental contenida en las células de todos los seres vivos.

Protuberancia: excrescencia o prominencia, generalmente de forma redondeada, semejante a un tubérculo.

Bibliografía

Berg, L. R. 1997. Introductory Botany, Plants, People and the environment. Saunders College Publishing.

Clark L. G. & J. B. Fisher. 1986. Vegetative Morphology of Grasses: Shoots and Roots. Int. Grass Symp.: 37-45.

Esau, K.1982. Anatomía de las plantas con semilla. Editorial Hemisferio Sur.

Fahn, A.1978. Anatomía Vegetal.

Foster & Gifford. 1959 Comparative Morphology of Vascular Plants.

Mauseth, J. 1988. Plant Anatomy. Benjamin/Cummings
http://www.esb.utexas.edu/mauseth/weblab.htm

Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern. 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.

Nultsch, W. 1966. Botánica General. Editorial Norma.

Nultsch, W. 1976. Botánica General. Editorial Norma.

Sam, 1984.

Strasburger, E. y col.1994. Tratado de Botánica. 8a. Ed. castellana. Ediciones Omega S.A.

Raven, Evert & Eichhorn. 2003. Biology of Plants. 6a.

Tema 11: Parénquima - Colénquima

11.1: Caracteres generales, clasificación. Parénquima fundamental

El término parénquima deriva del griego *para* (al lado de) y *enquima* (cosa vertida), combinación de palabras que expresa el concepto antiguo de que el parénquima era una sustancia semilíquida vertida entre los tejidos sólidos.

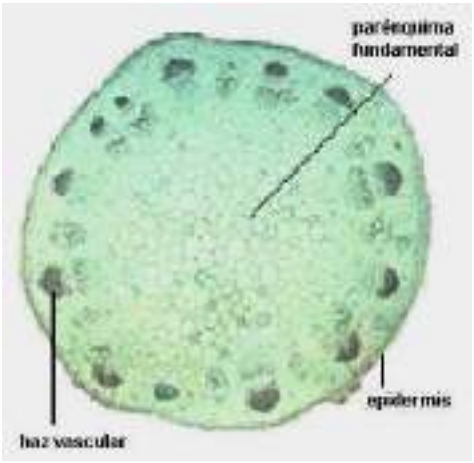
El parénquima constituye el tejido fundamental en varios aspectos:

- **Filogenético**, porque es el precursor de los otros tejidos; las primeras plantas constituidas por verdaderos tejidos estaban compuestas sólo de parénquima.
- **Ontogenético**, porque es el más primitivo, sus células son las más parecidas a las embrionarias.
- **Fisiológico**, porque es el asiento de actividades esenciales para la planta tales como fotosíntesis, respiración y almacenamiento.

CARACTERES GENERALES

El parénquima está constituido por células vivas, generalmente bien vacuoladas, fisiológicamente complejas, en general con paredes primarias, poco diferenciadas, capaces de reanudar la actividad meristemática. A esta capacidad deben las plantas la posibilidad de cicatrizar las heridas, regenerar tejidos, y formar nuevos vástagos y raíces adventicias.

Parénquima fundamental en corte transversal de tallo de *Helianthus annuus,* girasol (Eudicot.)



CLASIFICACIÓN

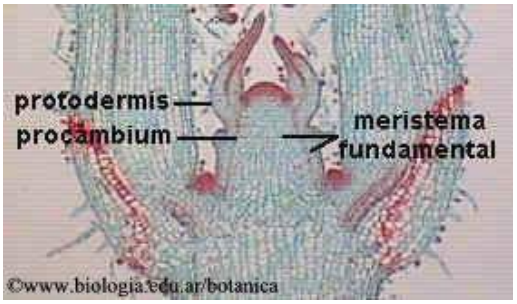
Se reconocen diferentes tipos de parénquima de acuerdo con su función:

- Fundamental
- Clorofiliano
- Reservante
- Acuífero
- Aerénquima
- Asociado a los tejidos de conducción

ORIGEN DE LOS TIPOS DE PARÉNQUIMA

Los parénquimas localizados en el cuerpo primario de la planta (fundamental, clorofiliano, reservante) se diferencian a partir del **meristema fundamental**. El parénquima asociado a los tejidos de conducción primarios y secundarios se origina respectivamente a partir del **procámbium** y del **cámbium**.
En las angiospermas el parénquima reservante que constituye el endosperma de las semillas se origina en la **doble fecundación,** proceso que tiene lugar durante la reproducción sexual. El parénquima que constituye la felodermis en los tejidos de protección secundarios de tallo y raíz es originado por el **felógeno**.

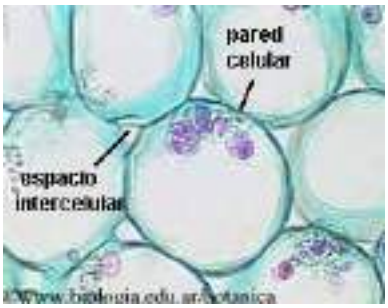
Meristema apical de *Coleus* mostrando los meristemas primarios derivados



PARÉNQUIMA FUNDAMENTAL

Localización: el parénquima fundamental forma la médula y el córtex de tallos y raíces, la pulpa de los frutos y es en general el tejido de relleno en cualquier órgano.

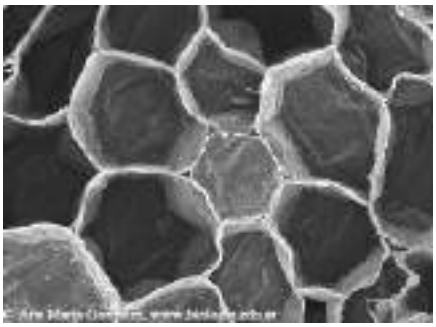
Células del parénquima fundamental en tallo
de *Zea mays,* maíz (Monocot.)



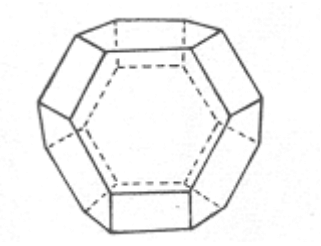
Función: en el cuerpo de la planta el parénquima fundamental constituye la masa en la que se encuentran incluidos todos los demás tejidos. Gracias a la turgencia de sus células sirve para dar solidez general al cuerpo vegetativo.

Estructura: Puede ser un tejido compacto o tener espacios intercelulares. Las células del parénquima fundamental tienen forma poliédrica, son isodiamétricas. Cuando tienen espacios intercelulares pequeños, tienen un promedio aproximado de 14 caras. Un poliedro geométricamente perfecto de 14 caras, 8 hexagonales y 6 cuadradas se designa como ortotetradecaedro.

Parénquima fundamental en corte transversal de pecíolo de *Victoria regia,* irupé (Dicot.). Foto MEB.

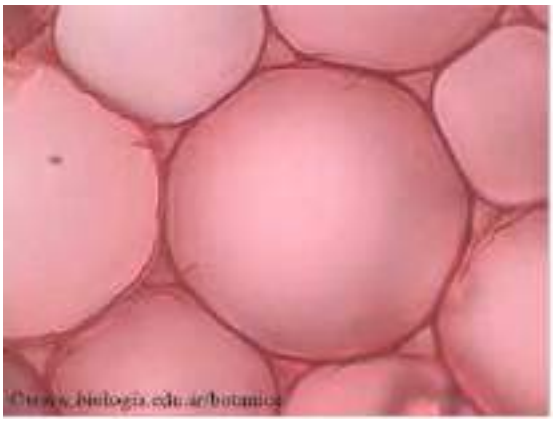


Esquema de ortotetradecaedro



Esta figura ideal es extremadamente rara entre las células vegetales, pero como las células tienden a lograr la forma que consiga la mayor economía de espacio, es decir superficie mínima con volumen máximo, toman formas aproximadas. En el parénquima de frutos de *Citrus* y en pecíolos de helechos se estudió la forma de las células, y se vió que **14** es el número de caras más común.
Dos factores que determinan la forma de las células son: la diferencia en tamaño de células vecinas, y la presencia de espacios intercelulares.
Las **paredes celulares** son muy delgadas, con campos primarios de puntuaciones. A veces las células del parénquima cortical o medular pueden tener pared muy gruesa, incluso lignificada, con puntuaciones simples.

Parénquima fundamental en corteza de tallo de *Sambucus australis*, sauco (Dicot.)



Parénquima medular de raíz de *Zea mays*, maíz (Monocot.), con paredes gruesas y puntuaciones simples

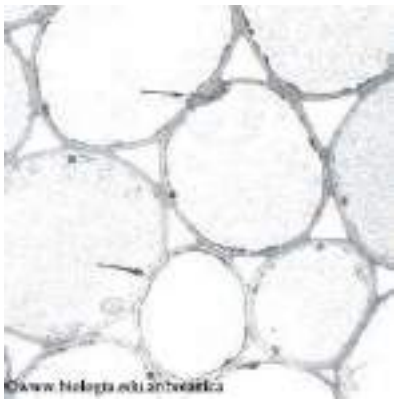


Imagen tomada de Warmbrodt R.

Generalmente no presentan cloroplastos sino **leucoplastos**; cuando hay cloroplastos, éstos tienen grana poco desarrollados. Las vacuolas están generalmente muy bien desarrolladas; pueden almacenar antocianinas, taninos o cristales en células comunes o idioblastos.

Célula de *Beta vulgaris,* remolacha (Dicot.) con pigmentos antociánicos disueltos en el jugo celular



Células de *Capsicum annuum*, morrón (Dicot.), conteniendo cromoplastos



En la pulpa de los frutos pueden hallarse células con abundantes cromoplastos.

Tema 11.2: Parénquima clorofiliano o clorénquima

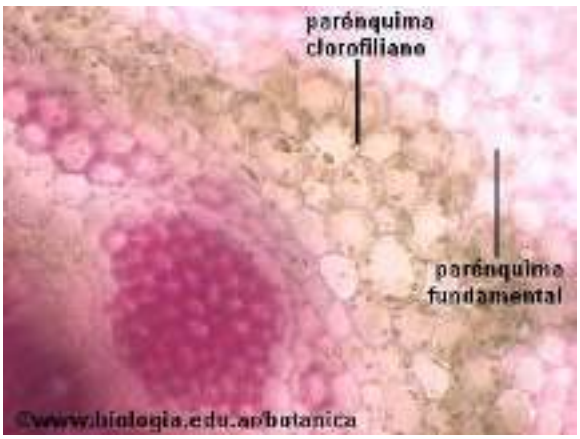
Función. El parénquima clorofiliano es el tejido fotosintético por excelencia, los cloroplastos se encargan de captar la energía lumínica transformándola en energía química.

Localización. Se encuentra especialmente en el mesófilo de las hojas, pero también en tallos jóvenes y en general en las partes verdes de la planta, a veces aún en la médula.

Célula del parénquima clorofiliano del tallo de *Egeria sp.* (Monocot.)



Parénquima clorofiliano y parénquima fundamental en corte transversal de tallo de *Mikania cordifolia* (Dicot.)



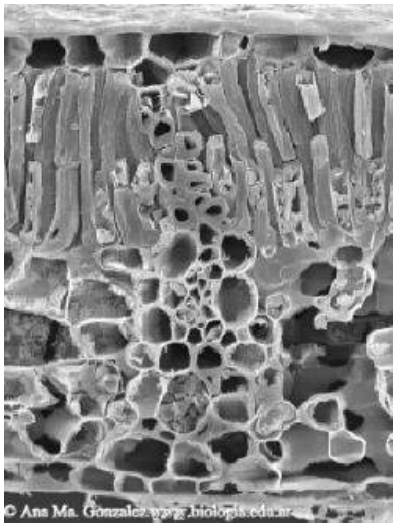
Tipos: en las hojas de la mayoría de las eudicotiledóneas, es **heterogéneo**, está formado por dos regiones:

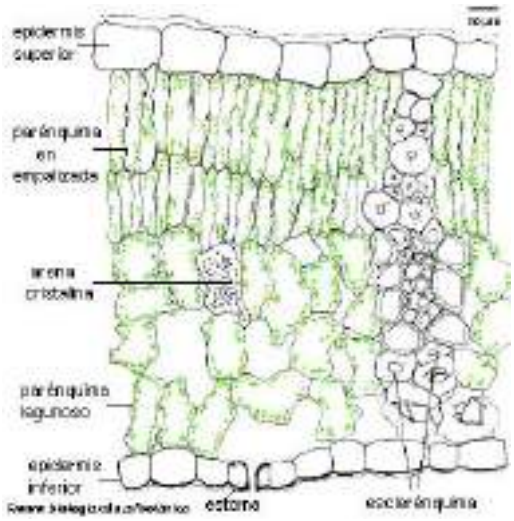
- **parénquima clorofiliano en empalizada**: Situado hacia la cara superior de la hoja formado por células cilíndricas, alargadas, que logran así más superficie y menor volumen, muy ricas en cloroplastos, con espacios intercelulares pequeños.

- **parénquima clorofiliano lagunoso o esponjoso**: Situado hacia la cara inferior de la hoja, formado de células cortas, redondeadas o variadamente lobuladas, menos ricas en cloroplastos y dejando espacios intercelulares grandes, llamados **lagunas**, por donde circula el aire necesario para el intercambio gaseoso y la respiración.

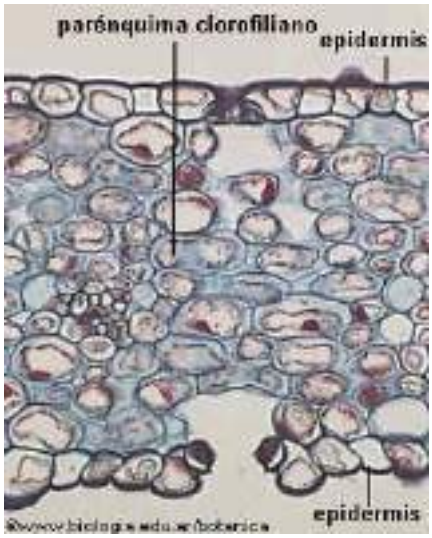
- En cambio, el parénquima clorofiliano que se encuentra en tallos jóvenes y en las hojas de ciertas monocotiledóneas es **homogéneo**.

Parénquima clorofiliano en empalizada y lagunoso en corte transversal de hoja de *Patagonula americana*, guayaibí (Dicot.). Foto MEB x 800 y dibujo realizado con MO.

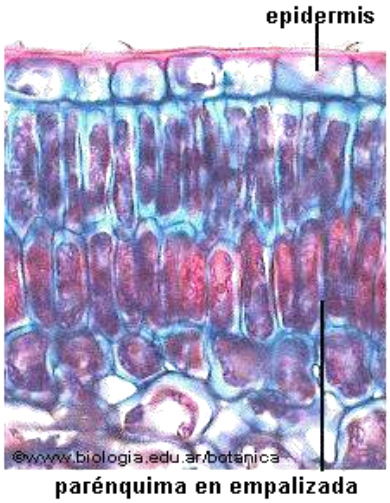




Parénquima clorofiliano homogéneo en corte transversal de hoja de *Iris* (Monocot.) Foto MO



Parénquima clorofiliano en empalizada en corte transversal de hoja de *Citrus aurantium,* naranjo (Dicot.) Foto MO

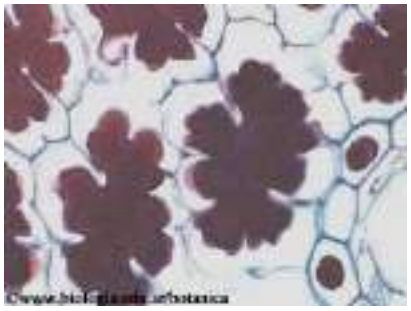


Estructura: Generalmente las células del parénquima clorofiliano tienen **paredes delgadas**. Dejan abundantes **espacios intercelulares** que constituyen un sistema de aireación bien desarrollado para facilitar el intercambio de gases necesario para permitir la asimilación del dióxido de carbono (CO_2). Sus células tienen un número variable de cloroplastos, que durante ciertos momentos del día pueden contener almidón de asimilación. Presentan numerosas vacuolas o una sola.

En ciertos grupos de plantas presentan otros detalles estructurales, como por ejemplo las células del parénquima clorofiliano de las hojas de *Pinus* (Gimnosp.) que poseen pliegues internos.

Células del parénquima clorofiliano de hojas de *Pinus*, pino, (Gimnosp.), con pliegues internos. El citoplasma, ligeramente plasmolizado, está teñido de color púrpura.





Tema 11.3: Parénquima Reservante y Acuífero

Parénquima reservante o almacenador

Función: El parénquima reservante almacena sustancias de reserva que se encuentran en solución o en forma de partículas sólidas. Los sitios de la célula donde se acumulan estas sustancias son las vacuolas, los plástidos o las paredes celulares.

Localización: el parénquima reservante se encuentra en raíces engrosadas (zanahoria, remolacha), tallos subterráneos (tubérculo de papa, rizomas), en semillas, pulpa de frutas, médula y partes profundas del córtex de tallos aéreos.

Características funcionales:
En los tallos y raíces de especies leñosas, el protoplasma de las células permanece activo: el almidón se deposita y se remueve en relación con las fluctuaciones estacionales.
En los órganos de reserva como tubérculos, bulbos, rizomas, las células son almacenadoras sólo una vez: el protoplasma muere después que se remueven las reservas durante el crecimiento de otros órganos.

Estructura: depende de la naturaleza de la sustancia acumulada.

- **Almidón**: se acumula en los amiloplastos, en células poliédricas, con pequeños espacios intercelulares. Ej: tubérculo de papa, rizoma de *Maranta arundinacea*, raíces de *Manihot esculenta*, cotiledones de porotos, lentejas. En el albumen de trigo, arroz, cebada, el tejido de reserva es compacto, sin espacios intercelulares.

Corte de tallo de *Cucurbita*, zapallo (Dicot.) mostrando granos de almidón en células parenquimáticas (Dicot.), con granos de almidón

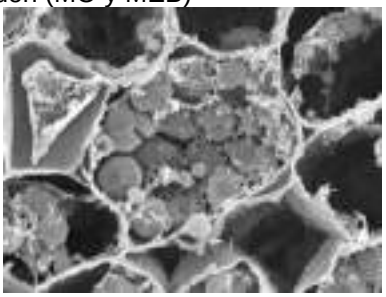


Transcorte de tallo de *Hydrocotyle bonariensis*



Parénquima reservante en raíz tuberosa de *Manihot esculenta,*
mandioca (Dicot.), con granos de almidón (MO y MEB)



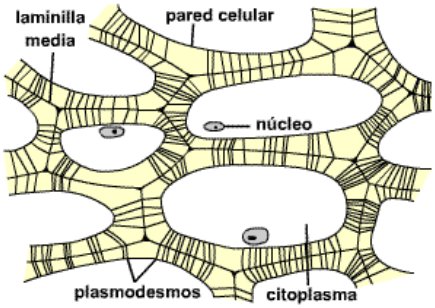


Fotos gentileza Ing. R. Medina

Glúcidos hidrosolubles: están disueltos en el jugo celular, donde se acumulan. En las células de la médula del tallo de caña de azúcar hay glucosa y sacarosa, también en la raíz de la remolacha, *Beta vulgaris* y en las hojas del bulbo de cebolla, *Allium cepa*. En las vacuolas del parénquima reservante de las raíces de *Dahlia* se acumula inulina.

Polisacáridos no celulósicos: se acumulan en las paredes celulares que llegan a ser muy gruesas y a veces muy duras. Ej: endosperma de semillas de *Asparagus* (espárrago), *Coffea arabica* (café), *Phoenix dactylifera* (palmera datilera), *Diospyros caqui*.
En *Phytelephas macrocarpa*, palmera de América tropical, el endosperma constituye el "marfil vegetal", sustituto del marfil natural usado antes de la invención de los plásticos para confección de botones, piezas de ajedrez, fichas de póker, dados, etc. Las paredes celulares de las células endospérmicas se adelgazan durante la germinación, evidenciando que los polisacáridos son utilizados por las plántulas.

Esquema de células del endosperma de *Diospyros* (Dicot.)





Proteínas: se acumulan en las vacuolas, pueden solidificarse cuando el parénquima se deshidrata, formando un tejido compacto sin espacios intercelulares. Ej: granos de aleurona del endosperma córneo de trigo, cebada y otros cereales.

En la imagen a la izquierda se ha esquematizado una célula del endosperma córneo de la semilla de cebada, *Hordeum vulgare* (Monocot.) mostrando el proceso de almacenamiento de proteínas (hordeína amorfa y globulina granular) en las vacuolas. Las proteínas son sintetizadas en el retículo endoplasmático, y son transportadas a las vacuolas por los dictiosomas.

A amiloplastos, **S** almidón, **V** Vacuola, **H** gránulos de hordeína (proteína), **D** dictiosoma
Imagen tomada de Strasburger

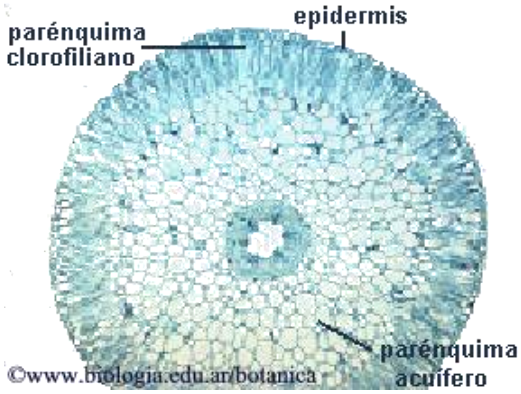
Lípidos: se acumulan en los elaioplastos o en forma de gotitas en el citoplasma. Ej: cotiledones de semillas de maní, nuez, soja; endosperma de semillas de *Ricinus* y *Cocos nucifera*; pulpa de aceitunas.

PARENQUIMA ACUÍFERO

Localización: el parénquima acuífero es muy abundante en tallos y hojas de plantas suculentas. El agua acumulada constituye una reserva utilizable en períodos de sequía.

Función: es un parénquima especializado en el almacenamiento de agua.

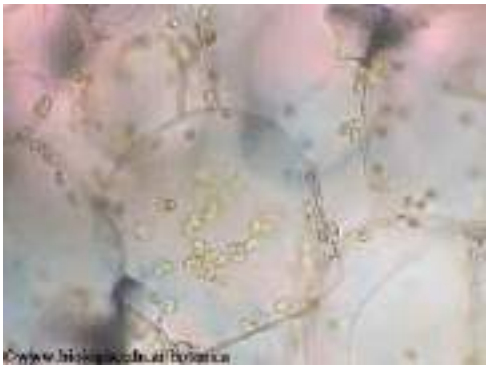
Corte transversal de tallo de *Salicornia* (Dicot.)



Estructura: presenta células de grandes dimensiones, a menudo alargadas, con paredes delgadas, vacuolas muy desarrolladas, ricas en agua y a menudo en mucílagos, que también pueden estar en las paredes y en el citoplasma. Los mucílagos aumentan la capacidad de la célula de absorber y retener agua. Ej: hojas de *Agave* (Monocot.), tallos de *Salicornia* (Dicot.), cladodios de Cactaceae (Dicots.) y algunas epífitas.

Parénquima acuífero en *Opuntia* (Dicot.). Fotos tomadas con microscopio óptico.





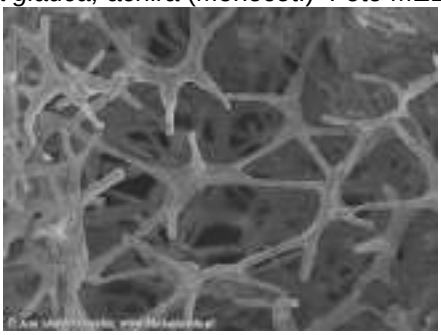
Tema 11.4: Aerénquima y Parénquima asociado a los tejidos de conducción

PARÉNQUIMA AERÍFERO O AERÉNQUIMA

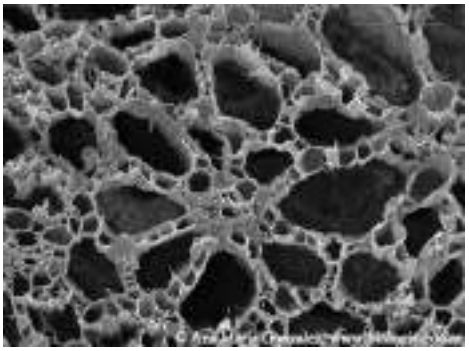
Función: el aerénquima facilita la aireación de órganos que se encuentran en ambientes acuáticos o suelos anegados. Estructuralmente es un tejido muy eficiente, porque permite la flotación de determinados órganos y logra su robustez con una cantidad mínima de células.

Localización: el aerénquima se encuentra típicamente en angiospermas acuáticas, en las que constituye un complejo sistema continuo desde las hojas hasta la raíz.

Células estrelladas del aerénquima de tallo de *Canna glauca,* achira (Monocot.) Foto MEB x 230

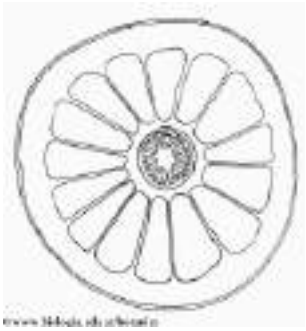


Aerénquima en pecíolo de hojas flotantes de *Eichhornia crassipes,* camalote (Monocot.), foto MEB



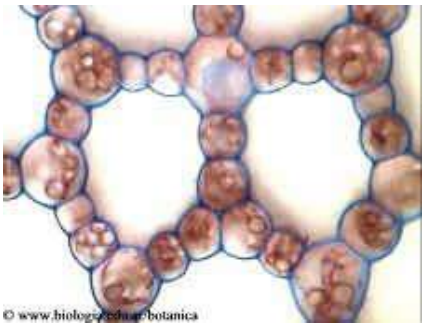
Corte transversal de tallo de *Myriophyllum aquaticum* (Dicot.) con MO y esquema, mostrando las cámaras de aire (c.a.) dispuestas radialmente





Aerénquima en transcorte de tallo sumergido de *Polygonum pedersenii* (Dicot.)

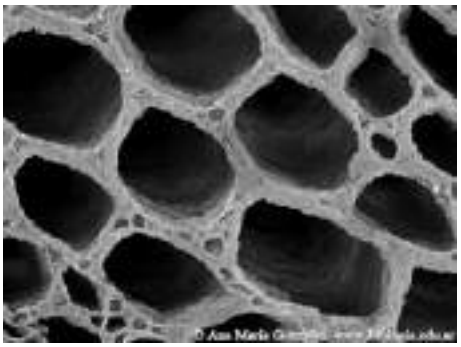
Transcorte de tallo sumergido de *Cabomba caroliniana* (Dicot.) mostrando el aerénquima



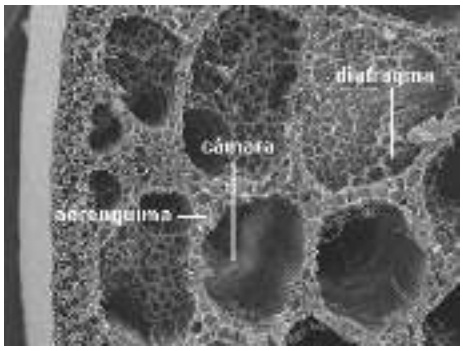


Estructura: el aerénquima está formado por células de forma variada, frecuentemente estrelladas o lobuladas, dejando espacios intercelulares muy grandes, de origen esquizógeno o lisígeno, llamados **lagunas** o **cámaras**, que pueden constituir el 70% del volumen del órgano.

Aerénquima en transcorte de tallo de *Hydrocotyle bonariensis* (Dicot.) . Cámara de aire: c.a.



Transcorte de tallo de *Schoenoplectus californicus,* junco (Monocot.)



Las cámaras pueden estar limitadas por gran número de células porque una vez iniciados los espacios intercelulares, las células se dividen perpendicularmente a los mismos agrandándolos.

Las cámaras están dispuestas a lo largo del tallo y del pecíolo. Están atravesadas perpendicularmente por placas transversales de pocas células de espesor llamadas **diafragmas**, que al mismo tiempo que dan mayor solidez a la estructura previenen los daños por inundación.

Diafragmas de *Eichhornia azurea,* camalote (Monocot.)

En corte transversal de **pecíolo**



Corte longitudinal mostrando diafragma con idioblasto tanífero



En corte transversal de **tallo**



En corte de **hoja**



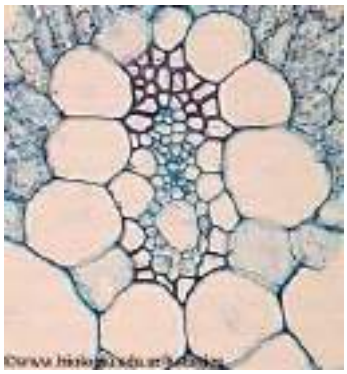
PARÉNQUIMA ASOCIADO A LOS TEJIDOS DE CONDUCCION

Función. El parénquima asociado a los tejidos de conducción sirve tanto para el almacenamiento de sustancias de reserva como para el transporte.

Localización: las células parenquimáticas forman los radios medulares y también filas verticales en floema y xilema, constituyendo una red de células vivas en el leño, formado en su mayor parte por células muertas. Además, forman las vainas fasciculares.

Estructura: en el leño las células parenquimáticas pueden tener paredes celulares lignificadas; en las vainas fasciculares las células tienen paredes primarias y pueden presentar cloroplastos diferentes a los de las células del parénquima clorofiliano.
En el parénquima vascular y en las vainas parenquimáticas que rodean los hacecillos de conducción se encuentran células especializadas en la transferencia de solutos a corta distancia: **células de transferencia**.

Vaina fascicular parenquimática rodeando un haz vascular de la hoja de *Eichhornia azurea,* camalote (Monocot.)



Células parenquimáticas con granos de almidón asociadas a los tejidos de conducción de *Patagonula americana*, guayaibí (Dicot.)



Tema 11.5: Colénquima

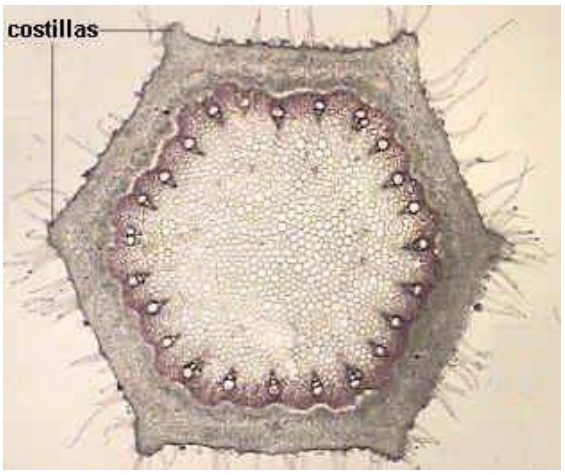
El colénquima es uno de los tejidos de sostén. Es fuerte y flexible; es un tejido plástico, puede cambiar de forma sin romperse (no recupera su forma original). Su nombre deriva del griego *colla*, que significa soldadura, con referencia a la gruesa pared de sus células.

Morfológicamente es un tejido simple, homogéneo, constituido por un solo tipo de células.

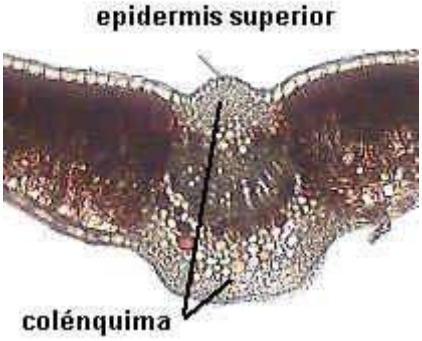
Es el tejido encargado del sostén de hojas y tallos en crecimiento. En raíces aparece muy raramente, se lo encuentra en las que están expuestas a la luz (plantas epífitas).
En órganos adultos es el tejido de sostén de partes de la planta que no desarrollan mucho esclerénquima, como las hojas y tallos de algunas plantas herbáceas. Falta en tallos y hojas de ciertas monocotiledóneas como las gramíneas, que desarrollan tempranamente esclerénquima.

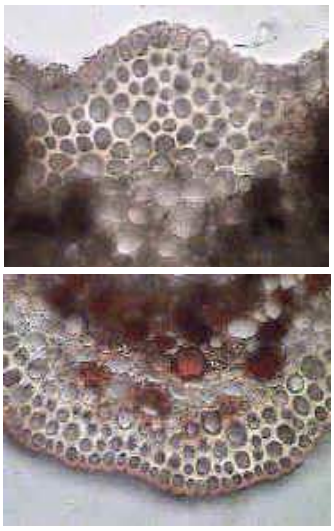
Localización. Tiene generalmente posición periférica, está ubicado directamente debajo de la epidermis o está separado de ella por una o dos capas de células (Mansilla et al., 1999). En los tallos puede formar una capa continua alrededor de la circunferencia, o aparecer en cordones, a menudo en costillas exteriormente visibles. En pecíolos la distribución es similar a la encontrada en tallos. En las venas foliares mayores aparece en una o ambas caras, si está en una sola es en la inferior; también a lo largo del borde.

Corte transversal de tallo de *Mikania* (Dicot.) con costillas de colénquima



Colénquima en transcorte de hoja de *Cephalanthus glabratus*, sarandí (Dicot.), mostrando la ubicación del colénquima en la vena media.



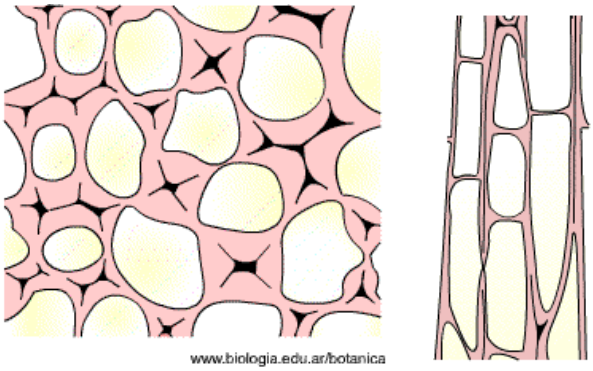


Puede aparecer en partes florales o frutos. Las cubiertas de frutos que son blandas y comestibles, por ejemplo las de las uvas, son frecuentemente colenquimatosas (Mauseth), es la porción que se come en las pasas de uva.
En la periferia del floema o xilema de los haces vasculares de tallos o pecíolos se desarrolla muchas veces un tejido que algunos autores consideran como "parénquima colenquimatoso" por su ubicación no periférica; en los últimos textos se describe como colénquima perivascular (Metcalfe, 1979).
En hojas que presentan movimientos násticos, como las hojas sensitivas de varias especies de *Mimosa* (Dicot.), el pecíolo presenta colénquima superficial excepto en la articulación, donde el colénquima está profundamente ubicado. Las paredes del colénquima son ricas en iones cloro y potasio, que son bombeados fuera del protoplasto durante la contracción celular que es la base del movimiento foliar (Mauseth). **Ver el video de *Mimosa* (toma varios minutos descargarlo).**

Estructura. Las células del colénquima son generalmente alargadas, fusiformes o prismáticas, de hasta 2 mm de longitud. En corte transversal son poligonales.

Esquema

corte transversal **corte longitudinal**



Célula del colénquima fotografiada con microscopio electrónico de transmisión (MET), de un corte transversal de filamento estaminal de *Triticum aestivum*, trigo (Monocot.)

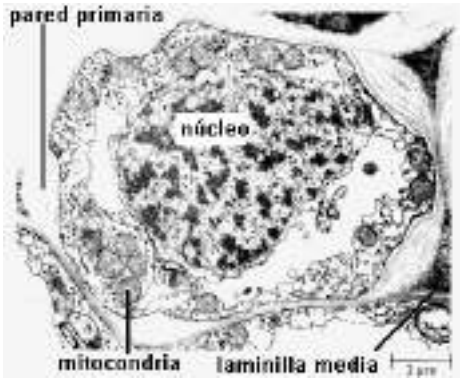


Imagen tomada de Raven

El colénquima está formado por células vivas, con protoplasto vacuolado, muy rico en agua, pueden presentar cloroplastos y taninos, y son capaces de desdiferenciarse para originar el felógeno o cicatrizar lesiones.

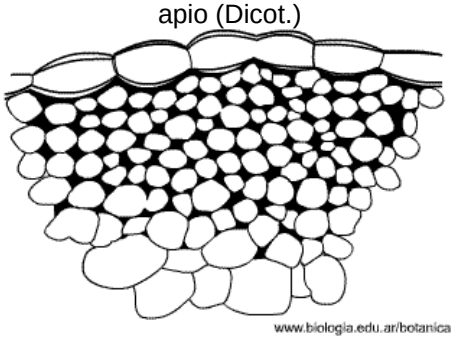
Las células del colénquima presentan paredes primarias, engrosadas, brillantes o nacaradas en cortes frescos. Las paredes están compuestas de celulosa, grandes cantidades de pectina y hemicelulosa, pero comúnmente carecen de lignina. Generalmente el engrosamiento de las paredes celulares está distribuido desigualmente.
Observadas con microscopio electrónico las paredes muestran estratificación, hay varias capas de microfibrillas con diferente orientación y composición. Las capas ricas en compuestos pécticos presentan microfibrillas orientadas longitudinalmente y están principalmente en las porciones anchas de la pared; las capas ricas en celulosa presentan microfibrillas transversales. (Setterfield). El modo de crecimiento de esta pared primaria gruesa no está completamente aclarado: se produce mientras la célula se alarga, es decir que la pared aumenta simultáneamente en superficie y en espesor. El fenómeno es muy complejo porque los espesamientos son muy grandes.

Las células del colénquima se comunican por medio de campos primarios de puntuaciones situados tanto en las partes delgadas como en las partes gruesas de la pared.

Clasificación. La clasificación del colénquima en diferentes tipos se basa en la distribución del espesamiento de la pared.

1. Colénquima angular. En este tipo de colénquima el engrosamiento de la pared está localizado en los ángulos de la célula. En los estadios iniciales, el lumen tiene forma poligonal. Pecíolo de *Rumex*, *Apium graveolens*, *Vitis*, *Begonia*, *Cucurbita*, *Beta*, *Morus*. Tallos de *Solanum tuberosum*, *Ficus*, *Polygonum*, *Boehmeria*.

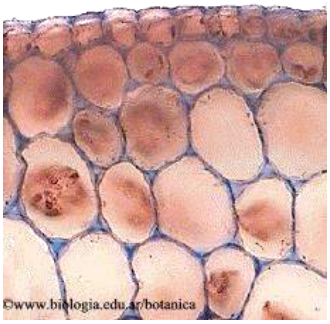
Esquema de un cordón de colénquima angular en corte transversal de pecíolo de *Apium graveolens,* apio (Dicot.)



Colénquima angular en corte transversal de hoja de *Nymphaea* (Dicot.)



Colénquima angular en corte transversal de pecíolo de *Mikania* (Dicot.)

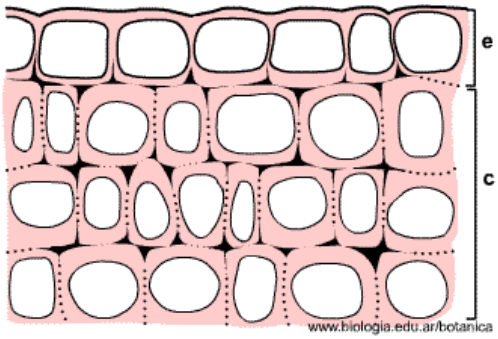


Colénquima angular en corte transversal de tallo de *Sambucus australis*, sauco (Dicot.)



2. Lamelar o laminar. Las células presentan engrosamientos localizados en las paredes tangenciales interna y externa. Ej.: tallos de *Sambucus australis* (sauco), *Rhamnus*, *Eupatorium*.

Esquema de colénquima laminar ó tangencial

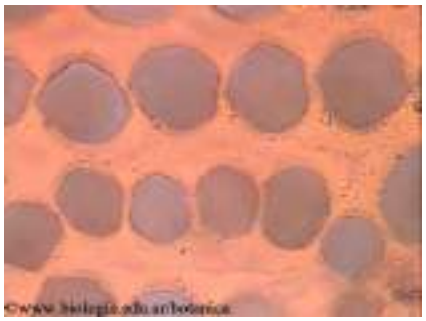


Colénquima tangencial en *Mikania cordifolia* (Dicot.)



Colénquima tangencial en corte transversal de tallo de *Sambucus australis*, sauco (Dicot.), vista general y detalle





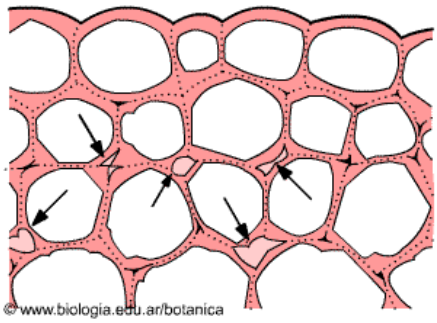
3. Lagunar: las células presentan espacios intercelulares, y los espesamientos de las paredes se localizan próximos a los espacios. Ej.: pecíolos de *Malva*, *Althaea*, *Asclepias*, *Salvia*, *Lactuca*. Raíces aéreas de *Monstera*.

Colénquima lagunar en corte transversal de tallo de *Lactuca sativa,* lechuga (Dicot.)

Foto MO



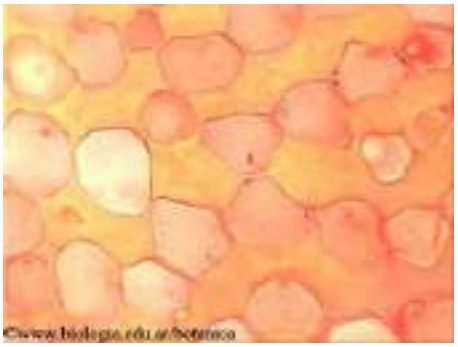
Esquema (las flechas señalan las lagunas)



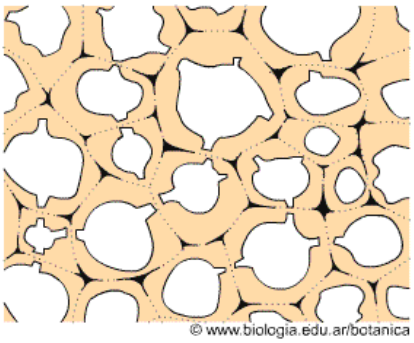
4. Anular. Es el que se presenta cuando el lumen de las células es circular. No todos los anatomistas lo aceptan, sería el último paso en el desarrollo masivo del colénquima angular, pues los espesamientos de las paredes celulares siguen siendo mayores en los ángulos.

Colénquima anular en tallo de*Sambucus australis,* sauco (Dicot.)

Foto MO



Esquema



5. Radial: En *Mammillaria magnimamma* (Cactaceae, Dicot.) hay una capa de colénquima subepidérmico cuyas células, cortas, presentan las paredes radiales engrosadas. Podría ser una adaptación para facilitar la penetración de la luz al parénquima clorofiliano (Mauseth).

Colénquima radial en *Mammillaria magnimamma*

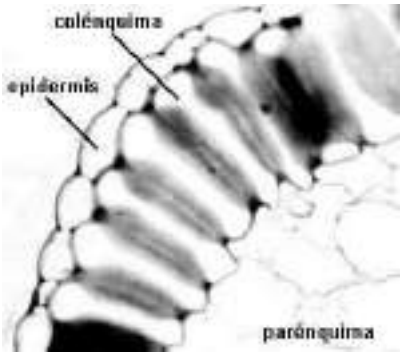


Imagen tomada de Mauseth

Origen. Todos los tipos de colénquima se originan del meristema fundamental.

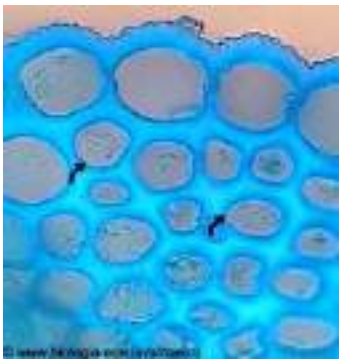
DIFERENCIAS entre PARÉNQUIMA y COLÉNQUIMA

	PARÉNQUIMA	COLÉNQUIMA
Células	Generalmente isodiamétricas	Generalmente alargadas
Paredes	Generalmente delgadas, de grosor parejo	Desigualmente engrosadas

Casos excepcionales:

En algunas plantas (*Daucus carota*, *Eryngium*, *Medicago sativa* y algunas Bignoniaceae, Piperaceae, Polemoniaceae) se deposita por dentro de la pared primaria de las células colenquimatosas una capa de pared secundaria (flechas en la foto) con alto contenido en celulosa y lignina.
Esto ocurre cuando la célula ha completado su crecimiento (Mauseth).

Colénquima del pecíolo de *Daucus carota*, zanahoria (Dicot.)



Glosario

Córtex: región de tejido fundamental de un tallo o de una raíz que se halla circunscripto externamente por la epidermis e internamente por el sistema vascular; región de tejido primario.

Felógeno: o cámbium suberógeno, meristema lateral que da lugar a la peridermis, produciendo súber (felema) hacia el exterior y felodermis hacia el interior de la planta; común en tallos y raíces de gimnospermas y eudicotiledóneas.

Inulina: polímero de la d(-)-fructosa, que desempeña en algunos vegetales un papel análogo al del almidón, se aisla entre otras fuentes del tubérculo de dalia.

Isodiamétrico: forma regular, con todos los diámetros de igual longitud.

Médula: tejido fundamental en el centro del tallo o raíz delimitado externamente por el tejido vascular.

Mucílago: carbohidrato que tiene la propiedad de hincharse con el agua, proceden de las degradaciones de la celulosa, calosa, lignina y sustancias pécticas.

Nástico: propio de las nastias, recibe el nombre de nastia toda encorbadura (y, en consecuencia todo movimiento debido a ellas) provocada por un estímulo externo de carácter difuso.

Turgencia: acción y efecto de hincharse, una célula está turgente cuando a causa de la presión interna de la misma tiene tensa la membrana.

Bibliografía

Esau, K.1977. Anatomy of Seeds Plants. 2nd. Ed. John Wiley and Sons. New York.

Fahn, A. 1974. Anatomía vegetal. H.Blume Ed. Madrid.

Mansilla M.S., M.T. Cosa y N.Dottori. 1999. Estudio morfoanatómico de órganos vegetativos en representantes de los géneros *Solanum* sect. *Cyphomandropsis y Cyphomandra*. Kurtziana 27(2): 271-284

Mauseth, J. D.1988. Plant Anatomy.The Benjamin Cummings. Pub.C., Inc., California.

Metcalfe, C. R.1979. Anatomy of the Dicotyledons. Vol.I:Systematic anatomy of the leaf and stem, with a brief history of the subject. 2nd. ed. Oxford University Press.

Raven, Evert & Eichhorn. 1992. Fifth Ed. Worth Publishers, Inc. New York .

Setterfield, G. et al. 1958. Fine structure of the walls of collenchyma cell. Amer.J.Bot. 45(7): 571-580.

Strasburger E. y col. 1994. Tratado de Botánica, 8ª ed. castellano. Ediciones Omega S.A.

Warmbrodt, R.1985. Studies on the root of *Zea mays* L.- Structure of the adventitious roots whit respect to phloem unloading. Bot. Gaz. (Chicago)146 (2):177.

Tema 12: Esclerénquima

12.1: Características generales del tejido

El esclerénquima es uno de los dos tejidos de sostén que poseen los vegetales. Su nombre deriva de dos palabras griegas: *scleros* (duro) y *enchyma* (sustancia o infusión). Es un tejido **elástico**, es decir que puede ser deformado por tensión o presión, pero retoma su forma original cuando la fuerza desaparece.

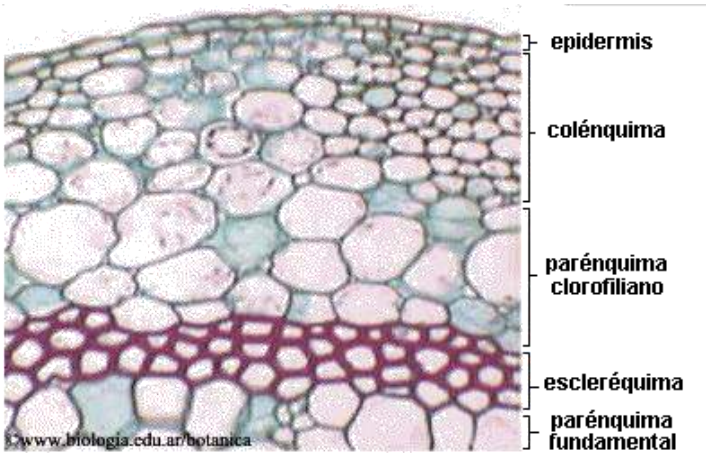
Comprende complejos de células que otorgan a la planta resistencia a los estiramientos, torceduras, pesos y presiones. En algunos casos la fortaleza y elasticidad de las paredes secundarias de ciertas células sirven como medio defensivo, ya que otorgan a la planta resistencia contra las partes bucales, garfios y ovipositores de los insectos.

Las células esclerenquimáticas se diferencian de las colenquimáticas en que poseen paredes secundarias generalmente lignificadas y en que, cuando adultas, carecen frecuentemente de protoplasma.

El siguiente cuadro resume las diferencias entre colénquima y esclerénquima:

	COLÉNQUIMA	ESCLERÉNQUIMA
Células	Desdiferenciables	Incapaces de desdiferenciación aún si conservan el protoplasto
Pared	Pared primaria Flexible, plástica	Pared secundaria lignificada
Protoplasto	Vivo, activo	Muere a la madurez

Corte transversal de tallo



Las células del esclerénquima deben sus propiedades a la **pared secundaria**, que presenta celulosa, hemicelulosas, y además hasta 30% de lignina. La lignificación se produce desde afuera hacia adentro, comienza en la laminilla media y pared primaria; la capa S3 a veces es solamente celulósica.

La **lignina** es la responsable de la fortaleza y rigidez de la pared. Por ser inerte, resistente y muy estable, protege a los otros componentes de la pared contra ataques físicos, químicos y biológicos. Regula la hidratación de la celulosa, y la elasticidad de la pared.

Las paredes secundarias son indigeribles: no hay animal que tenga enzimas capaces de disolver estas paredes, aún las termites tienen éxito solamente por la acción de hongos (actinomicetes) que llevan en su tracto digestivo (Mauseth, 1988).

Las células del esclerénquima presentan una gran variación en cuanto a forma, estructura, origen y desarrollo. Entre los diferentes tipos hay tal gradación que muchas veces es difícil separar las distintas formas.

Se han propuesto una variedad de sistemas para la clasificación de las células esclerenquimáticas. Aquí consideramos dos tipos básicos, que se diferencian por la forma de las células: **esclereidas** y **fibras**. Cuando es difícil ubicar una célula en una u otra categoría, se puede usar el término **fibroesclereida**.

ORIGEN

Las esclereidas y fibras pueden quedar asociadas a tejidos primarios o secundarios, de manera que ontogenéticamente se desarrollan a partir de diferentes **meristemas primarios derivados**: procámbium, meristema fundamental e incluso la protodermis, o de los meristemas secundarios: cámbium y felógeno.

Cuando se originan durante el crecimiento primario, las células esclerenquimáticas crecen primero por crecimiento simplástico, coordinado con el de las células vecinas en división, y sin modificar los contactos celulares y las comunicaciones intercelulares. Durante este período las fibras pueden volverse multinucleadas como resultado de mitosis repetidas no acompañadas de citocinesis.

Luego las fibras, y las esclereidas ramificadas aumentan en longitud por crecimiento apical intrusivo, los extremos se abren paso entre las células vecinas o entre los espacios intercelulares. Si los extremos son obstruidos por otras células se curvan o se bifurcan.

La porción media que ya ha completado su alargamiento desarrolla paredes secundarias, pero las paredes de los extremos permanecen delgadas.

La pared se forma de una sucesión de tubos que se van alargando. Las paredes secundarias son generalmente flojas y relajadas durante su formación, y se presentan a veces separadas de la pared primaria.

Las porciones que crecen intrusivamente no establecen comunicaciones intercelulares en sus paredes.

Esquemas mostrando el crecimiento en longitud de una fibra y al mismo tiempo el depósito de las sucesivas capas de la pared secundaria

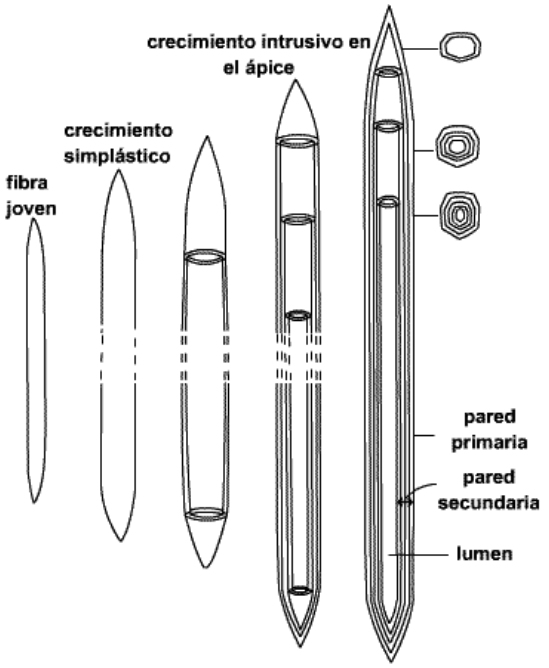


Imagen modificada de Esau (1972)

Los estudios con microscopía electrónica han demostrado que durante la formación de la pared secundaria, el núcleo celular es voluminoso, el citoplasma vacuolado, y los orgánulos más notables son microtúbulos, RE y dictiosomas, que participan en la deposición de la pared secundaria.

12.2: Esclereidas

Se definen como esclereidas a las células del esclerénquima de forma muy variada, frecuentemente cortas.

Pueden encontrarse en diferentes órganos de la planta, incorporadas a tejidos diversos, primarios o secundarios. Se las halla solitarias o agrupadas, pero nunca formando cordones como las fibras.

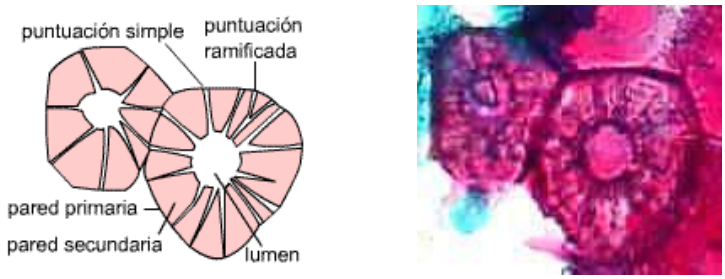
Los carozos de las drupas y las cubiertas de muchas semillas deben su dureza a que están constituidos por esclereidas.

MORFOLOGÍA

Varían mucho en forma, tamaño y características de sus paredes. Se suelen distinguir las siguientes categorías:

Braquiesclereidas: células cortas, isodiamétricas, parecidas en su forma a las células del parénquima fundamental

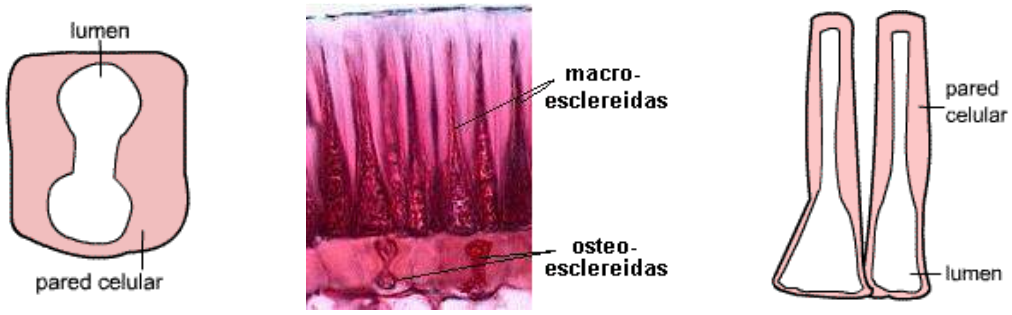
Braquiesclereidas en tallo de *Hoya carnosa,* flor de nácar (Dicot.)



Macroesclereidas: células alargadas en forma de varilla o más o menos prismáticas.

Osteoesclereidas: células columnares con sus extremos agrandados, en forma de hueso.

Esclereidas de la cubierta seminal de *Pisum sativum,* arveja (Dicot.)



Astroesclereidas: células ramificadas en grado variable.

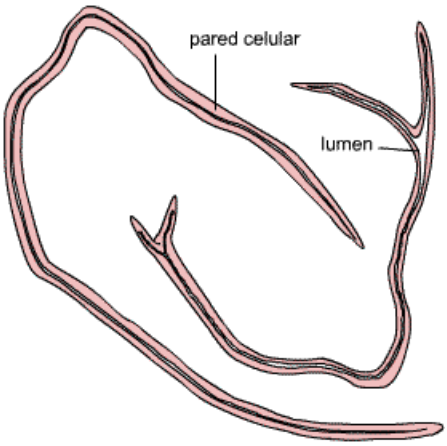
Astroesclereidas en aerénquima de *Nymphoides,* estrella del agua (Dicot.): esquema y cortes de tallo fotografiados con microscopio óptico y MEB



Tricoesclereidas: células con paredes delgadas, semejantes a pelos, con ramas que se extienden a los espacios intercelulares. Ej: en raíces de Aráceas epífitas.

Esclereidas filiformes: células largas y delgadas semejantes a fibras. Ej: en hojas de *Olea*, 1 mm long. en promedio.

Esquema de esclereidas filiformes



Porción de una hoja diafanizada de *Olea europaea,* olivo (Dicot.), fotografiada en MO con luz polarizada mostrando esclereidas filiformes

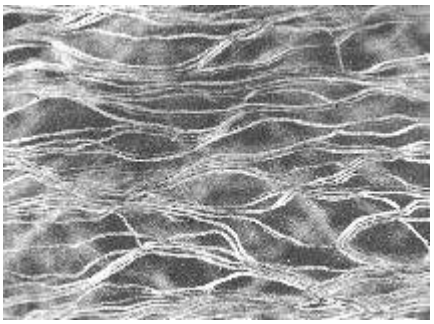


Imagen de Arzee (1953)

Esta clasificación no cubre todas las formas, porque siempre aparecen formas intermedias. Las esclereidas aisladas son idioblastos, con morfología muy diferente a las de las células vecinas, adquiriendo a menudo formas grotescas.

ESTRUCTURA DE LAS ESCLEREIDAS

Generalmente son células muertas, pero en algunos casos pueden conservar su protoplasma durante 4-5 años. Las paredes son secundarias y lignificadas. En las braquiesclereidas de peras y membrillos se ha observado la deslignificación de las paredes por actividad enzimática del protoplasto.
La pared varía en espesor, en ocasiones puede ser tan gruesa que llena casi totalmente el lumen celular. Puede presentar puntuaciones simples o ramificadas.
En las esclereidas de *Nymphaea* se encuentran entre la pared primaria y la secundaria, cristales que parecen superficiales.

Astroesclereidas en corte transversal de aerénquima de *Nymphaea*, aguapé de noche (Monocot.)



Detalle de los cristales



Vista superficial de una esclereida en corte longitudinal de aerénquima

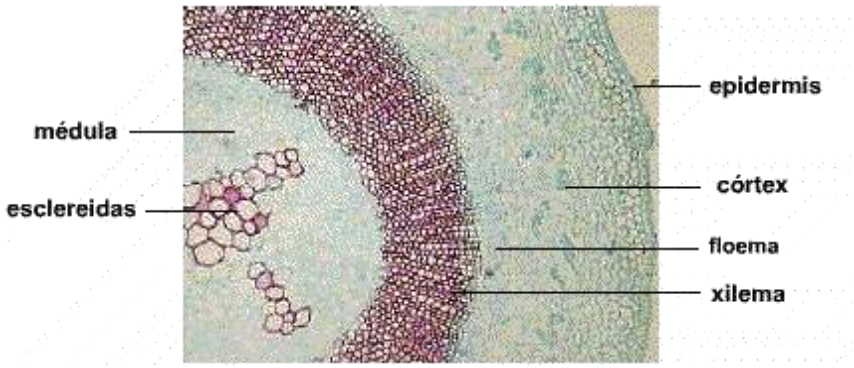


LOCALIZACIÓN DE LAS ESCLEREIDAS

Se hallan ampliamente distribuidas en el cuerpo de la planta.

Tallo: las esclereidas pueden encontrarse aisladas o en grupos en el córtex y la médula de eudicotiledóneas y gimnospermas. Ej: *Hoya*. También se hallan en los radios medulares, como en *Quercus*, o en el floema

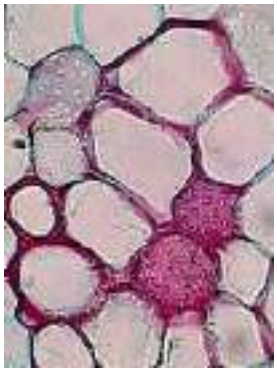
Braquiesclereidas en médula de tallo de *Hoya carnosa,* flor de nácar, (Dicot.)
Vista x 100



Braquiesclereidas mostrando las puntuaciones en corte óptico (x400)



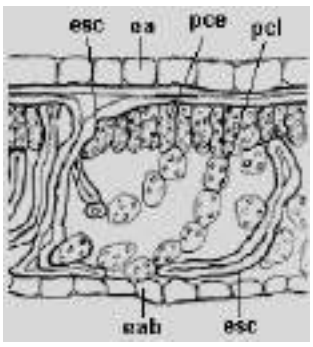
Braquiesclereidas mostrando las puntuaciones en vista superficial (x400)



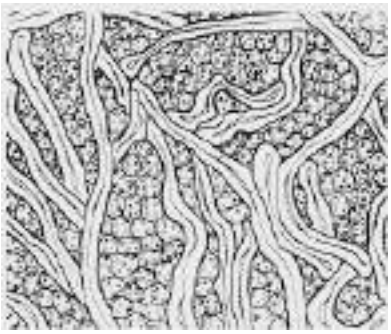
Hoja: la presencia de esclereidas en el mesófilo de la lámina foliar es característica de algunas plantas tropicales. Pueden presentarse en el extremo de los haces vasculares o atravesando completamente el mesófilo, como por ejemplo en *Mouriria, Olea, Byttneria, Boronia*. Cuando atraviesan el mesófilo pueden introducir sus extremos en las cámaras subestomáticas o entre las células epidérmicas, llegando hasta la epidermis.

Corte transversal de hoja de *Byttneria coriacea* (Dicot.), foto y esquema





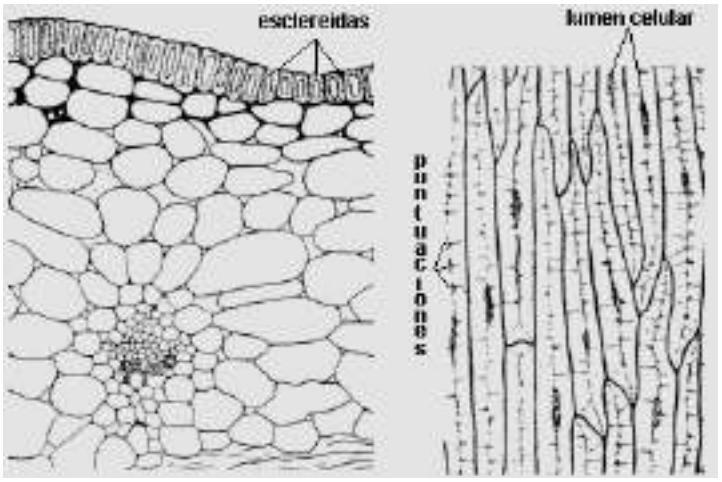
Esclereidas en corte paradermal de hoja a la altura del parénquima clorofiliano en empalizada



Referencias:**esc**: esclereida; **ea**: epidermis adaxial, **eab**: epidermis abaxial; **pce**: parénquima clorofiliano en empalizada; **pcl**: parénquima clorofiliano lagunoso.

Imágenes de Arbo (1977)

Esclereidas epidérmicas de una catáfila protectora del bulbo de ajo, *Allium sativum* (Monocot.), en corte transversal y en vista superficial



Imágenes de Esau (1972)

A veces la epidermis está formada por esclereidas como sucede en las catáfilas del ajo, *Allium sativum*.

Fruto: las esclereidas pueden encontrarse dispersas o formando grupos en la pulpa carnosa, suave, de ciertos pomos, dando la textura arenosa de los frutos de *Pyrus* (pera) y *Cydonia* (membrillo). También constituyen el endocarpo de las drupas, como sucede en *Prunus* (durazno, ciruela). En frutos secos como en la cipsela de *Lactuca sativa*, lechuga, constituyen las paredes duras.

Braquiesclereidas en pulpa de pera, *Pyrus communis* (Dicot.) Corte óptico, mostrando las paredes con puntuaciones ramificadas y el lumen reducido



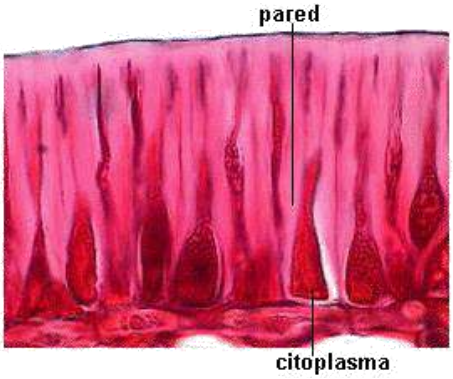
Esclereidas del endocarpo -carozo- de *Prunus* (durazno), Dicot.



Imagen tomada de Berg (1997)

Semilla: las esclereidas se encuentran en abundancia dando dureza y consistencia al episperma, por ejemplo en la epidermis de semillas de arveja, *Pisum sativum,* formada por esclereidas alargadas en forma de varilla, dispuestas en empalizada, con lumen amplio en la parte inferior y notablemente angosto en la parte superior.
También las capas subepidérmicas de las semillas de *Crotalaria* están formadas por esclereidas.

Macroesclereidas epidérmicas en corte transversal de semilla de *Pisum sativum*, arveja (Dicot.)



Material disociado de la cubierta seminal de *Pisum*

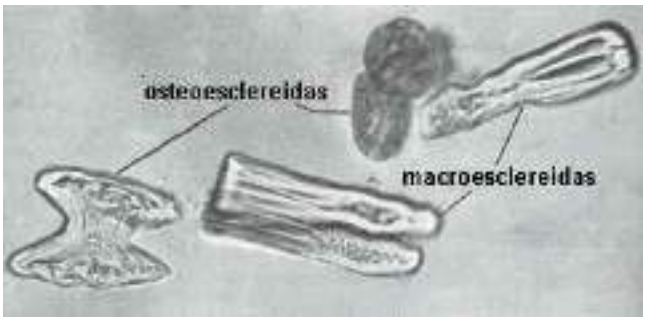
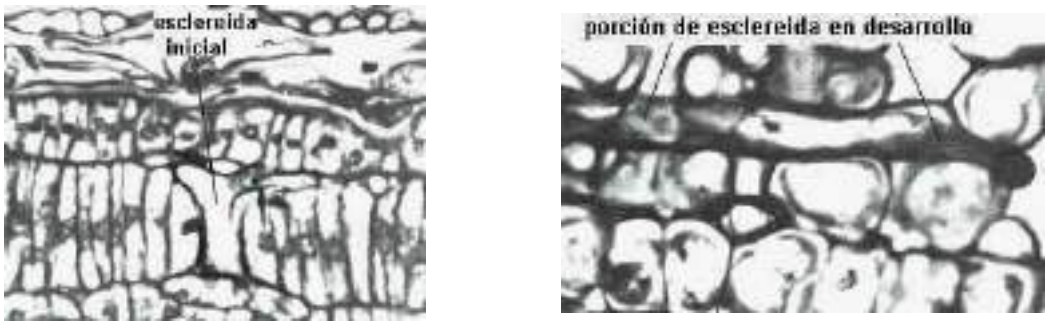


Imagen tomada de Fahn (1990)

ORIGEN DE LAS ESCLEREIDAS

Pueden originarse a partir de células del meristema fundamental que se individualizan muy pronto como primordios de esclereidas. Esto ocurre por ejemplo en hojas y raíces aéreas de *Monstera* o en las hojas de plantas tropicales con esclereidas como las de *Olea europaea.*

Célula de *Olea europaea,* olivo (Dicot.) diferenciándose como esclereida



Imágenes de Fahn (1990)

Las esclereidas de los tejidos vasculares se originan a partir de células derivadas del procámbium o del cámbium.
Las esclereidas de la epidermis se originan a partir de la protodermis.
Pueden originarse secundariamente por esclerosis de células parenquimáticas, como las del floema secundario.

12.3: Fibras

Son células esclerenquimáticas largas y estrechas, con extremos aguzados, que pueden encontrarse en diversas partes de la planta.
Tienen, por lo común, paredes secundarias lignificadas.
Varían en tamaño, forma, estructura y espesor de las paredes, y cantidad y tipo de puntuaciones.

Porción de corte longitudinal de xilema secundario de *Rubia velutina* (Dicot.) mostrando fibras con núcleo

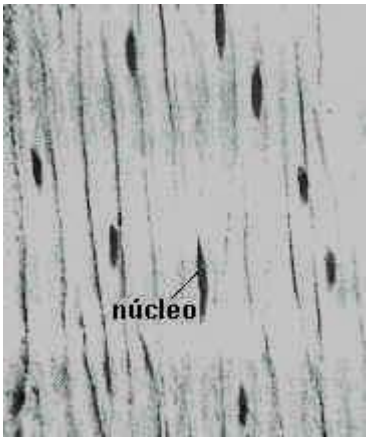


Imagen de Fahn (1982)

Algunas veces pueden conservar su protoplasma vivo, y en ese caso presentan núcleo. La retención de los protoplastos en las fibras es un índice de adelanto evolutivo, donde hay fibras vivas hay poco parénquima axial o ninguno.
Derivan filogenéticamente de las traqueidas, que presentan paredes relativamente delgadas y puntuaciones areoladas.

La secuencia evolutiva sería: **traqueida - fibrotraqueida - fibra libriforme**.

CLASIFICACIÓN DE LAS FIBRAS

Se clasifican por su localización, según que estén incluidas o no en el xilema secundario:

1) Xilares o fibras del leño (xilema secundario)

2) Extraxilares

2a.Tallo y raíz: corticales, perivasculares, floemáticas

2b. Hojas: fibras de la vaina fascicular, fibras de las extensiones de la vaina, cordones no fasciculares de fibras

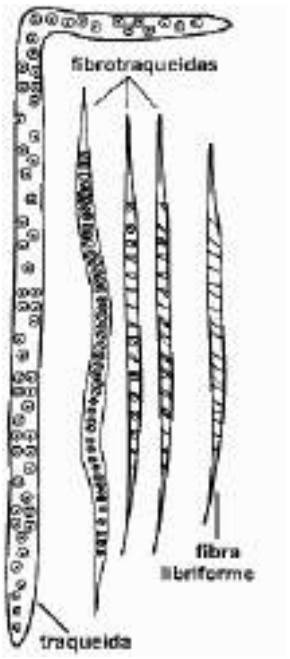


Imagen modificada de Esau (1972)

1) FIBRAS XILARES: por su estructura se clasifican en:

- Fibrotraqueidas
- Fibras libriformes
- Fibras mucilaginosas y fibras septadas

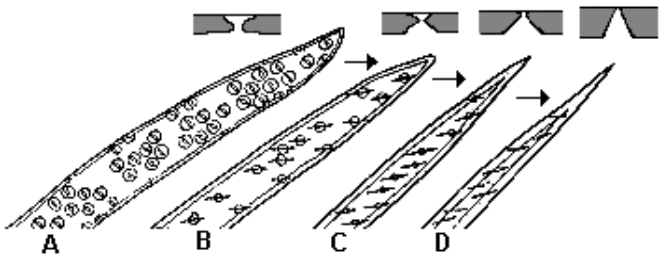
Las **fibrotraqueidas** poseen paredes más gruesas que las traqueidas y puntuaciones areoladas con cámaras muy pequeñas y canal de la puntuación desarrollado.

Las fibras **libriformes** presentan paredes muy gruesas, puntuaciones simples con canal de la puntuación cilíndrico o infundibuliforme (en forma de embudo aplanado).

Los cambios ocurridos durante la evolución de traqueida a fibra libriforme son:
- aumento del espesor de las paredes.
- reducción del número y cambio del tipo de puntuaciones.
- disminución de la longitud.

En términos absolutos, las fibras son más cortas que las traqueidas primitivas (Esau, 1977). En términos relativos, en los tejidos maduros de una planta, las fibras libriformes son más largas que las traqueidas.

Esquemas ilustrando los estadios de la transición filogenética de traqueida a fibra libriforme, con los cambios respectivos en las puntuaciones en corte transversal



A. Traqueida con puntuaciones areoladas

B-C. Fibrotraqueidas, puntuaciones con aréolas de tamaño reducido

D. Fibra libriforme, puntuaciones simples, canal de la puntuación infundibuliforme

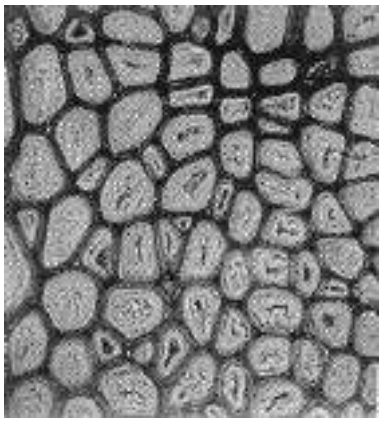
Imagen de Carlquist (1961)

Las **fibras mucilaginosas o gelatinosas** están presentes en el leño y en el floema de familias con predominio de hojas compuestas, como Meliáceas, Anacardiáceas y Leguminosas (Sperry, 1982). También se encuentran en el leño de tensión de Eudicotiledóneas. La capa más interna de la pared secundaria posee gran cantidad de alfa-celulosa y es pobre en lignina. Esta capa,

denominada capa G es relativamente porosa y menos compacta que las capas adyacentes más externas, absorbe mucha agua y puede hincharse y ocupar todo el lumen celular.

Las **fibras septadas** se pueden encontrar también en floema. Presentan protoplasma vivo, conteniendo almidón, aceites, resinas, cristales de oxalato de Calcio. Los septos consisten en una lámina media con pared primaria a cada lado, interrumpida por numerosos plasmodesmos. Los septos no se fusionan con la pared secundaria de la fibra, y se ensanchan en contacto con la pared de manera que a veces los bordes quedan dirigidos hacia el lumen.

Fibras mucilaginosas o gelatinosas en corte transversal de leño



Fibras septadas en corte longitudinal de leño de *Triomma malaccensis* (Dicot.)

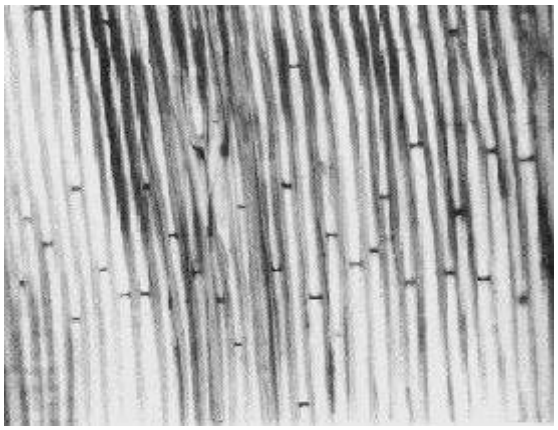


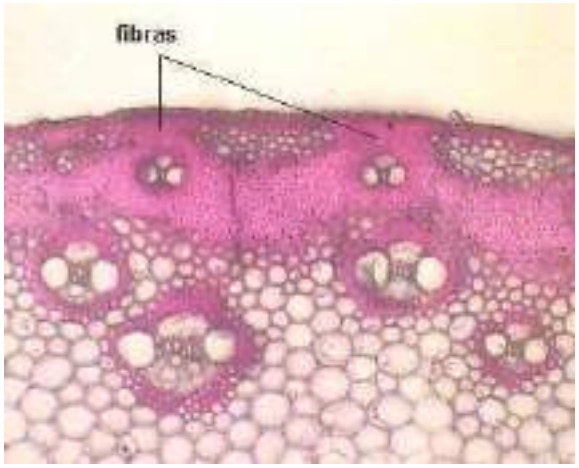
Imagen de Mauseth (1988)

2) FIBRAS EXTRAXILARES: varían en longitud, sus extremos pueden ser romos, afilados, incluso ramificados, frecuentemente se superponen, lo que otorga resistencia al conjunto.
Sus paredes son frecuentemente muy gruesas pero el grado de lignificación puede variar: es muy alto en las hojas de monocotiledóneas en tanto que en tallos de eudicotiledóneas es muy bajo, el contenido en celulosa es de 75-90%. Las fibras comerciales más apreciadas tienen menor proporción de lignina. Pueden presentar laminaciones concéntricas en corte transversal, a veces debidas a la alternancia de capas con diferente proporción de celulosa. Las puntuaciones siempre son simples, la abertura interna de la puntuación es circular. Pueden ser plurinucleadas.

2a. Fibras de tallo y raíz

- **Fibras corticales**: se encuentran en el córtex, pueden formar un cilindro subepidérmico, o a mayor profundidad, como en Gramineae, o formar cordones como en Palmae. En algunas Cyperaceae las fibras subepidérmicas se originan por divisiones periclinales y anticlinales de la protodermis.
- **Fibras perivasculares o pericíclicas**: están localizadas en la periferia del cilindro vascular, dentro de la capa más interna del córtex. Se presentan en algunas plantas trepadoras como *Aristolochia* y *Cucurbita*.

Fibras corticales en corte transversal de tallo de *Coelorhachis balansae*, gramínea (Monocot.)



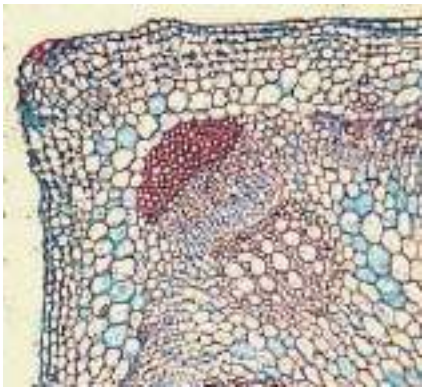
Fibras perivasculares en corte transversal de tallo de *Cucurbita,* zapallo (Dicot.)



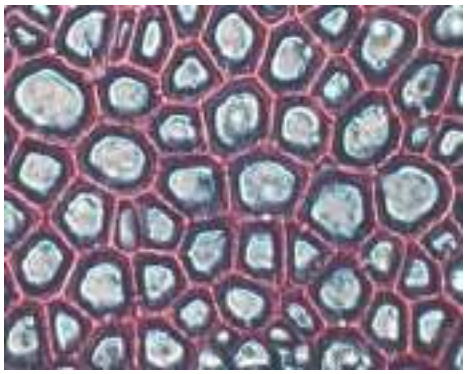
Fibras floemáticas: están asociadas al floema primario o secundario, pueden formar:

- casquetes en la parte más externa del floema primario de cada haz vascular
- vainas alrededor de los haces vasculares.
- cordones o láminas tangenciales en la periferia del cilindro vascular, como en el lino, *Linum usitatissimum*.
- pueden estar intercaladas en mayor o menor cantidad en el floema secundario. Pueden ser septadas.

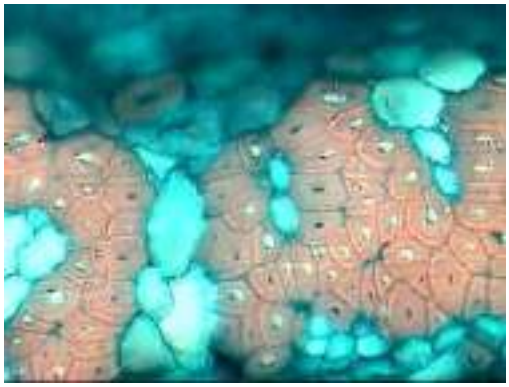
Sector de un corte transversal de tallo de *Bidens pilosa* (amor seco)



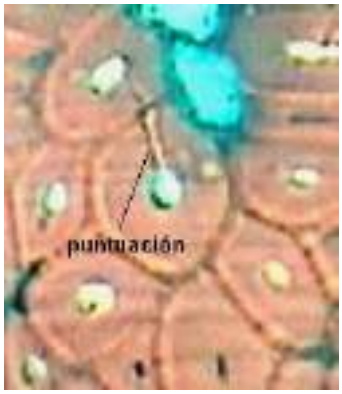
Detalle de las fibras floemáticas que acompañan al haz vascular de *Bidens pilosa*



Fibras floemáticas en corte transversal de tallo de *Hibiscus elatus* (Dicot.)



Detalle de la puntuación simple



En Gimnospermas usualmente no hay fibras en el floema primario, sin embargo pueden aparecer en el floema secundario. A veces hay fibras corticales.

2b. Fibras de las hojas

En muchas Monocotiledóneas el esclerénquima es el único tejido de sostén. Las fibras pueden localizarse de distinto modo:

- formando casquetes o vainas alrededor de los haces vasculares.
- formando las extensiones de la vaina, a uno o ambos lados de los hacecillos.
- formando cordones subepidérmicos o más profundos no asociados con los haces vasculares.

Casquetes de fibras acompañando los haces vasculares en corte transversal de hoja de *Bouteloua breviseta*

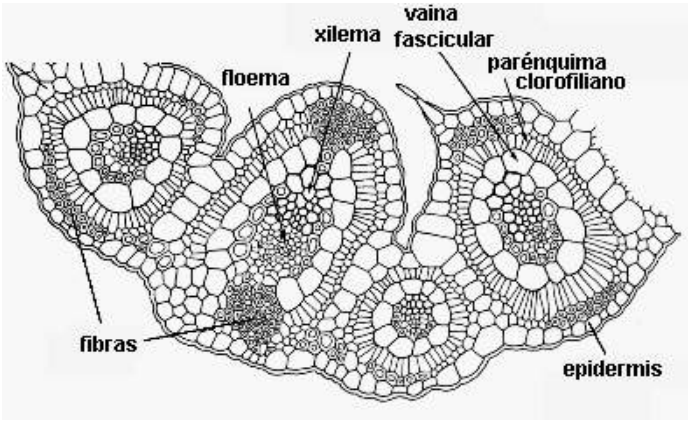
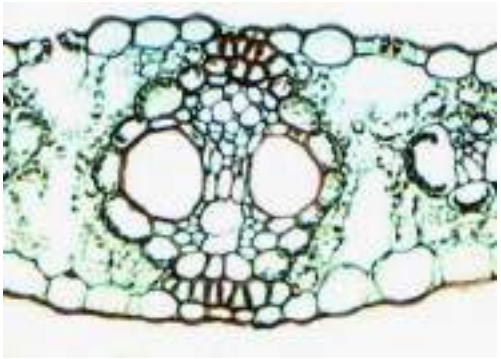
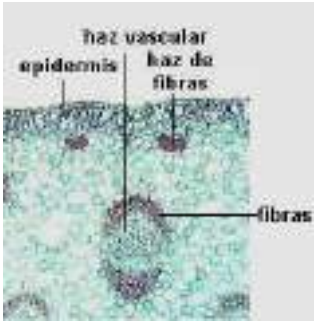


Imagen modificada de Esau (1977)

Fibras en extensiones de la vaina de los haces vasculares de *Zea mays*, maíz (Monocot.)



Fibras asociadas y no asociadas con los haces vasculares en corte transversal de hoja de *Yucca* (Monocot.)



12.4: Ordenación de los elementos de sostén

La ubicación de los elementos de sostén en los órganos vegetales está relacionada con las presiones o fuerzas que éstos deben soportar o resistir. El peligro de ruptura de los elementos estructurales es tanto mayor cuanto más periféricos son. Por esta razón, los tallos de plantas herbáceas y las ramas delgadas de los árboles, que deben poseer buena resistencia a la flexión, presentan los elementos de sostén situados periféricamente. Por ejemplo, en el tallo de *Mikania cordifolia* (guaco), planta trepadora, se encuentran seis cordones periféricos de colénquima y seis cordones de fibras perifloemáticas.

Corte transversal de tallo de *Trifolium*, trébol (Dicot.), cuyos elementos de sostén se encuentran en la periferia: casquetes de fibras de los haces vasculares.

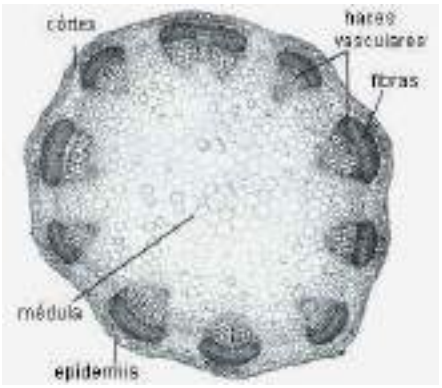
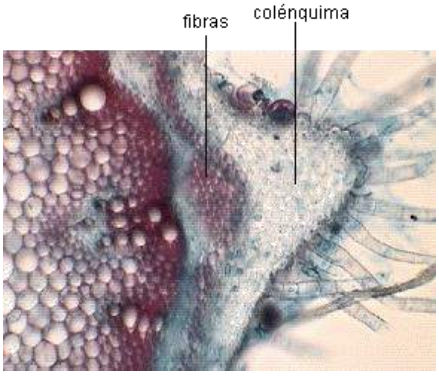


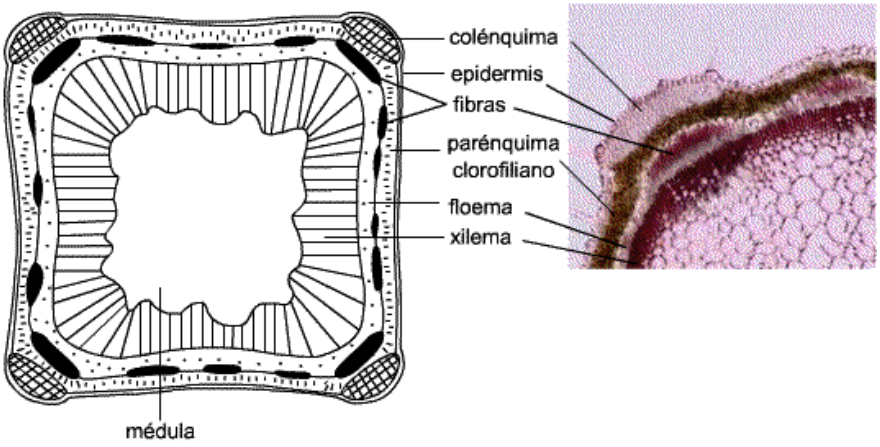
Imagen tomada de Foster & Gifford (1959)

Detalle de corte transversal de tallo de *Mikania cordifolia*, guaco (Dicot.) mostrando la ubicación de los tejidos de sostén



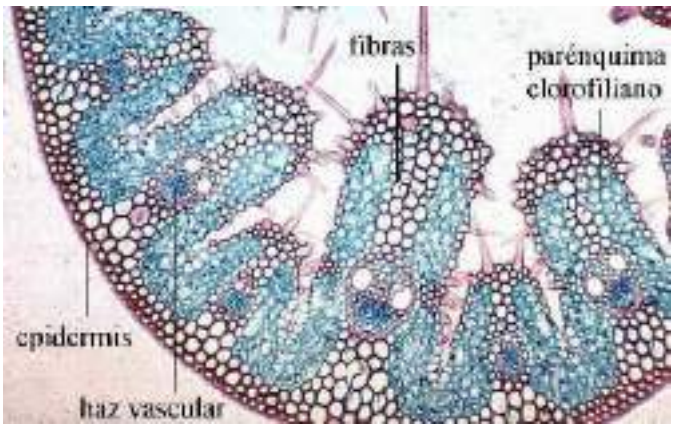
Para oponerse a la torsión, una columna requiere por lo menos dos soportes cruzados, por eso en muchos tallos de sección cuadrangular se encuentran cordones de colénquima situados en los ángulos.

Esquema de corte de tallo de *Glandularia peruviana,* margarita punzó (Dicot.)

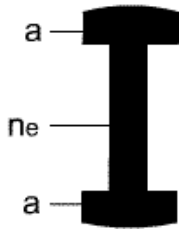


Muchos tallos huecos presentan soportes en T, y las hojas de muchas gramíneas poseen refuerzos en doble T, de forma igual que la de los rieles de ferrocarril y las vigas usadas en las construcciones, en los cuales las dos "alas" están unidas por un "nervio".

Ordenación de los elementos de sostén en corte transversal de hoja de *Ammophila*, gramínea (Monocot.)



Esquema del refuerzo en doble **T** (**a,** alas; **ne**, nervio)

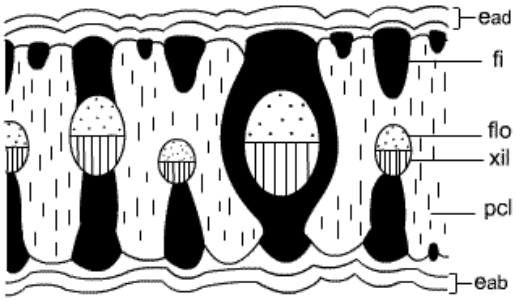


Esquema copiado de Strasburger

Ordenación de los elementos de sostén en corte transversal de hoja de *Trithrinax campestris,* carandá, palmera (Monocot.)

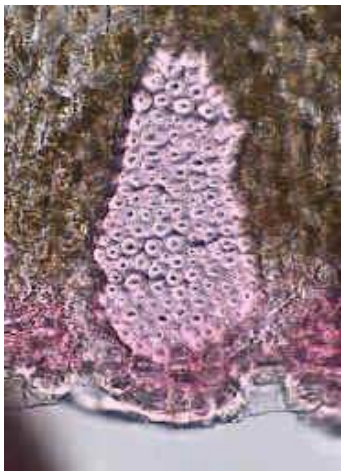


Esquema del corte



Referencias: **ead**, epidermis adaxial; **eab**, epidermis abaxial; **fi**, fibras;**xil**, xilema; **flo**, floema; **pcl**, parénquima clorofiliano

Detalle de un cordón de fibras de *Trithrinax campestris*



Esquema de un corte transversal de un sector del tallo de *Triticum aestivu*m, trigo (Monocot.)

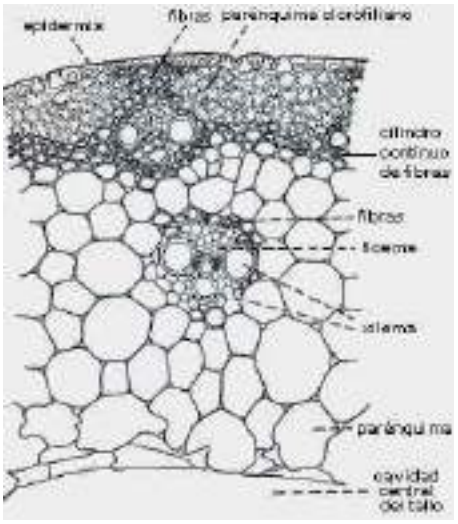
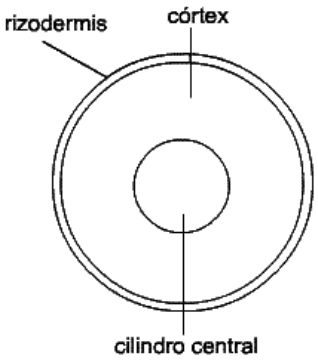


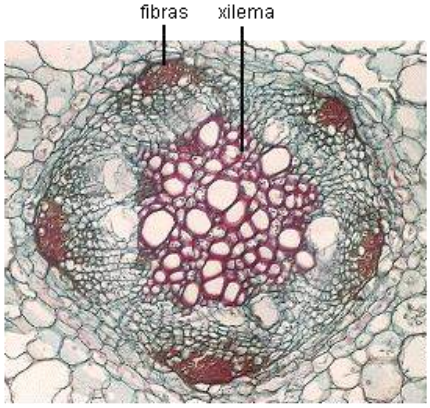
Imagen de Hayward (1951)

Para resistir la tracción, los elementos estructurales deben hallarse en el centro del órgano. Por eso en las raíces o rizomas de las plantas terrestres, estirados con violencia al ser movido el tallo por el viento, los elementos de sostén se disponen en un cordón central. En la constitución de ese cordón central también intervienen normalmente los elementos del xilema provistos de paredes engrosadas.

Esquema de corte transversal de raíz



Corte transversal del cilindro central de la raíz de *Glycine max,* soja (Dicot.)



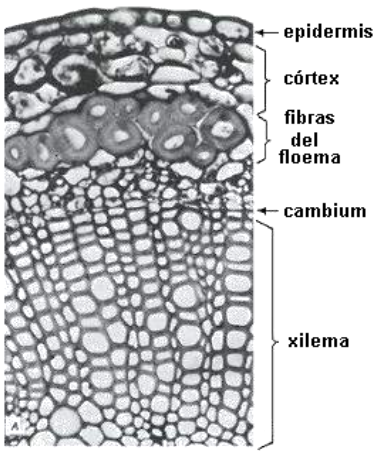
12.5: Uso de las Fibras e Importancia Económica

Las fibras vegetales han sido utilizadas por el hombre desde tiempos muy remotos. El lino fue cultivado ya 3000 años antes de Cristo en Europa y Egipto, y lo mismo ocurrió con el cáñamo en China. Desde el punto de vista anatómico, una fibra es una célula individual; desde el punto de vista comercial, el término fibra corresponde a cordones de fibras que a veces incluyen los tejidos vasculares. Las fibras comerciales se clasifican en **duras** y **blandas**.

FIBRAS DURAS: son las fibras de hojas de Monocotiledóneas. Cada fibra es un cordón fibroso o un haz vascular con las fibras asociadas. Los cordones tienen generalmente un curso largo y recto con muy pocas y débiles anastomosis. Las fibras tienen un alto contenido de lignina y son de textura rígida.

FIBRAS BLANDAS: son las fibras floemáticas de tallos de Eudicotiledóneas, que pueden estar más o menos lignificadas, pero son suaves, elásticas y flexibles. Los cordones de fibras del floema forman una red donde no se individualizan los distintos grupos. Ejs.: lino y ramio.

A, Fibras floemáticas en corte transversal de tallo de *Linum usitatissimum*, lino (Dicot.)



B, fragmentos de fibras aisladas



Imágenes de Esau (1977)

PREPARACIÓN

El proceso varía con cada especie utilizada e incluso con cada región. Sin embargo, se pueden sintetizar los pasos básicos.

1) Enriado: en rocío o en agua. En el primer caso se dejan los tallos o las hojas de la planta a campo durante 2-5 semanas hasta que se destruyan los tejidos blandos. En el segundo caso se los sumerge en agua, con frecuencia a temperatura controlada. El último proceso es más breve.
2) Agramado o espadillado: los tallos o las hojas son secados y se los introduce entre dos cilindros estriados que los aplastan parcialmente.
3) Batido o apaleo: con esta operación las partes no fibrosas se fragmentan y se desprenden mediante sacudidas.
Después de clasificadas, las fibras pasan aún por una serie de complicadas manipulaciones antes de ser utilizadas: **limpiado**, **cepillado**, **peinado**, etc.

EJEMPLOS

- **Fibras duras**
  - *Musa textilis* (cáñamo de Manila, abacá), la más importante en la industria de la cordelería.

Musa textilis (Monocot.)

Fibras extraídas de las hojas



Planta



  - *Sanseviera spp.* (cola de tigre). Se cultivan varias especies para cordelería resistente al agua salada

Fibras extraídas de hojas de *Sanseviera sp.,* cola de tigre (Monocot.)



Hojas de *Sanseviera sp.* mostrando las fibras en la parte inferior, después del enriado





- *Ananas* spp.: entre las fibras duras, su fibra es la más fina y flexible, se usa para tejidos.

Ananas (Monocot.)

Fibras de hojas de *Ananas sativus* obtenidas después de secarlas y golpearlas



Plantas de *Ananas sativus*



Tejido hecho con cordel elaborado con fibras de *Ananas sp.*



- *Phormium tenax* (formio). Cultivada en el Delta argentino. Se usa para esteras, caminos, sogas, alpargatas.

- *Agave sisalana y* otras especies: con las fibras extraidas de sus hojas se fabrica el hilo sisal. También se usa para cepillos y escobas.

Cuerda hecha con fibras de *Agave*



Agave sisalana



Agave sp. (Monocot.)



Tomada de; www.stabg.freeserve.co.uk /xerophytichouse.htm

- *Bromelia balansae*, *B. smithii*, *B. hieronymi*, *B. serra* (caraguatá): cordelería, hamacas, bolsas; las fibras de los rizomas se usan para fabricación de cordeles y sogas en Misiones; durante la guerra de la Triple Alianza se fabricaron arpilleras y lienzos. Las fibras se extraen por machacado, se secan al sol y luego se trenzan.

Bromelia serra, caraguatá (Monocot.)



Cuerda elaborada con fibras extraídas de rizomas de *Bromelia smithii* (Monocot.)





fcbs.org/pictures/ bergcage_nav.htm

- *Deinacanthon urbanianum* (chaguaré, tamomá): en el NW argentino, Bolivia y Paraguay se usa para cordelería y tejidos bastos: hamacas, bolsas, redes. La fibra se extrae por frotación contra objetos rígidos.

- *Pseudananas macrodontes* (ihvirá, piña de monte). Sogas y cotas de malla usadas por los indios en el siglo XIX.

- *Trithrinax campestris* (carandá). En Entre Ríos se hacen trenzas para alpargatas, hilos de atar.

Deinacanthon urbanianum, chaguaré (Dicot.)



Imagen tomada de fcbs.org/whatsnew02-2.htm

Colgante confeccionado con fibras de *Deinacanthon urbanianum*, chaguaré (Dicot.)



Trithrinax campestris, carandá (Monocot.)



Tomada de www.palmsoftheworld.com/ camp.htm

Fibras blandas

- *Linum usitatissimum* (lino): superior en calidad al algodón y proporciona un tejido más fino. Sus fibras pueden alcanzar hasta 7 cm de longitud.

Fibras extraídas del tallo de *Linum usitatissimum*, lino (Dicot.)



El papel moneda (dólar) se hace con fibras de lino (Dicot.)





- *Boehmeria nivea,* ramio (Dicot.).
  Sus fibras se encuentran entre las células más largas del reino vegetal: 55 cm. La fibra es blanca, sedosa, la más resistente de las conocidas, aunque muy difícil de extraer. Se usaba en la confección de camisas de lámparas de gas y paracaídas.

Boehmeria nivea, ramio (Dicot.)

Hojas de la planta



Fibras extraidas del tallo



Tejido hecho con fibras de ramio



- *Cannabis sativa*, cáñamo (Dicot.): su fibra es similar a la del lino, pero menos flexible. Se usa para tejidos bastos y cordelería.

- *Corchorus capsularis*, yute (Dicot.): es la fibra de uso más extendido después de la del algodón, aunque se deteriora con facilidad. Es barato y fácil de hilar. Se usa para tejidos bastos, arpillera, suelas de alpargatas, alfombras.

Cannabis sativa, cáñamo (Dicot.)



Corchorus (Dicot.)



Trenza confeccionada con fibras extraídas de *Corchorus capsularis*, yute (Dicot.)



Imagen de www.cannabis-seeds.biz/

- *Urena lobata*, malva blanca, cadillo (Dicot.): maleza de países tropicales. Su fibra es amarillenta, más duradera que la del yute. Se usa en la confección de sacos para empacar café en Cuba, Brasil, Madagascar, Congo y Nigeria.

Urena lobata (Dicot.)



Foto A.Murray, © 2002 Univ.Florida



Tomada de club.euronet.be/luc.pauwels/Latham2.htm

Fibras extraídas del tallo



Otras Fibras

- *Palmae* (Monocot.): los tallos y hojas de varias especies de palmeras se utilizan para la fabricación de escobas y cepillos.

- *Sorghum technicum* (Monocot.), sorgo de escobas. Sus inflorescencias se utilizan para la fabricación de escobas, se cultiva en la zona templado-cálida de nuestro país.

- *Cocos nucifera*, coco (Monocot., palmera). Las fibras extraidas del mesocarpo se utilizan para la fabricación de cuerdas.

Sorghum technicum, sorgo de escobas (Monocot.)



www.botany.wisc.edu -Foto R.R.Kowal

Cocos nucifera, coco (Monocot.) planta, fruto y semilla



www.plantapalm.com/vpe/photos

Cuerda elaborada con fibras extraídas del fruto de coco



Glosario

Anastomosis: Acción de confluir. Dícese de dos elementos que se unen o juntan, ya directamente o por medio de un tercero.

Anticlinal: Orientación de la división de la pared celular o del plano de una célula, perpendicular a la superficie más próxima.

Crecimiento intrusivo: crecimiento de las células por intrusión (acción de introducirse) entre las paredes de otras células.

Esclerosis: Acto de cambiar una célula transformándose en célula del esclerénquima, desarrollo de paredes secundarias con o sin una posterior lignificación.

Idioblasto: Célula que se distingue en un tejido cualquiera, por su forma, o por su tamaño o por su función.

Ontogenia: Estudio del desarrollo del ser, o de un órgano o de una estructura desde su origen hasta la madurez.

Periclinal: Orientación de la división de la pared celular o del plano de una célula, paralela a la circunferencia de la superficie más próxima.

Romo: Obtuso, sin punta.

Septado: Provisto de septos; tabicado.

Bibliografía

Arbo, M.M.1977. Esclereidas foliares en *Byttneria coriacea* Britton (Sterculiaceae). *Darwiniana* 21(1): 42- 48.

Arzee, T. 1953. Morphology and ontogeny of foliar sclereids in *Olea europaea* I. Distribution and structure. Amer.J.Bot. 40: 680-687.

Berg, L. R. 1997. Introductory Botany, Plants, People and the environment. Saunders College Publishing.

Carlquist S. 1961. Comparative plant anatomy. Holt, Rinehart & Winston, New York.

Esau K. 1977. Anatomy of seed plants. John Wiley & Sons.

Fahn A. 1982. Plant anatomy. 3rd. ed. Maxwell Macmillan Int.Ed.

Fahn A. 1990. Plant Anatomy. 4th Ed. Pergamon Press.

Foster, A.S. & Gifford, E.M, Jr. 1959. Comparative Morphology of Vascular Plants. W.H.Freeman and Company. San Francisco and London.

Franceschi, R.V. & Thonner, H.T. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. Bot.Rev.46 (4): 361-427.

Hayward, H.E. 1951. Estructura de las Plantas Utiles. Acme Agency. Bs. As.

Mauseth J. 1988. Plant anatomy. The Benjamin/Cummings Pub.Comp., Inc. Menlo Park, California.

Metcalfe C.R. & Chalk, L. 1957. Anatomy of the dicotyledons. 2 vols.

Sperry, J.S.. 1982. Observations of reaction fibers in leaves of Dicotyledons.J.Arnold Arbor. 63: 173-185.

Strasburger E. 1994. Tratado de Botánica. 8a. ed. castellana. Omega S.A., Barcelona.

Weier, T.E; Stocking, R.C & Barbour, M.G. 1974. Botany: An Introduction to Plant Biology.Fifth Edition. John Wiley and Sons, Inc.

Tema 13: EPIDERMIS

Características generales

La epidermis es el sistema de células, variable en estructura y función, que recubre el cuerpo primario de la planta: tallos verdes, raíces, hojas, flores, frutos y semillas.

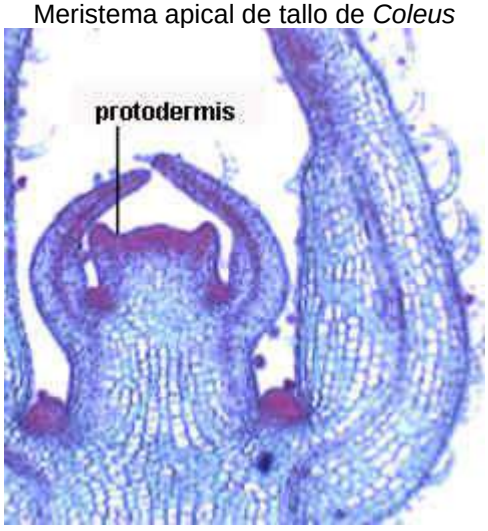
Funciones normales. Las principales son: protección mecánica de tejidos subyacentes, restricción de la transpiración, regulación del intercambio gaseoso. Además, como las células de la epidermis forman una capa compacta, sin dejar espacios intercelulares, contribuyen a dar sostén a la planta.
La epidermis de la raíz, la rizodermis, tiene por función la absorción, y también la tienen ciertas porciones de la epidermis foliar de las plantas epífitas donde la raíz tiene solamente función de fijación.
Otra función es la defensa contra otros organismos: hay una serie de adaptaciones epidérmicas que impiden que los insectos depositen sus huevos, o coman las plantas (pelos, sustancias tóxicas, etc.)

Funciones especiales. Una de ellas es la percepción de estímulos para la ejecución de movimientos násticos y reacciones fotoperiódicas. Durante el proceso de reproducción sexual, en la epidermis del estigma tienen lugar las reacciones de reconocimiento del polen, y su consecuente aceptación o rechazo. Otras funciones cumplidas en casos especiales son la fotosíntesis, secreción, diseminación (por ejemplo, a través del desarrollo de pelos), fijación de frutos y semillas al suelo (por ej. con la producción de mucílago).

ORIGEN

La epidermis del vástago se diferencia a partir de la protodermis, que a su vez se origina en la capa más externa de la túnica del meristema apical. La epidermis de la raíz se diferencia a partir del dermatógeno, que puede originarse en un grupo de células iniciales independiente del meristema, o conjuntamente con otras células.

Meristema apical de tallo de *Coleus*



Meristema apical de raíz de Pteridófita

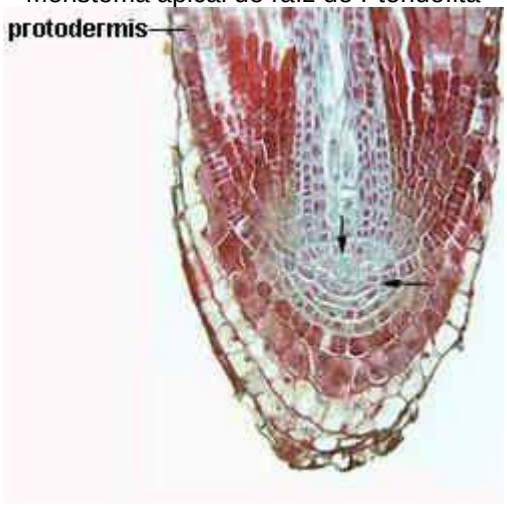


Imagen de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/

Células de la protodermis - *Coleus*

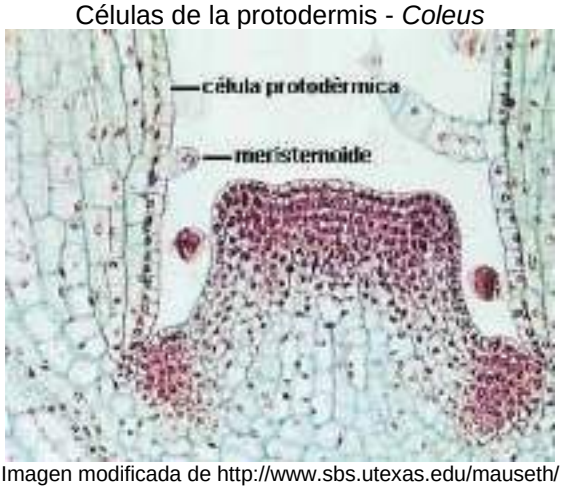


Imagen modificada de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/

Para originar los diferentes tipos de células de la epidermis, las células de la protodermis sufren divisiones desiguales, formando células grandes y pequeñas. Las más grandes formarán las **células fundamentales** o **células epidérmicas propiamente dichas**, y las pequeñas originarán **células especializadas**.
Estas últimas son **meristemoides**, células que sufren unas pocas divisiones y que retienen la actividad meristemática en tejidos cuyas células ya están en vías de diferenciación.

La epidermis madura generalmente pierde la actividad meristemática, sin embargo cuando persiste en tallos perennes (*Acer striatum; Firmiana*: 40 años), sus células siguen dividiéndose para compensar el crecimiento del órgano que cubren.
Las células epidérmicas pueden desdiferenciarse para originar el felógeno, y excepcionalmente para producir yemas adventicias, como sucede en las hojas de *Kalanchoe*.

DURACION

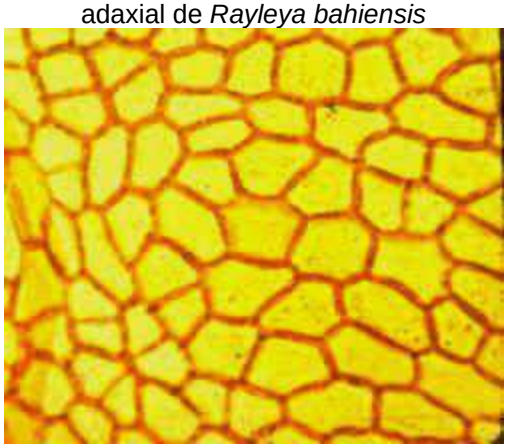
Los órganos con escaso o nulo crecimiento secundario conservan la epidermis mientras viven. Cuando hay crecimiento secundario, la epidermis generalmente es reemplazada por la peridermis.

COMPOSICION

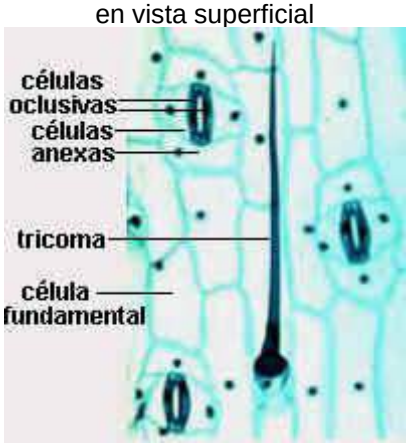
Por sus funciones variadas, la epidermis generalmente está compuesta por una variedad de tipos celulares:

- Células fundamentales o epidérmicas propiamente dichas
- Células oclusivas y células anexas o adjuntas o subsidiarias, que forman el aparato estomático
- Tricomas
- Emergencias
- Idioblastos epidérmicos

Células fundamentales en la epidermis adaxial de *Rayleya bahiensis*



Epidermis de *Tradescantia* en vista superficial



CARACTERES ESTRUCTURALES

CÉLULAS FUNDAMENTALES O EPIDÉRMICAS PROPIAMENTE DICHAS

Morfología

Las células fundamentales adultas son generalmente **tabulares**, es decir de superficie amplia y poco espesor. Vistas superficialmente pueden presentar contorno poligonal o ser alargadas; su forma suele estar relacionada con el órgano que recubren: las alargadas se hallan sobre órganos alargados como tallos, pecíolos, hojas de Monocotiledóneas, venas foliares. En hojas y pétalos de Eudicotiledóneas el contorno de las células es ondulado o dentado.

Células epidérmicas fundamentales

Esquema tridimensional

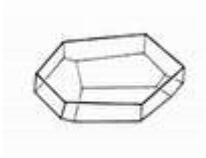


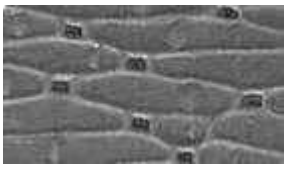
Imagen de Esau (1978)

Vista superficial

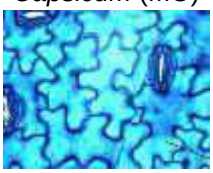
Tradescantia (MO)



Iris (MEB)



Capsicum (MO)



www.gsis.edu.hk/

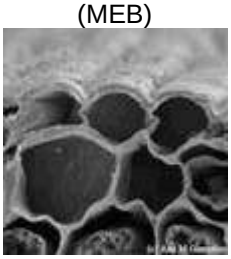
Están firmemente unidas entre sí, y menos adheridas a las capas subyacentes, razón por la cual muchas veces la epidermis se puede desprender con facilidad.
En sección transversal son rectangulares o elípticas. En ciertos órganos son mucho más profundas que anchas, como ocurre en la epidermis de muchas semillas.

Células epidérmicas fundamentales en corte transversal

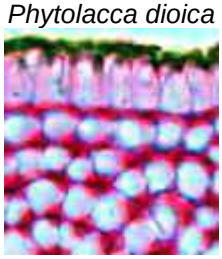
Hoja de *Iris* (MO)



Hoja de *Vitis* (MEB)



Tallo de ombú, *Phytolacca dioica*



micol.fcien.edu.uy/

Episperma de *Crotalaria*

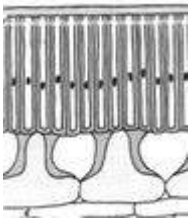
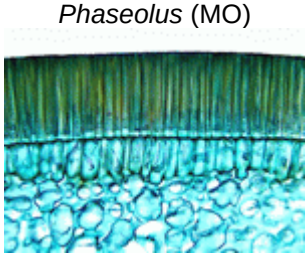


Imagen de Esau (1982)

Episperma de *Phaseolus* (MO)



www.uri.edu/artsci/ bio/

Contenido celular

La epidermis está formada por células vivas, el protoplasma forma una delgada capa parietal, y las grandes vacuolas están repletas de jugo celular incoloro o coloreado (pueden tener taninos, o antocianos como en los pétalos de muchas flores, las hojas otoñales de árboles del hemisferio norte, pecíolo y tallos de *Ricinus* y *Begonia)*. Pueden contener cristales. Los plástidos habitualmente son proplastos o leucoplastos, no tienen cloroplastos. Tienen numerosas mitocondrias, RE y dictiosomas. Generalmente no cumplen funciones de reserva.

Tradescantia zebrina

Planta



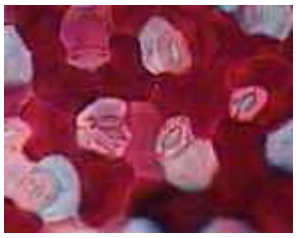
hflp.sdstate.edu

Células epidérmicas con antocianos



www.uri.edu/artsci/ bio/

Turnera: células epidérmicas con tanino



Citrus: célula epidérmica con un cristal prismático

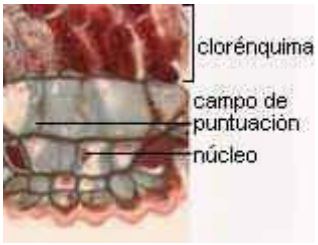


En helechos y plantas de lugares sombríos y en plantas acuáticas sumergidas (*Potamogeton, Elodea*) las células epidérmicas tienen cloroplastos bien desarrollados.

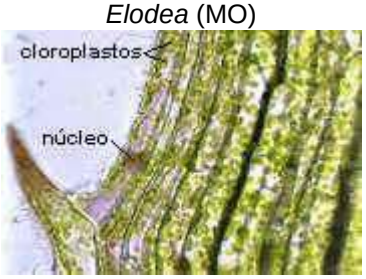
Epidermis en corte de hoja: *Alternanthera philoxeroides*



Epidermis pluriestratificada en corte de hoja: *Ficus* (MO)



Epidermis con cloroplastos: *Elodea* (MO)



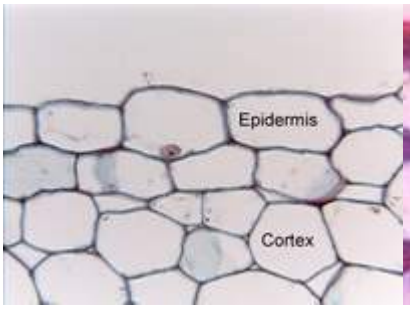
www.sbs.utexas.edu/mauseth

Pared celular

Es primaria, celulósica, con espesor variable en órganos de la misma planta. Generalmente la pared tangencial externa es la más gruesa. A veces el engrosamiento es tan marcado que oblitera el lumen.
La pared externa está incrustada de **cutina** (polímero elevado, éster de ácidos grasos no saturados y ácidos grasos oxidados saturados). También puede encontrarse en las paredes anticlinales. Además la cutina se deposita por adcrustación formando una capa continua sobre la superficie externa: la **cutícula**.
La cutícula y las paredes cutinizadas son más impermeables al agua y los gases que las paredes celulósicas. Impiden por tanto la evaporación excesiva. La cutícula es la capa protectora más externa de las plantas.

Células fundamentales de la epidermis

Nicotiana tabacum: corte de tallo



Cycas: corte de hoja



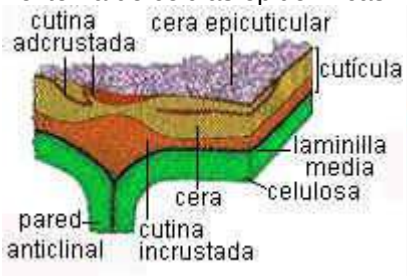
http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/

El proceso de incrustación se llama **cutinización** y el de adcrustación se llama **cuticularización**: precursores de cutina, monómeros, son segregados por los protoplastos a través de la pared

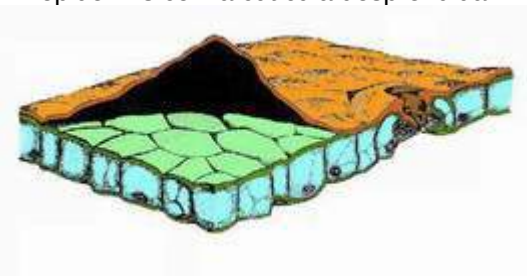
celulósica, y recubren la superficie externa de la epidermis por fuera de la laminilla media formando una capa continua al polimerizarse y oxidarse.

Cutinización y cuticularización

Esquema de un sector de pared externa de células epidérmicas

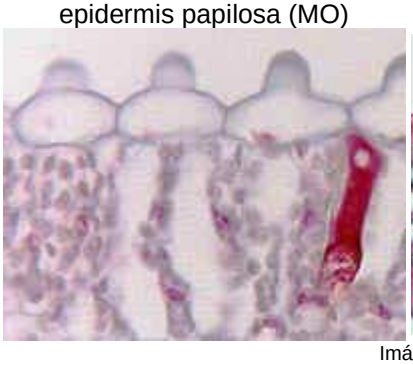


Esquema tridimensional de una porción de epidermis con la cutícula desprendida

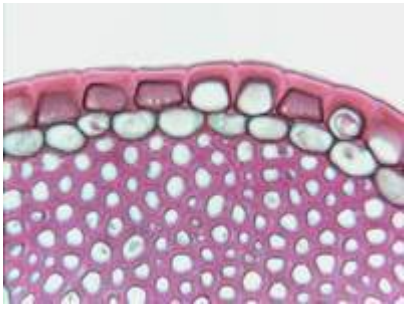


La cutícula se construye centrípetamente, la parte externa es la primera en formarse. Se intercalan capas de cutina y otros materiales, a veces ceras como en *Pyrus* y *Agave*. La cutícula varía en espesor y su superficie puede ser lisa o presentar diseños variados; puede ser coloreada como en el tomate (pigmento amarillo flavónido).
Recubre las paredes externas de toda la planta, y también las paredes internas de las células estomáticas; incluso hay capas muy delgadas sobre las células del mesófilo que limitan las cámaras subestomáticas.

Colocasia esculenta: epidermis papilosa (MO)



Yucca: epidermis con paredes anticlinales cutinizadas (MO)



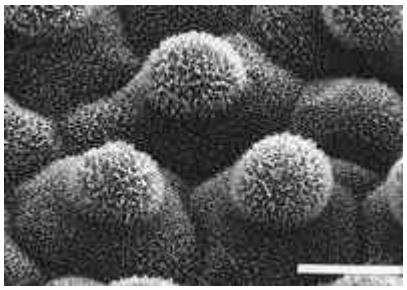
Imágenes de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/

Químicamente es muy estable; es indigerible, no hay enzimas conocidas para degradarla; se conserva en los fósiles y se usa a menudo en la identificación de especies en medicina forense, farmacognosia, etc. ya que en ella se imprimen como en un molde las características de la epidermis subyacente. Permite analizar la pureza de productos vegetales comestibles (Lindorf, 1991).
La continuidad de la cutícula se pone de manifiesto porque puede desprenderse de la planta formando una capa entera, gracias a que la laminilla media que se encuentra entre la cutícula y la cara externa de las células puede disolverse con ácidos.
A menudo se deposita cera por fuera de la cutícula formando revestimientos en forma de bastones, gránulos o bastoncitos. Esto sucede en frutas como uva, ciruela y manzana o en hojas como las del repollo. Su función es la de reflejar la luz, evitando el recalentamiento. En las hojas de *Copernicia cerifera* se deposita en tal cantidad que se aprovecha industrialmente: puede alcanzar 5 mm de grosor.
La extrusión de cera no está bien explicada, parece ocurrir a través de la cutícula recién formada, muy delgada (Fahn, 1985).

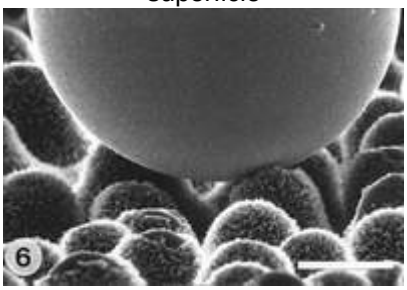
La cera epicuticular no sólo impermeabiliza la epidermis, sino que repele el agua y evita la adhesión de conidios y esporas de agentes patógenos, es decir que también constituye un medio de defensa. Las gotas de agua toman estrecho contacto con las superficies lisas, y las partículas

que se encuentran encima son redistribuidas por el agua. En cambio sobre las superficies rugosas las gotas ruedan libremente, las partículas extrañas se adhieren sobre las mismas y son removidas de las hojas (W. Barthlott, C. Neinhuis, 1997).

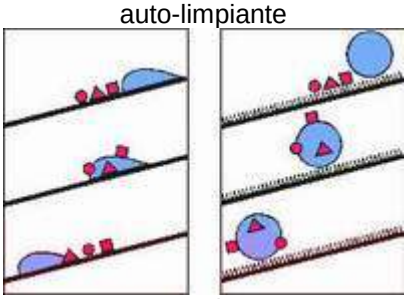
Colocasia esculenta: epidermis papilosa con cera epicuticular



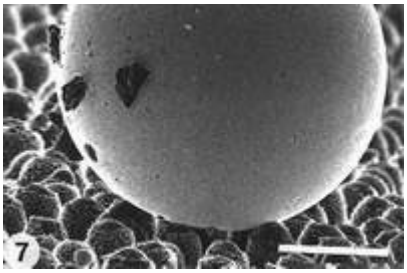
Gota sobre la epidermis de *Colocasia* mostrando el escaso contacto con la superficie



Desplazamiento del agua y partículas sobre una superficie lisa y una rugosa auto-limpiante



Partículas adheridas a la superficie de la gota



Imágenes de Barthlott & Neinhuis, 1997 (barra: 50 µm)

También pueden haber depósitos superficiales de sílice como en *Equisetum,* tan abundantes que las plantas secas se emplean para pulir objetos de estaño.
En ciertos casos se forman espesamientos secundarios lignificados como en las cubiertas seminales donde las células se diferencian en esclereidas, y también en hojas de helechos, *Cycas* y muchas Coníferas, Gramíneas y Juncáceas. En ciertas semillas como las de *Linum* las paredes se vuelven **mucilaginosas**, facilitando su fijación al suelo.

Linum: epidermis seminal, pared externa con mucílago

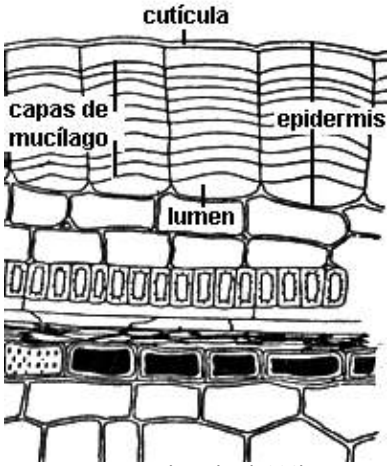
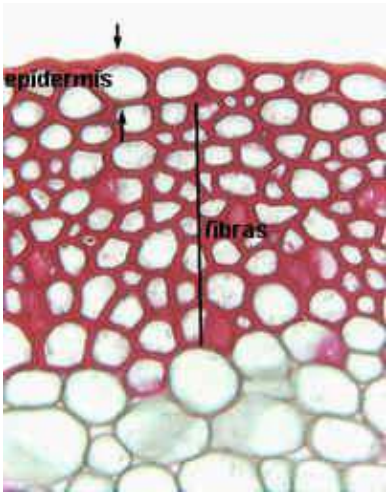


Imagen de Fahn (1990)

Juncus: epidermis esclerificada



http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/

Comunicaciones intercelulares

Las paredes radiales y las tangenciales internas primarias tienen generalmente campos de puntuaciones. Cuando las células presentan paredes secundarias lignificadas, se observan puntuaciones simples. También se han descripto **teicodes** en la pared externa, espacios interfibrilares amplios que atraviesan la pared primaria y que podrían servir como caminos para la excreción y salida de material.
Los espacios intercelulares usualmente no existen, salvo los ostíolos de los estomas, aunque se han reportado en la epidermis inferior del fruto de la nuez moscada *Mirystica fragrans* y en la espata de *Arum* (Lindorf, 1991).

ESTOMAS

Los estomas son grupos de dos o más células epidérmicas especializadas cuya función es regular el intercambio gaseoso y la transpiración

Localización

Se encuentran en las partes verdes aéreas de la planta, particularmente en las hojas, donde pueden hallarse en una o ambas epidermis, más frecuentemente en la inferior. Su número oscila entre 22 y 2.230 por mm^2.
Las raíces no presentan estomas. Las plantas parásitas sin clorofila como *Monotropa* y *Neottia* no tienen estomas (*Orobanche* los tiene en tallo). Las partes aéreas sin clorofila (hojas variegadas) pueden tener estomas pero no son funcionales (Louguet, 1990), igual que los de los pétalos.

Planta de *Monotropa*



Transcorte de tallo: epidermis sin estomas

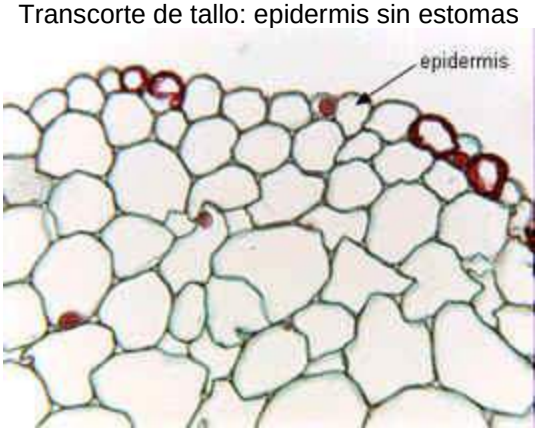


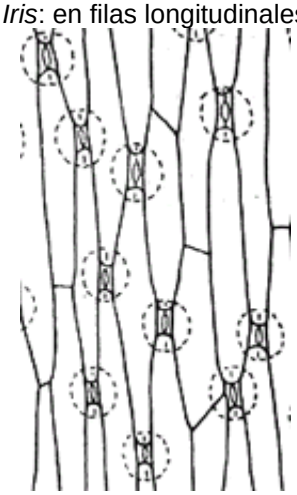
Imagen de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/

Disposición

Las hojas paralelinervadas de monocotiledóneas, algunas eudicotiledóneas y las aciculares de las coníferas tienen estomas dispuestos en filas paralelas; en eudicotiledóneas con hojas de venación reticulada están dispersos.

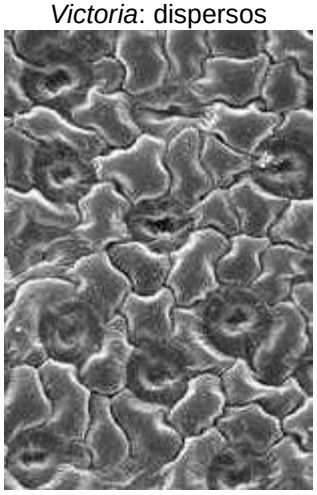
Disposición de los estomas

Iris: en filas longitudinales



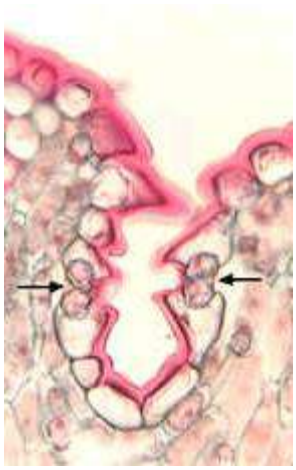
Esquema de Esau

Victoria: dispersos



Yucca: en surcos





Imágenes de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/

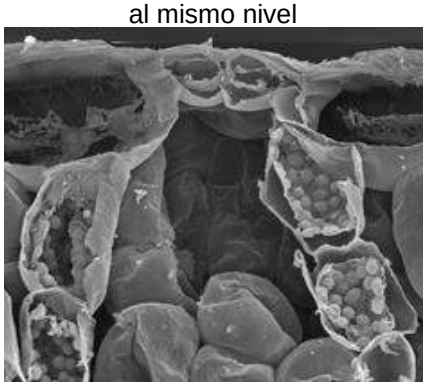
En las mesófitas los estomas están dispuestos al mismo nivel que las células fundamentales, pero en muchas Gimnospermas y en hojas de plantas xerófitas, los estomas están hundidos y como suspendidos de las células anexas que forman una bóveda, u ocultos en criptas. En plantas de ambientes húmedos los estomas están elevados.

Nivel de los estomas en la epidermis

Pinus: hundidos



Althernanthera, lagunilla: al mismo nivel



Mikania cordifolia: elevados



Estructura

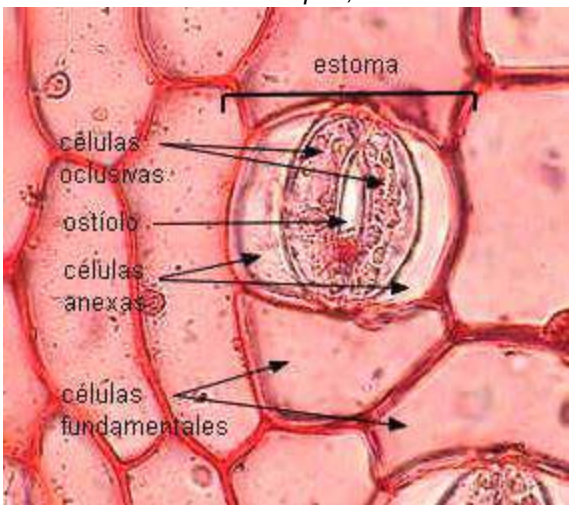
Cada estoma está formado por 2 células especializadas llamadas **oclusivas** que dejan entre sí una abertura llamada **ostíolo o poro**. En muchas plantas hay 2 o más células adyacentes a las oclusivas y asociadas funcionalmente a ellas. Estas células, morfológicamente distintas a las fundamentales se llaman **células anexas, subsidiarias o adjuntas**.

Estomas en vista superficial de epidermis

Células oclusivas con cloroplastos



Eichhornia crassipes, camalote



www.unis.org/UNIScienceNet

Estoma en corte transversal de hoja de *Iris*



El ostíolo conduce a un amplio espacio intercelular llamado **cámara subestomática**, poniendo en comunicación el sistema de espacios intercelulares con el aire exterior. Cuando los estomas están en filas, las cámaras estomáticas se conectan entre sí.

Células Oclusivas

Las de eudicotiledóneas, gimnospermase, muchas monocotiledóneas y Pteridofitas son arriñonadas, en forma de salchicha o banana en vista superficial, con extremos redondeados. Suelen presentar superficialmente un reborde cuticular externo que a veces forma una verdadera cúpula o **vestíbulo estomático**. En corte transversal los lados de este reborde se observan como salientes en forma de cuernos hacia la cara externa. La cutícula se extiende sobre el poro y a veces también forma salientes sobre la cara interna, constituyendo un vestíbulo interno, como se observa en el corte de *Clivia*. Incluso tapiza las células que limitan la cámara subestomática.

Pelargonium, malvón:
estoma en vista superficial (MEB)



Clivia: estoma en corte (MO)

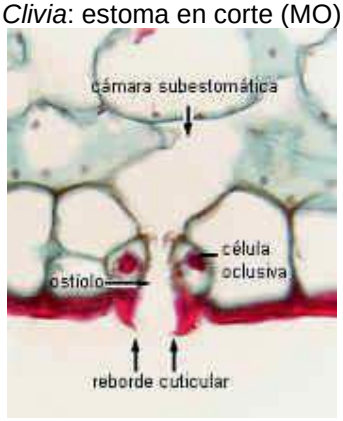
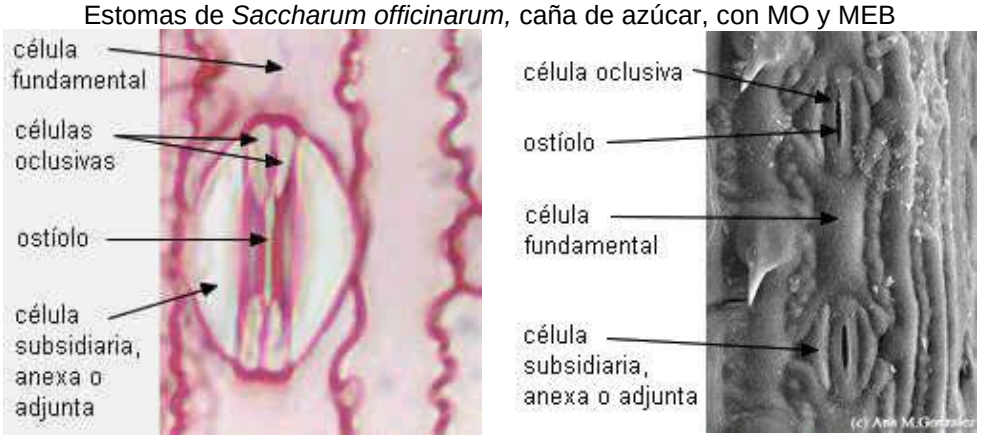


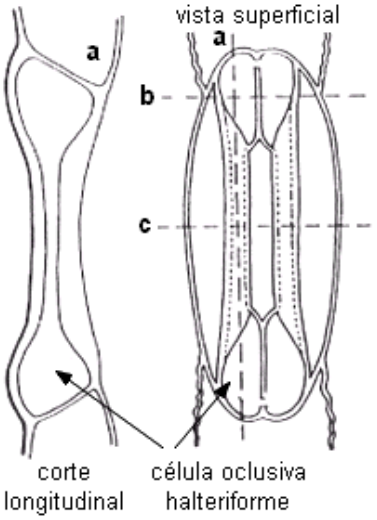
Imagen de Mauseth weblab

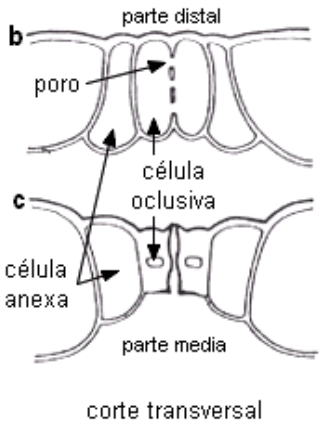
En Gramineae las células oclusivas son alargadas, con extremos bulbosos donde el protoplasto de ambas células se halla conectado por poros tan grandes que pueden ser atravesados por mitocondrias o cloroplastos (Louguet, 1990). Estos poros se originan por un desarrollo incompleto de la pared, es decir que ambas células constituyen una unidad fisiológica. El núcleo es alargado, con extremos ovoides y filiforme en el medio. Las paredes de los extremos bulbosos son delgadas, y las de la región media son gruesas.

Estomas de *Saccharum officinarum,* caña de azúcar, con MO y MEB



Estomas de gramíneas en diferentes planos de corte





Esquemas de Strasburger (1994)

Estoma de maíz en transcorte

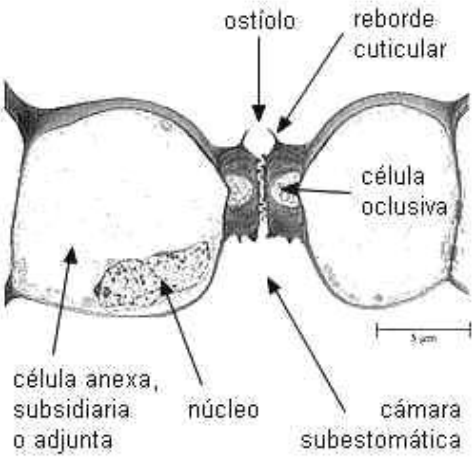
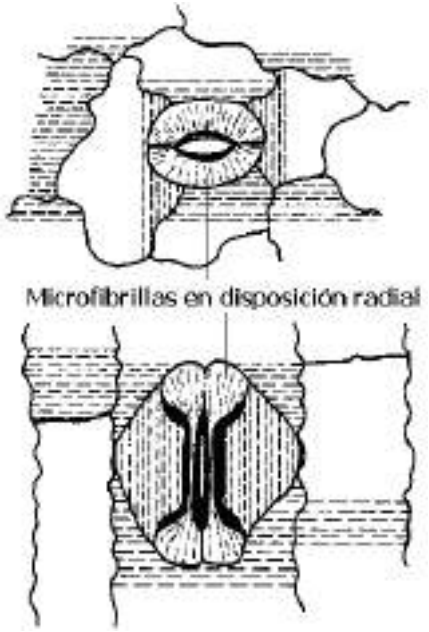


Imagen de Raven (1999)

Las Cyperaceae tienen células oclusivas y núcleos con forma de pesas, igual que las Gramineae, pero la disposición de las microfibrillas de celulosa es diferente y no hay datos disponibles sobre la presencia de poros entre los extremos bulbosos (Sack, 1994).

Disposición de las microfibrillas en la pared celular de las células oclusivas



Esquemas de Heath (1981)

En todos los casos, la pared que limita el ostíolo es más gruesa que la pared opuesta, más delgada y flexible que las paredes tangenciales. Esta cualidad está relacionada con la capacidad de las células oclusivas de cambiar de forma e incrementar su volumen para controlar el tamaño de la abertura estomática.

La disposición de las microfibrillas de celulosa parecería estar en relación con esto: en eudicotiledóneas la disposición es radial alrededor del poro; en las Gramineae es radial en los extremos bulbosos y en las células anexas es paralela al ostíolo alargado.

En muchas Gimnospermas las paredes de las células oclusivas y de las células anexas están parcialmente lignificadas, excepto en una banda que se enfrenta al ostíolo. También puede haber áreas lignificadas en estomas de algunas Criptógamas y Angiospermas.
Las Flagellariaceae, monocotiledóneas emparentadas con las gramíneas, presentan estomas paracíticos que al microscopio óptico son similares a los de gramíneas. Las células oclusivas son apenas reniformes en vista superficial, pero en corte longitudinal tienen forma de caballete, con extremos bulbosos, de paredes engrosadas y sin perforaciones entre ellos; los núcleos tienen sección elíptica. Las células subsidiarias tienen una protuberancia que se extiende por debajo de la porción angosta de las células oclusivas, que forma una segunda abertura por dentro del ostíolo. Tanto las células oclusivas como las subsidiarias tienen paredes engrosadas diferencialmente, con varias capas. Los orgánulos en ambas células parecen estar confinados a determinados dominios. Para otras familias como Palmae, Rapateaceae, Marantaceae, Restionaceae se han descripto estomas tipo gramíneas, faltan estudios detallados para confirmarlo (Sack, 1994).

Las células oclusivas contienen cloroplastos que acumulan periódicamente almidón, un núcleo prominente y el sistema vacuolar más o menos dividido.

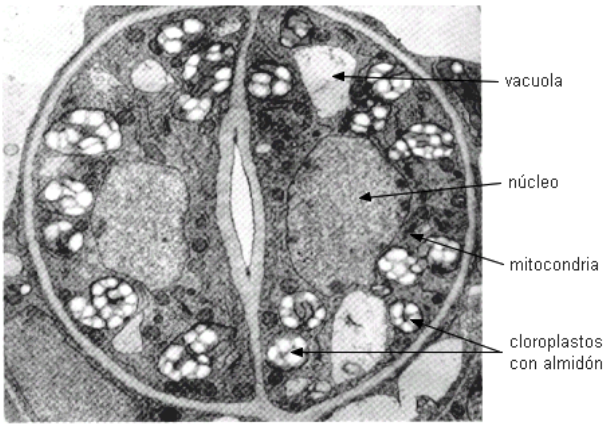


Imagen de Moore (1995)

En *Selaginella* las células oclusivas son reniformes, y cada una recibe un solo plástido de la célula madre que las origina. Inicialmente los microtúbulos y los filamentos de actina se disponen radialmente con respecto al ostíolo sobre las superficies periclinales interna y externa. Después el citoesqueleto se reorganiza sobre las paredes periclinales internas: los microtúbulos y los filamentos de actina forman círculos concéntricos alrededor del ostíolo mientras sobre las paredes externas se mantiene la disposición radial (Cleary *et al.* 1993).
En las células oclusivas los microfilamentos de actina cambian su disposición en respuesta a estímulos fisiológicos y están involucrados en los movimientos estomáticos. Fotografías obtenidas con microscopio laser confocal y fluorescencia permitieron comprobar que cuando los estomas están abiertos durante el día, los microfilamentos de actina están en el citoplasma periférico, dispuestos radialmente con respecto al ostíolo. Durante la noche, cuando los estomas están cerrados, los microfilamentos están dispuestos al azar (Kim *et al*. 1995).
Los movimientos estomáticos resultan de cambios en la turgencia relativa de las células oclusivas y anexas, causados por cambios en el potencial osmótico (Heath 1981). Se ha constatado que los plasmodesmos entre las células oclusivas y las vecinas están interrumpidos a la madurez del estoma; la ausencia de comunicaciones intercelulares con las células vecinas es lo que les permite funcionar independientemente para controlar su turgencia (Willmer & Sexton, 1979).

Commelina: disposición de los microfilamentos de actina cuando los estomas están abiertos



Imagen de Kim *et al.* (1995)

Phaseolus vulgaris: porción de célula oclusiva. Abajo izq.: detalle de plasmodesmo obturado

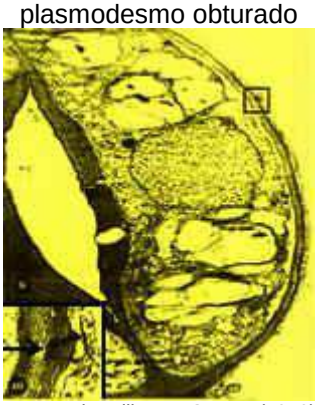


Imagen de Willmer y Sexton (1979)

Mecanismos de apertura y cierre de los estomas

1. Tipo *Mnium*, musgos y Pteridofitas. Es el más primitivo. Las paredes que limitan la abertura son delgadas, y las restantes son gruesas. Al aumentar la turgencia, se separan las paredes tangenciales y la pared que limita la abertura se endereza, agrandando el ostíolo. El movimiento es perpendicular a la superficie.

2. Tipo Gramineae, Cyperaceae. Al aumentar la turgencia se hinchan las porciones bulbosas, y se separan las porciones medias. El movimiento es paralelo a la superficie.

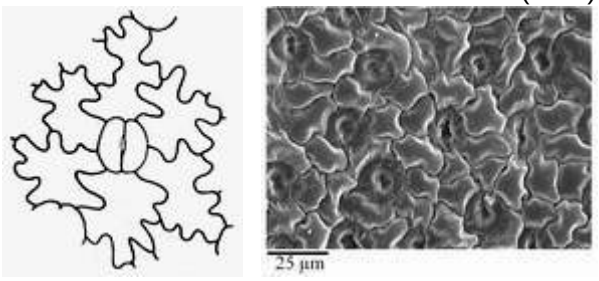
3. Tipo *Helleborus*, en eudicotiledóneas y muchas monocotiledóneas. Es el más común. A mayor turgencia, la pared dorsal se expande hacia las anexas, separando las paredes que limitan la abertura. El movimiento es combinado, paralelo y perpendicular a la superficie.

Hay estomas tan modificados que permanecen siempre abiertos. En plantas desérticas al final del verano las células oclusivas se cutinizan y las paredes aumentan de grosor al punto que probablemente permanecen cerrados durante el período de sequía crítica (Fahn, 1985).

Clasificación de los estomas según el número y disposición de células anexas

- **Anomocítico o Ranunculáceo**: sin células anexas; es el más frecuente en eudicotiledóneas y también el más antiguo. En monocotiledóneas: Amaryllidaceae, Dioscoreaceae.
- **Paracítico o Rubiáceo**: con 2 células anexas, dispuestas paralelamente con respecto a las oclusivas.

Estomas anomocíticos en *Victoria cruziana* (MEB)

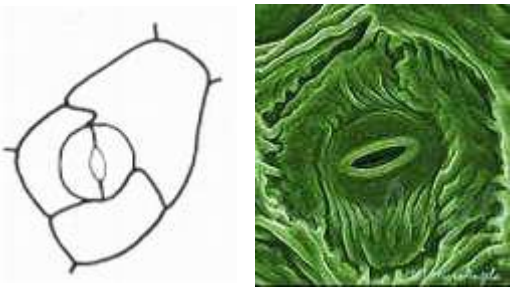


Estoma paracítico en *Eichhornia* (MO)

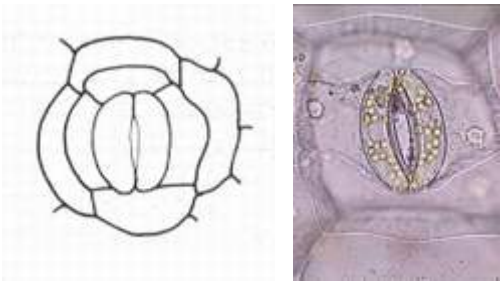


- **Anisocítico o Crucífero**. Con 3 células anexas, 1 más pequeña. También en Solanaceae.
- **Tetracítico**: 4 células subsidiarias. Común en varias familias de monocotiledóneas como Araceae, Commelinaceae, Musaceae.

Estoma anisocítico



Estoma tetracítico en *Tradescantia*

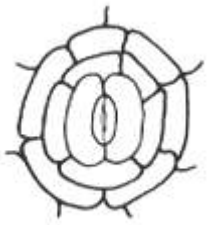


- **Diacítico** o **Cariofiláceo**: 2 células anexas perpendiculares a las oclusivas. Pocas familias, Cariofiláceas, Acantáceas.
- **Ciclocítico**: numerosas células subsidiarias, dispuestas en uno o dos círculos alrededor de las células subsidiarias.
- **Helicocítico**: con varias células subsidiarias dispuestas en espiral alrededor de las oclusivas.

Estoma diacítico



Estoma ciclocítico



Estoma helicocítico en *Sedum*

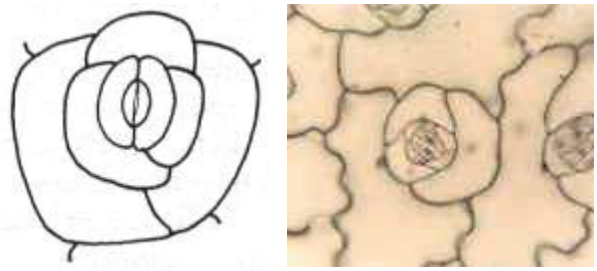


Imagen de Mausethweblab

Clasificación según su origen y desarrollo

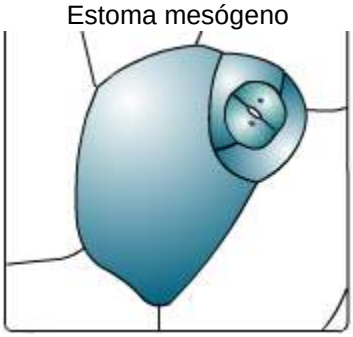
Las células protodérmicas sufren divisiones asimétricas, la célula más pequeña es la célula madre, que se divide produciendo las células oclusivas. Estas adquieren su forma característica al aumentar de tamaño. El ostíolo se forma por hinchamiento y posterior disolución de la laminilla media. La cámara subestomática por agrandamiento de los espacios intercelulares del mesófilo. La posición de los estomas por encima o debajo de la epidermis, tiene lugar por medio de ajustes espaciales.
Se distinguen tres tipos de estomas, teniendo en cuenta el origen de todas las células que componen el aparato estomático.

- **Estoma mesógeno**: las células oclusivas y las células anexas se originan a partir de la misma célula por 3 divisiones sucesivas. Este tipo de estoma no se encuentra en monocotiledóneas.

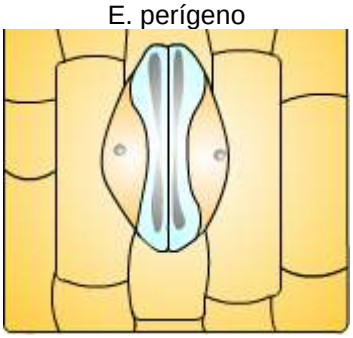
- **Estoma perígeno**. La célula madre origina sólo las células oclusivas, las células anexas se originan de otras células protodérmicas. Se los ha registrado en especies de todos los grupos de plantas vasculares

- **Estoma mesoperígeno**: la célula madre da origen a las células oclusivas y a una célula anexa, mientras las restantes se originan a partir de otras células protodérmicas. Estos estomas han sido hallados en todos los grupos de plantas vasculares.

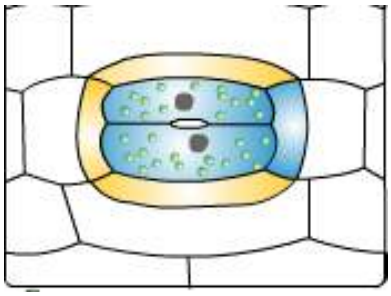
Estoma mesógeno



E. perígeno



E. mesoperígeno



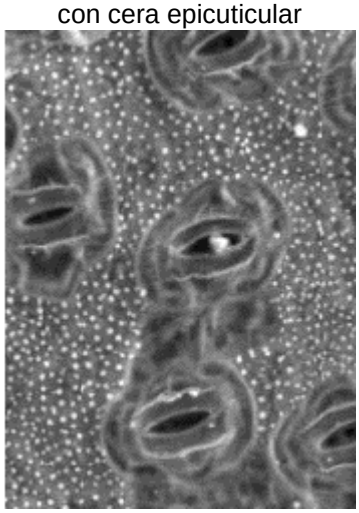
Secuencia de aparición de los estomas en la lámina foliar

En hojas con venación paralela y en los entrenudos de especies articuladas de Chenopodiaceae, la secuencia de diferenciación de los estomas es basípeta, desde el extremo hacia la base. En cambio en hojas con venación reticulada, no sigue un orden determinado, sino que ocurre en mosaico.

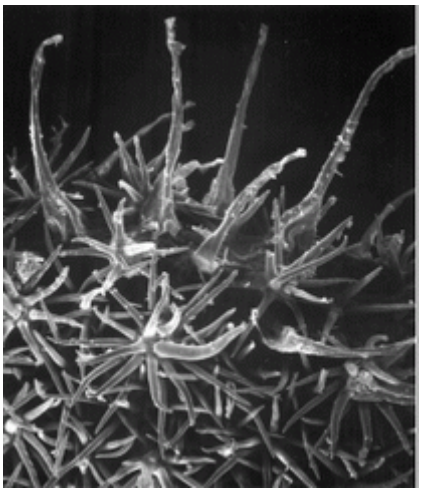
TRICOMAS

La epidermis que carece de tricomas se denomina **glabra**. Los tricomas son apéndices epidérmicos con diversa forma, estructura y función. Su nombre proviene del griego *trichos*, que significa cabellera.

Tradescantia: epidermis glabra, con cera epicuticular



Piriqueta: epidermis pilosa



Coleus: meristemoide



Fotos con MEB

Foto con MO

Pueden estar en cualquier órgano de la planta, pueden persistir durante toda la vida de esos órganos o ser efímeros. Las células pueden permanecer vivas o perder el protoplasto; hay varios tipos de tricomas en la misma planta, y varían entre distintas especies. Son útiles en taxonomía, para caracterizar especies, géneros o a veces grupos más grandes.

Origen

Los pelos se originan a partir de meristemoides epidérmicos. Se inician como una protuberancia que se agranda y puede o no dividirse.

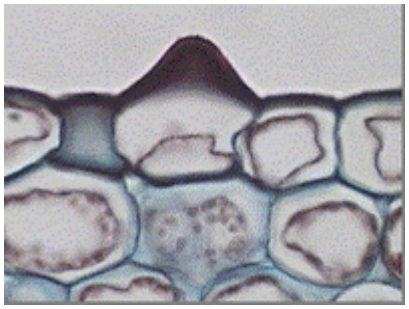
Estructura

Los tricomas presentan paredes celulósicas, recubiertas de cutícula, o paredes secundarias lignificadas. La cutícula puede ser lisa o esculturada. A veces las paredes están impregnadas de sílice o carbonato de calcio. El contenido citoplasmático varía con la función, en general están altamente vacuolados, pueden tener cristales o cistolitos. Frecuentemente los pelos unicelulares grandes tienen núcleos poliploides.

Clasificación

- **Papilas**: abultamientos poco pronunciados, muchas veces sensitivos, pueden ser delgadas, parecidas a pelos. Pétalos de *Rosa*, semillas de *Piriqueta*.

Iris: papila epidérmica



Pétalo de *Asclepias tuberosa*: epidermis adaxial papilosa



Transcorte de pétalo con epidermis abaxial papilosa

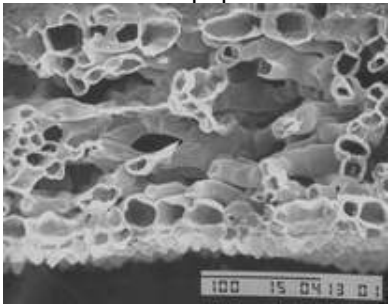


Imagen de Mauseth weblab

Imagen de www.uta.edu/biology/

- **Pelos tectores**: pueden estar compuestos de una o varias células
  - **Pelos simples unicelulares**. La porción que se inserta en la epidermis se llama pie, el resto es el cuerpo. Ej.: los pelos de la semilla de *Gossypium hirsutum* (algodón) con paredes secundarias celulósicas, pueden tener hasta 6 cm de longitud. Comercialmente estos pelos se denominan "fibras" y actualmente es la fibra textil más importante en el mundo. Los pelos de la cara interna del fruto de *Ceiba pentandra* (kapok) se utilizan industrialmente para relleno de almohadones y tapicería.
  - **Pelos simples pluricelulares**: presentan una o varias filas de células.
  - **Pelos ramificados unicelulares**: pueden tener forma de T, o sea con dos brazos opuestos, son los denominados pelos malpighiáceos. También pueden presentar varios brazos, en ese caso son estrellados.

Turnera panamensis: pelos simples unicelulares

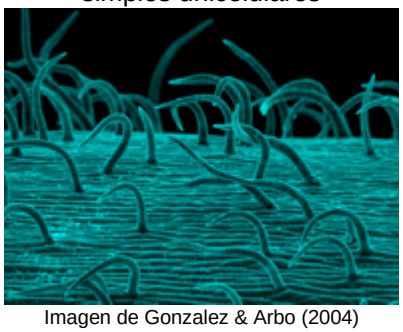
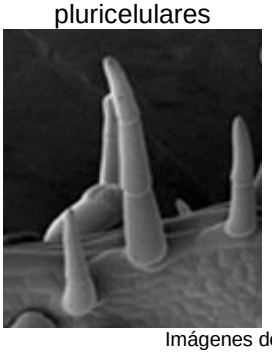
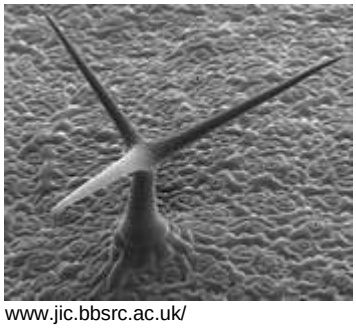


Imagen de Gonzalez & Arbo (2004)

Pelos simples pluricelulares



Pelo unicelular ramificado

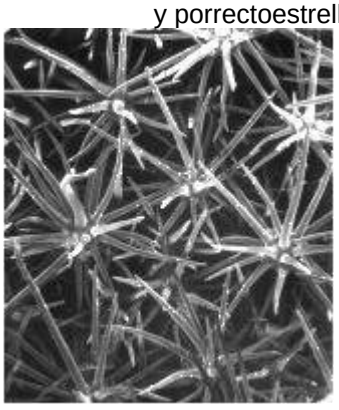


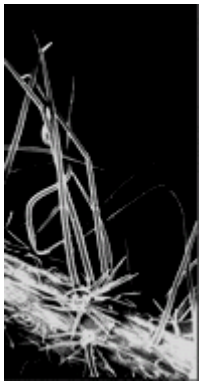
Imágenes de www.jic.bbsrc.ac.uk/

  - **Pelos ramificados pluricelulares.** Según como se dispongan las células reciben diferente denominación. Los pelos dendríticos son semejantes a árboles; los pelos estrellados presentan ramas en el mismo plano o en planos diferentes; cuando poseen un brazo central notoriamente más largo que los demás, se llaman porrecto-estrellados. Las células que rodean al pie suelen ser diferentes a las restantes células epidérmicas.

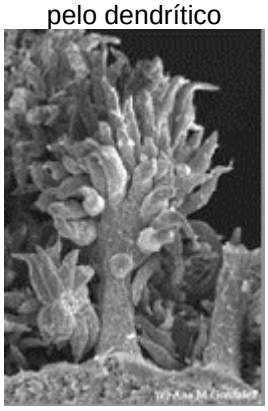
Pelos pluricelulares (MEB y MO)

Piriqueta: pelos estrellados y porrectoestrellados

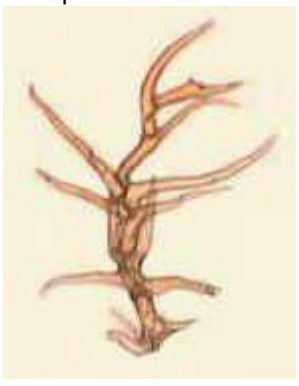




Croton: pelo dendrítico

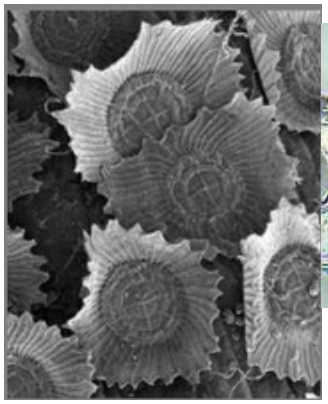


Tabebuia, lapacho: pelo dendrítico



  - **Escamas o pelos peltados**: son tricomas pluricelulares que presentan todas las células en el mismo plano, formando un escudo, pueden ser sésiles o pedunculadas.

Escamas de *Tillandsia*



Vriesea: escama en transcorte

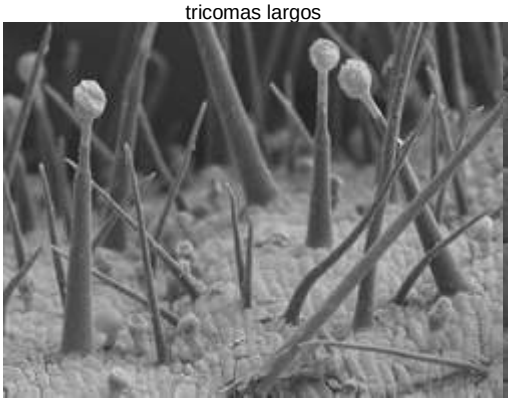


Imagen de www.biologie.uni-hamburg.de/

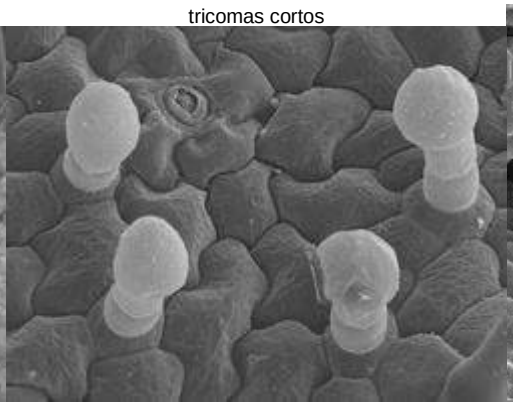
- **Pelos glandulares o secretores**: pueden ser unicelulares o pluricelulares muy complejos, generalmente tienen un pie y una cabeza secretora. En muchos tricomas secretores la cutícula se separa durante el proceso de secreción.

Pelo glandular de *Pelargonium sp.*

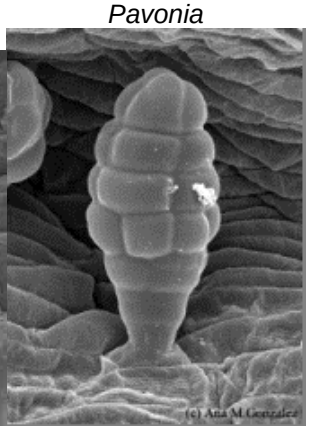
tricomas largos



tricomas cortos



Pelo glandular de *Pavonia*



EMERGENCIAS

Son protuberancias en las que participa el tejido epidérmico y otros tejidos subyacentes.

- **Aguijones**: *Rosa* y *Chorisia*, palo borracho. En el caso de los aguijones de *Rosa*, el aguijón está formado por tejido parenquimático, recubierto por la epidermis.

Aguijones en *Rosa multiflora*

Planta con flores



Tallo con dos aguijones



Transcorte de tallo a la altura de un aguijón



www.biologie.uni-hamburg.de/

- **Pelos hidrofóbicos**: *Salvinia*, una Pteridófita acuática frecuente en las lagunas y esteros, presenta la cara adaxial de las hojas flotantes cubiertas de emergencias. La base de las mismas

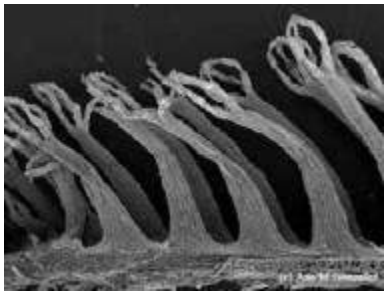
es conoidal, hueca, formada por la epidermis y el parénquima clorofiliano, y rematan en cuatro pelos pluricelulares simples que al permanecer unidos en el ápice atrapan una burbuja de aire cuando la hoja se sumerge. De esta manera la hoja no puede permanecer bajo el agua, y vuelve a flotar (Gonzalez, 2000).

Pelos hidrofóbicos en *Salvinia biloba*

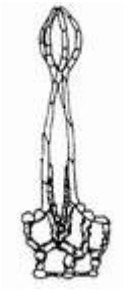
Planta



Transcorte de hoja con pelos hidrofóbicos en la cara adaxial



Esquema



Imágenenes de Gonzalez (2002)

IDIOBLASTOS EPIDÉRMICOS

Células muy diferentes a sus vecinas.

- Células buliformes de Gramineae y otras monocotiledóneas. Son células grandes, en forma de burbuja, muy vacuolizadas, acuíferas, sin cloroplastos, membranas radiales delgadas y exterior gruesa, dispuestas en bandas paralelas a las venas. Su función es la de plegar y desplegar la lámina por cambios de turgencia o almacenamiento de agua.

- Células silícicas y suberosas. Típicas de la epidermis de Gramineae. Su presencia y disposición permite caracterizar especies.

Corte longitudinal de hoja de maíz

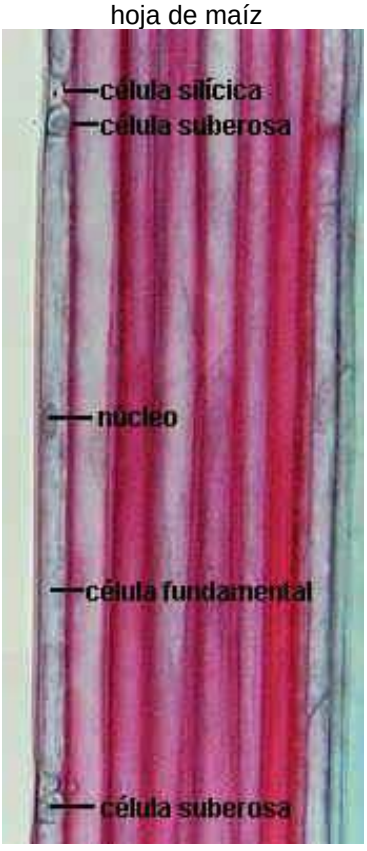
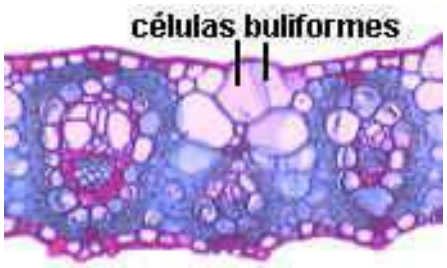
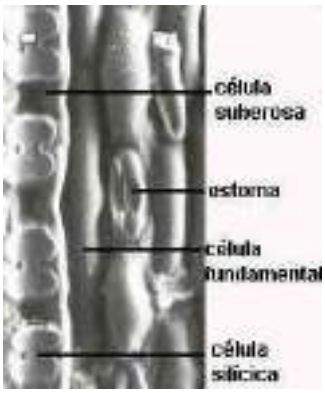


Imagen de Mauseth weblab

Epidermis en transcorte de hoja de caña de azúcar



Vista superficial de hoja de gramínea

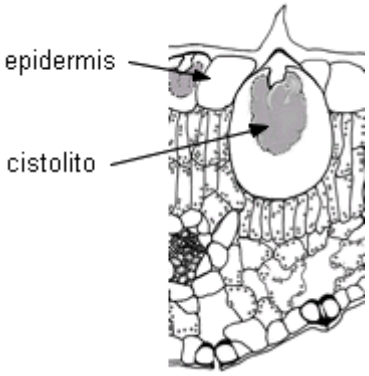


Litocistos. Son células que contienen cistolitos, agregados de cristales de Carbonato de Calcio, sobre un pedúnculo celulósico.

Maclura tinctoria ssp. mora, transcorte de hoja



foto en MEB



esquema - Dal Molin *et al.* (2005)

EPIDERMIS PLURIESTRATIFICADA

Cuando la epidermis tiene más de una capa es pluriestratificada. Pueden ser 2-16 capas, formadas por divisiones periclinales de la protodermis. Se diferencia por eso de la hipodermis, formada por divisiones periclinales del meristema fundamental.
La capa externa tiene funciones de epidermis típica, y las subyacentes de almacenamiento de agua principalmente, y suelen tener idioblastos. Es característica de los géneros *Ficus, Peperomia*, y algunas palmeras.

Epidermis pluriestratificada en *Ficus carica*
Transcorte de hoja

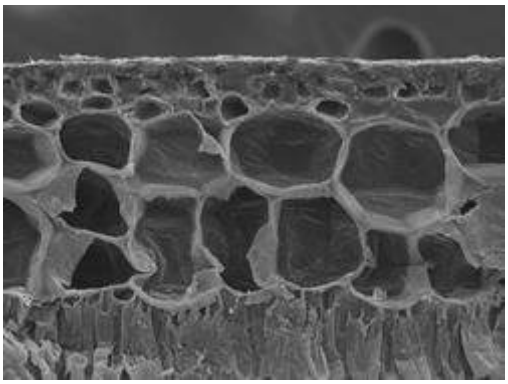
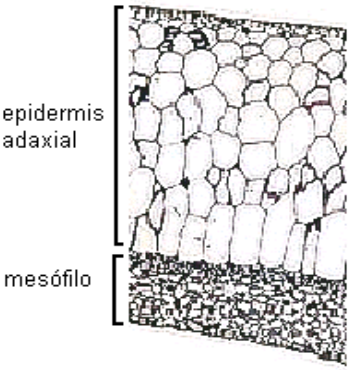


Foto con MEB

Epidermis pluriestratificada en *Peperomia*
Transcorte de hoja



esquema



Foto con MO

Glosario

Células oclusivas: Dícese de cada uno de las dos células principales del aparato estomático, que por medio de sus cambios de forma, debido a diferencias de turgencia, determinan el cierre del ostíolo.

Cutina: Sustancia que compone la cutícula, capa que recubre las hojas y otras partes de la planta con crecimiento primario. Se caracteriza por su resistencia a los reactivos químicos.

Dictiosomas: Orgánulos de células eucarióticas formado por un grupo de vesículas aplanadas.

Estípite: Pie largo y no ramificado de diversos elementos, tricomas por ejemplo.

Idioblasto: Célula que en un tejido cualquiera se distingue del resto por su tamaño, estructura y contenido.

Movimientos násticos: Movimiento provocado por un estímulo externo de carácter difuso como la luz (fotonastia), la temperatura (termonastia), etc.

Ontogenia: Desarrollo de un órgano u organismo desde su origen hasta su formación definitiva.

Ostíolo: Nombre de la abertura que dejan entre sí las células oclusivas.

Paredes anticlinales: Paredes perpendiculares a la superficie.

Plasmodesmos: Finos hilos citoplasmáticos que pasan a través de un poro en la pared celular y que ponen en conexión el citoplasma de dos células contiguas.

RE: Retículo Endoplasmático.

Taninos: Cualquiera de los principios inmediatos vegetales, ternarios (C, H y O), de sabor astringente, que precipitan con las sales férricas y dan productos de color azul, negro o verde.

Tricomas: Apéndice epidérmico de variada forma, estructura y función; incluye pelos, papilas, etc.

Bibliografía

Barthlott W. & C. Neinhuis. 1997. Purity of the sacred lotus, or escape from contamination in biological surfaces. Planta 202: 1-8

Cleary A.L., Brown R.C. & Lemmon B.E. 1993. Organisation of microtubules and actin filaments in the cortex of differentiating Selaginella guard cells. Protoplasma 177: 37-44

Cutter, E.G. 1986. Anatomia Vegetal. Parte I. Células e Tecidos. 2a. ed. Liv.Roca. Brasil.

Dal Molin, Paola & A.M. Gonzalez. 2005. Anatomía foliar de algunas especies arbóreas del Parque Chaqueño. Rojasiana Vol. 7 (1): 142-152.

Esau, K. 1982. Anatomía de las plantas con semilla, 2a. ed. Hemisferio Sur.

Fahn, A. 1990. Plant Anatomy, 4th ed. Pergamon Press

Gonzalez A.M. 2002. Anatomía del vástago en especies selectas de plantas hidrófilas. En Arbo M.M. & S.G.Tressens, Flora del Iberá. EUDENE.

Gonzalez A.M. & Arbo M.M. 2004. Trichome complement of Turnera and Piriqueta. Bot.J.Linnean Soc. 144: 85-97

Heath, O.V.S. 1981. Stomata. Carolina Biological Supply, Scientific Publications Division.

Kim M., Hepler P.K., Eun S.O., Ha K.-S., Lee Y. 1995. Actin filaments in mature guard cells are radially distributed and involved in stomatal movement. Plant.Physiol.109: 1077-1084.

Lindorf H., L. de Parisca y Rodríguez P. 1991. Botánica. 2a. ed. Univ.Centr. Venezuela. Caracas.

Louguet P., CoudretA., Couot-Gastelier J., Lasceve G. 1990. Structure and ultrastructure of stomata. Biochem.Physiol.Pflanzen 186: 273-287

Mauseth, J.D. 1988. Plant anatomy. The Benjamin/Cummings Pub.Co.,Inc. Menlo Park, California.

Mauseth, James D. Plant Anatomy Laboratory. Micrographs of plant cells and tissues, with explanatory text. Integrative Biology, University of Texas. http: www.sbs.utexas.edu/ mauseth/weblab/

Moore R., Dennis Clark, W. & Stern K.R. 1995. Botany. Wm.C.Brown Pub.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 1999. Biology of Plants, 6th ed. Freeman and Co.-Worth Pub.

Sack F.D. 1994. Structure of the stomatal complex of the monocot Flagellaria indica. Amer.J.Bot. 81: 339-344

Willmer C.M. & R. Sexton. 1979. Stomata and Plasmodesmata. Protoplasma 100: 113-124

Tema 14: ESTRUCTURAS GLANDULARES

En los animales se distingue entre excreción (eliminación de productos de desecho, que no participan más en el metabolismo) y secreción (producción de sustancias que pueden tomar parte en procesos metabólicos). En las plantas no se puede hacer una distinción entre ambos procesos, por lo que se usa el término secreción en sentido amplio. Secreción es la síntesis y liberación de sustancias tanto intracelular, cuando los productos quedan en el citoplasma o en la vacuola como extracelular, cuando los productos salen de la célula, al exterior o hacia espacios internos.

Todas las células vegetales cumplen actividades secretoras intrínsecas:

- la formación de la pared celular,
- el transporte de sustancias específicas desde el citoplasma a las vacuolas,
- la movilización intercelular de enzimas y hormonas, compuestos inorgánicos, etc.

Las estructuras secretoras varían con relación al tipo de sustancia secretada, y al tipo de secreción. Pueden agruparse en dos categorías:

A) las involucradas con las necesidades metabólicas de la planta, cuyas funciones son:

- producción de compuestos, por ejemplo celulosa y calosa
- eliminación de excedentes, como por ejemplo glándulas para eliminar exceso de sal, o de agua.
- acumulación de sustancias, por ejemplo sales minerales en forma de cristales.

B) las que facilitan la interacción de la planta con su ambiente, encargadas de:

- atracción de polinizadores, por ejemplo los nectarios,
- defensa contra animales herbívoros, como los pelos defensivos.

Las sustancias secretadas pueden ser:

- iones excedentes que a veces se eliminan como sales o se acumulan como cristales varios.
- polisacáridos: azúcares, mucílagos o sustancias de la pared celular.
- compuestos grasos
- enzimas, hormonas, alcaloides, taninos, terpenos, resinas, etc.

MECANISMO DE SECRECIÓN

Puede ser:

I. Secreción pasiva

Por difusión, si el producto a secretar tiene una concentración muy alta en el citoplasma.

II. Secreción activa

Que puede ser de tres tipos:

A. **Secreción holocrina**: El producto es liberado por la ruptura y desintegración de la célula, lisis celular. En este caso el contenido entero de la célula forma parte de la secreción.

Secreción holocrina: modificaciones ultraestructurales

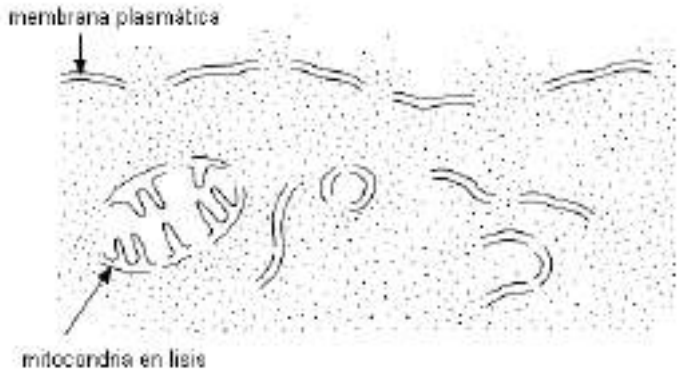


Imagen modificada de Mauseth, 1988

B. **Secreción granulocrina**: El producto secretado es acumulado en el interior de vesículas producidas por dictiosomas, RE o ambos. La acumulación en estas vesículas puede producirse por síntesis del producto en la vesícula, o por transporte del citoplasma al interior de la vesícula a través de bombas moleculares situadas en la membrana, con gasto de energía provista por el ATP. El producto es secretado por el movimiento de las vesículas hacia la membrana plasmática seguida de la fusión de ambas membranas, que produce la salida del contenido al exterior.

Secreción granulocrina: modificaciones ultraestructurales

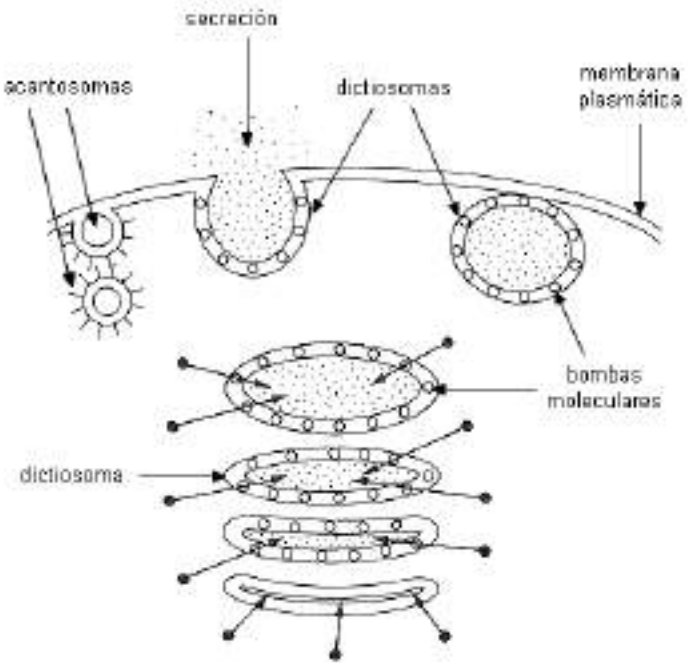


Imagen modificada de Mauseth, 1988

C. **Secreción ecrina**: el producto secretado pasa al exterior del citoplasma en forma de moléculas, por medio de bombas moleculares insertas en la membrana plasmática o en el tonoplasto. Estas bombas reconocen las moléculas a ser secretadas, se ligan a ellas, y las hacen cruzar la membrana plasmática o tonoplasto, por trasporte activo, aún en contra de un gradiente de concentración. El ATP proporciona la energía necesaria.

Secreción ecrina: modificaciones ultraestructurales

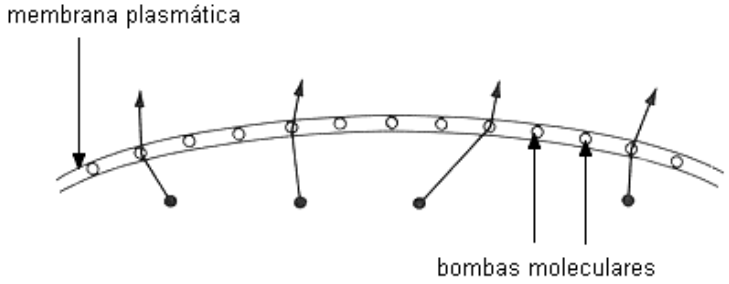


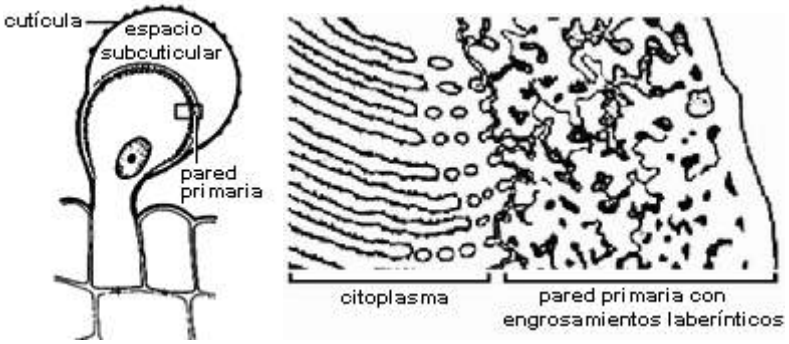
Imagen modificada de Mauseth, 1988

Fahn (l979) agrupa los dos tipos anteriores como **secreción merocrina**, caracterizada porque la célula secretora permanece viva durante la secreción.

MODIFICACIONES CELULARES

Para poder expulsar una gran cantidad de producto por vía ecrina resulta muy conveniente un aumento de superficie de las células glandulares. Por eso frecuentemente las células secretoras están diferenciadas en **células de transferencia**: la parte interna de la pared, comúnmente plana, presenta engrosamientos irregulares, que en corte tienen aspecto laberíntico. La membrana plasmática está adosada a la pared celular, de manera que su superficie está notablemente aumentada (más de 10 veces) por las excrecencias y en contacto estrecho con mayor proporción de citoplasma; presumiblemente presenta numerosas bombas moleculares que facilitan el trasporte activo de sustancias.

Pelo nectarial de *Lonicera japonica* diferenciado en célula de transferencia y detalle ampliado.



Imágenes de Fahn 1979

Engrosamientos laberínticos de la pared primaria en corte,
con MET y en vista superficial con MEB

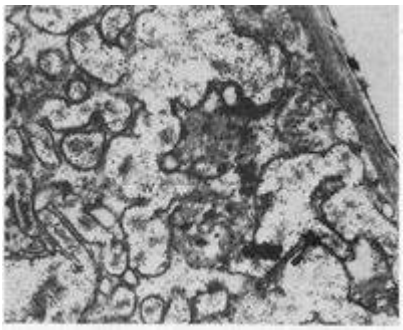


Imagen de Heslop-Harrison 1976

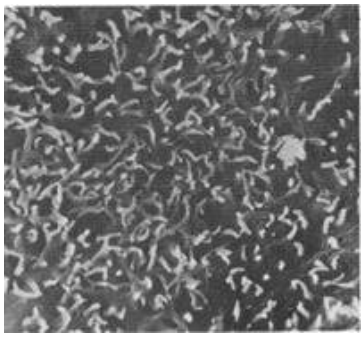
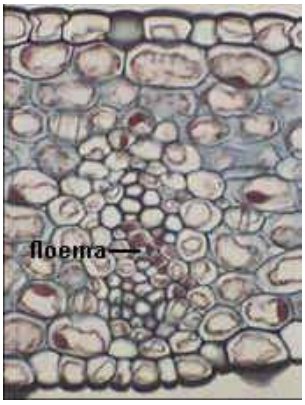


Imagen de Cutter, 1986

Esta modificación aparece también cuando a través de una pared son absorbidas grandes cantidades de productos, por ejemplo en las células parenquimáticas de los tejidos conductores, en las células epidérmicas de plantas sumergidas (*Elodea*), en los haustorios de plantas parásitas, células embrionales y células que suministran material como las células del tapete o las células del parénquima floemático.

Localización de las células de transferencia
Corte transversal de hoja (MO) y células de transferencia del floema (MET)



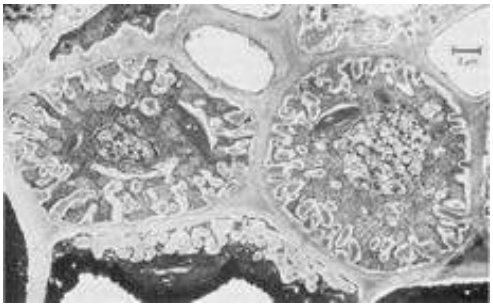
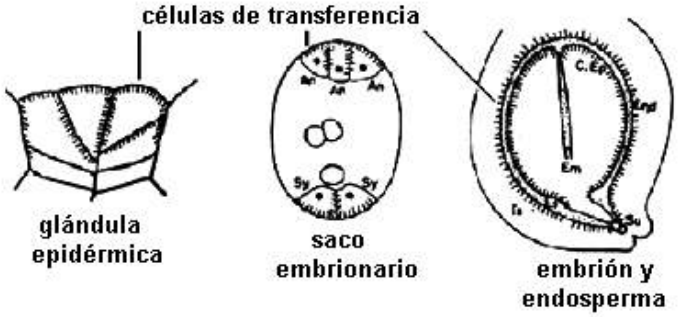


Imagen de Esau, 1982



Esquemas de Cutter, 1986

Como complemento, en muchas estructuras secretoras las células basales presentan paredes laterales con engrosamientos de la pared semejantes a los de la Banda de Caspary, impregnados de cutina y suberina. Estas **células de tipo endodérmico** pueden forzar a las soluciones

secretadas a moverse hacia afuera a través de las paredes no impermeabilizadas, impidiendo al mismo tiempo el reflujo de la solución secretada por vía apoplástica.

Célula de tipo endodérmico en pelo glandular de *Osmanthus*

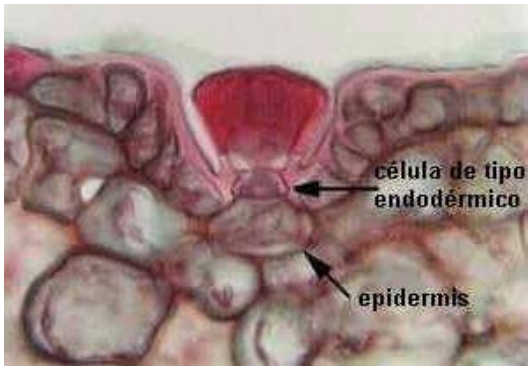


Imagen de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/

ESTRUCTURAS SECRETORAS INTERNAS

CELULAS SECRETORAS

La secreción puede ser realizada por células únicas o por grupos de células. Los **idioblastos secretores** son ejemplos de **secreción intracelular**. Contienen diversas sustancias: bálsamos, aceites, taninos, mucílagos, gomas y cristales. Su forma puede ser muy variable, desde isodiamétrica, alargada a ramificada. Se clasifican generalmente por su contenido, pero muchas veces éste es una mezcla de sustancias, o no ha sido estudiado químicamente. Se encuentran en todas las partes de la planta, vegetativas y reproductivas. Tienen importancia taxonómica por su valor diagnóstico.

Las **células oleíferas** están entre las más comunes, son frecuentes en Rutaceae. El aroma característico de la canela, *Cinnamomum zeylanicum* (Lauraceae), se debe a los aceites esenciales contenidos en células oleíferas de la corteza. El jenjibre, *Zingiber officinale* (Zingiberaceae) presenta células oleoresinosas en el rizoma.

Células oleíferas en *Cinnamomum zeylanicum* (canela)



Corte transversal de hoja

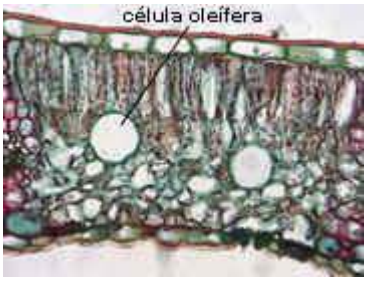


Imagen de www.cas.muohio.edu/



Imagen de http://hort.purdue.edu

En el endosperma de *Ricinus* y en los cotiledones del maní, *Arachis hypogaea*, las células oleíferas están distribuidas en todo el tejido.

Fruto y semillas de maní en el fruto abierto



Embrión de maní sin uno de los cotiledones



Aparentemente el RE liso participa en la secreción de los aceites. En algunos casos la acumulación de secreciones lipídicas se produce en los tilacoides de los plástidos, luego aparece como gotas en el citoplasma y finalmente la célula degenera, como sucede cuando la secreción es holocrina.

Células mucilaginosas. El mucílago se caracteriza por su elevado contenido en polisacáridos y su capacidad de absorber y retener agua. Las Cactaceae*,* plantas suculentas, tienen células mucilaginosas. La secreción es granulocrina a través de la membrana plasmática, y el mucílago se acumula debajo de la pared celular. Por último, el protoplasto degenera, dejando sólo mucílago.

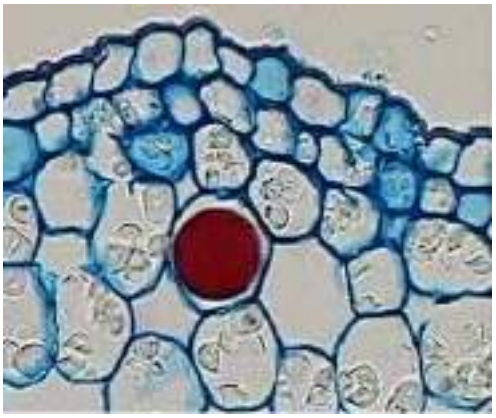
Célula mucilaginosa en *Acanthocereus columbianus*



Imagen de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/

Células taníferas. Los taninos se acumulan en la vacuola. En Sterculiaceae hay células taníferas en médula y floema, en *Sambucus* en la médula, en Turneraceae en la epidermis. Probablemente la secreción es ecrina.

Célula tanífera en transcorte de hoja de *Hydrocotyle* (MO) Célula tanífera de *Mimosa* (MET)



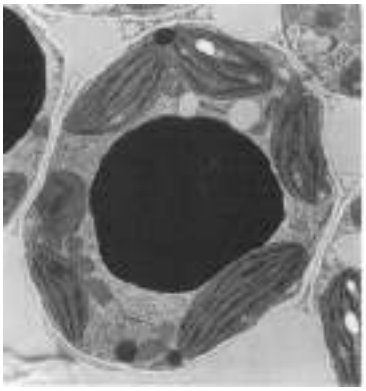
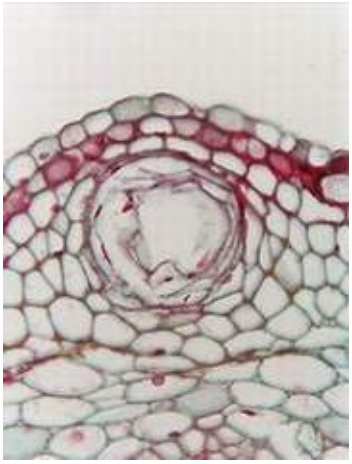


Imagen tomada de Raven 1999

CAVIDADES SECRETORAS

Los espacios secretores pueden encontrarse en cualquier lugar de la planta y las secreciones son variadas: terpenos volátiles en Mirtaceae, Umbelliferae; bálsamos y resinas en Coniferae; gomas o mucílagos en Sterculiaceae y Malvaceae.

Cavidad lisígena en transcorte de tallo de *Gossypium,* algodón (MO)



http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/

Dibujo de cavidades lisígenas en *Mangifera indica* (mango)

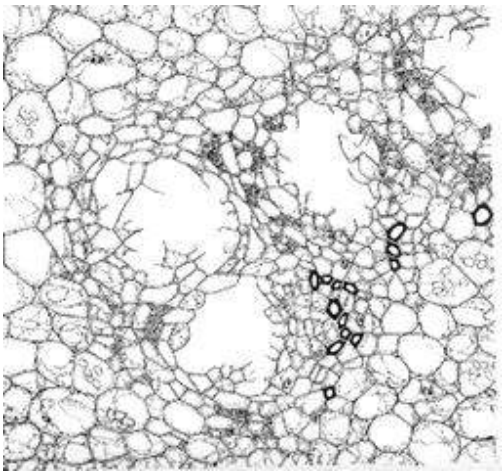


Imagen de Venning, 1948

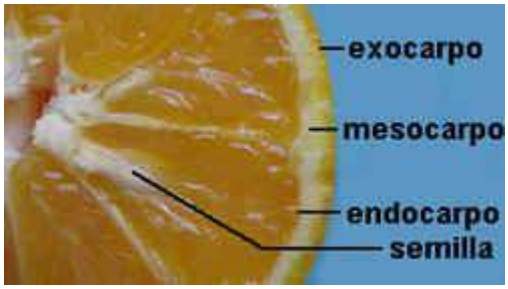
Pueden presentarse como cavidades más o menos esféricas o como canales o conductos. Su origen es esquizógeno o lisígeno, a veces mixto.

Los espacios **lisígenos** se forman por lisis de células enteras (holocrina), y quedan rodeados de células más o menos desintegradas. Las secreciones se originan en las células antes de que éstas se desintegren. La lisis comienza en unas cuantas células y luego se extiende a las vecinas. Estos espacios pueden formarse como respuesta a lesiones.

En el exocarpo de *Citrus* hay cavidades lisígenas, se pueden ver a simple vista como pequeñas masas translúcidas.

Cavidades lisígenas en *Citrus* (Rutaceae)

Fruto en corte



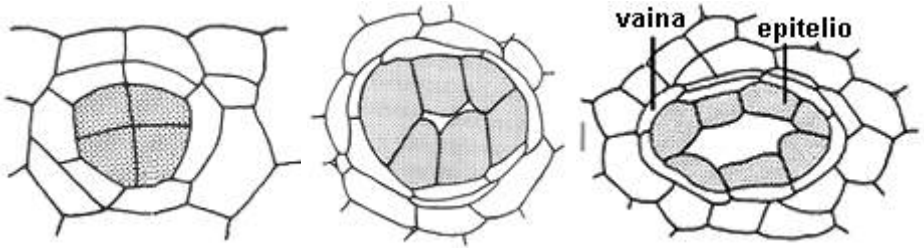
Corte transversal del exocarpo con cavidades lisígenas (MO)



Imagen de www.sbs.utexas.edu/mauseth/

En los espacios o cavidades **esquizógenos** la cavidad se forma gracias a que las células se separan por disolución de la laminilla media y por dilatación de los espacios intercelulares. Las células que limitan los espacios se diferencian formando el epitelio secretor. La secreción es merocrina.

Ontogenia de una cavidad esquizógena



Imágenes de Esau, 1982

Eucalyptus tiene cavidades esquizógenas, de origen epidérmico, que contienen aceites. En las piezas florales de *Eugenia caryophyllata* hay cavidades esquizo-lisígenas que contienen un aceite esencial, llamado eugenol o aceite de clavo; los botones florales se cosechan, se secan y se comercializan con el nombre de "clavo de olor", se utilizan como aromatizante y saborizante.

Eugenia caryophyllata, "clavo de olor", rama y botones florales



imagen de www.larosaleda.com.mx

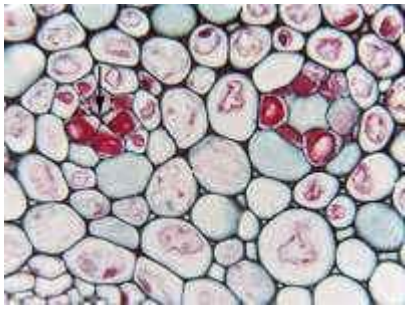
Canales o conductos secretores.

Son espacios alargados, tubuliformes y orientados en el sentido del eje del órgano. Pueden anastomosarse formando sistemas bidimensionales.

CANALES ESQUIZÓGENOS

En *Artemisia* (Compositae), se encuentran canales esquizógenos rodeados por células epiteliales de citoplasma denso, que se colorea intensamente, indicando su actividad secretora.
En las Coniferae los conductos resiníferos son esquizógenos, pueden ser naturales o traumáticos, lo que se aprovecha para su explotación industrial. En *Pinus* el canal está rodeado por una capa de **células epiteliales** que están diferenciadas en células de transferencia; por fuera de estas células hay una o más capas de células con paredes relativamente gruesas y no lignificadas, ricas en sustancias pécticas, las **células de la vaina**. Entre éstas hay células muertas, con cristales, con suberina en su pared.

Canales esquizógenos en *Artemisia*, a la izquierda uno incipiente, a la derecha uno ya formado



Canal resinífero esquizógeno en transcorte de hoja de pino

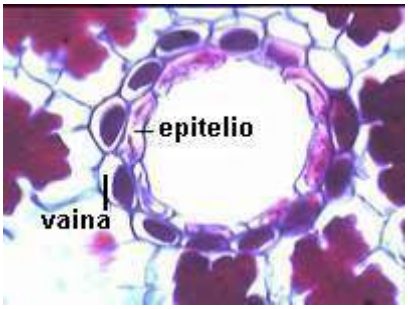


Imagen de http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/

En el cuerpo primario de la planta de *Pinus* hay una marcada correlación entre los sistemas vascular y resinífero, estando ambos relacionados a su vez con la filotaxis. En la raíz de *Pinus* hay tantos conductos como polos de xilema. En el tallo secundario hay dos tipos de conductos: verticales y horizontales. Los verticales están en el sistema vertical del xilema y los horizontales en los radios medulares, de manera que se interconectan. Se originan en las células del cámbium: a partir de una célula se forma una roseta, y en medio de ella se forma la cavidad. La secreción de la resina se produce en el RE, es merocrina.

Para fines industriales la resina se obtiene sangrando los árboles. Mediante destilación proporciona aceite o espíritu de trementina y la colofonia, usadas en la fabricación de pinturas y barnices y como disolventes.

Extracción de resina por sangrado de los troncos en una plantación de pinos





Muchas plantas tienen canales resiníferos, pero sólo unas pocas tienen importancia comercial. El incienso es una resina suave producida por especies del género *Boswellia* (Burseraceae*)*.

LATICÍFEROS

Son las estructuras que secretan el látex, jugo espeso, cremoso, de aspecto lechoso generalmente como en *Euphorbia*. Su nombre viene del latín "lac" que significa leche. También puede ser transparente como en *Allium*, amarillo como en *Argemone* o anaranjado.
La secreción es intracelular. La naturaleza del látex es muy variada, la matriz acuosa puede contener carbohidratos, ácidos, sales, alcaloides, lípidos, taninos, mucílagos, gomas, proteínas, vitaminas, granos de almidón, cristales, etc.
La función de los laticíferos no está aclarada, podría ser un sistema interno de excreción, o de defensa.
Hay laticíferos en un género de Pteridofitas: *Regnellidium* y en unas 12.500 especies de 900 géneros de eudicotiledóneas y monocotiledóneas. Son característicos de varias familias: Asclepiadaceae, Apocynaceae, Caricaceae, Euphorbiaceae, Papaveraceae.

Regnellidium diphyllum, Pteridofita



Oxypetalum macrolepis, Asclepiadaceae



Rhabdadenia ragonesei, Apocynaceae



Carica papaya, Caricaceae



Euphorbia selloi, Euphorbiaceae



Papaver somniferum, Papaveraceae



Pueden estar asociados con el floema, o estar esparcidos en todos los tejidos de la planta.

Distribución de laticíferos en transcorte de tallo

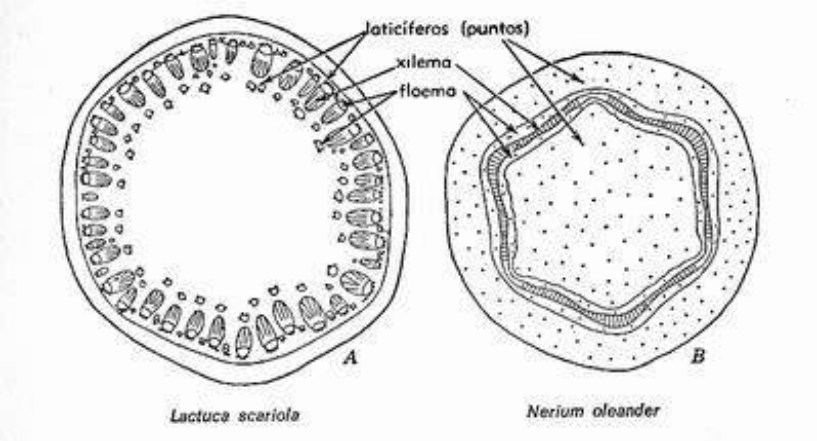


Imagen de Esau, 1972

CLASIFICACION

Son un grupo muy heterogéneo, no solo desde el punto de vista metabólico, sino también desde el punto de vista de su anatomía y ontogenia. Se clasifican en dos tipos: los que están hechos de una sola célula: **no articulados**, y los que están formados por muchas células: **articulados**.

LATICÍFEROS NO ARTICULADOS

Típicamente se trata de células extraordinariamente largas, extendidas desde la raíz hasta las hojas, generalmente en tejidos parenquimáticos, aunque pueden atravesar leño y floema. En *Ficus* pueden llegar hasta la cutícula.
Sus paredes son celulósicas, con hemicelulosas y sustancias pécticas. Frecuentemente son multinucleadas, y mantienen metabolismo activo en tanto los tejidos que las rodean permanezcan vivos. El citoplasma forma una delgada capa parietal, que puede contener granos de almidón de diversas formas. Necesitan permanecer vivas para poder crecer e invadir nuevos tejidos. El látex está en una gran vacuola central o en varias; la secreción es **ecrina**.

En algunas especies los laticíferos son **no ramificados**: *Cannabis* (Cannabaceae), *Urtica* (Urticaceae*), Vinca* (Apocynaceae*).* El ápice de las células llega hasta la vecindad de los meristemas, y continuamente invade los tejidos recién formados, por crecimiento intrusivo. Generalmente no presentan comunicaciones intercelulares. Una vez instaladas en los tejidos, su crecimiento es simplástico con el resto de las células.

En otras especies los laticíferos **son ramificados**, formando una extensa red: Asclepiadaceae*, Ficus* (Moraceae*), Nerium* (Apocynaceae*), Euphorbia* y *Jathropha* (Euphorbiaceae*).* En *Asclepias syriaca* y *Nerium oleander* se comprobó que los laticíferos contienen pectinasa; se cree que esta enzima es excretada en los ápices de la célula, para ablandar la laminilla media en los tejidos que serán invadidos.

Las células iniciales de estos laticíferos se pueden ver ya en el embrión: *Cryptostegia, Nerium oleander, Euphorbia*. En algunas plantas se forman nuevas células iniciales en tejidos nuevos, así una planta adulta tendrá más laticíferos que una plántula.

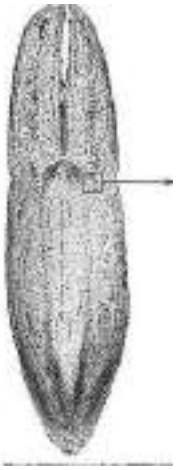
LATICÍFEROS NO ARTICULADOS

Laticíferos no articulados-ramificados en *Euphorbia*

Lat. no articulado - no ramificado en *Euphorbia tirucalli*



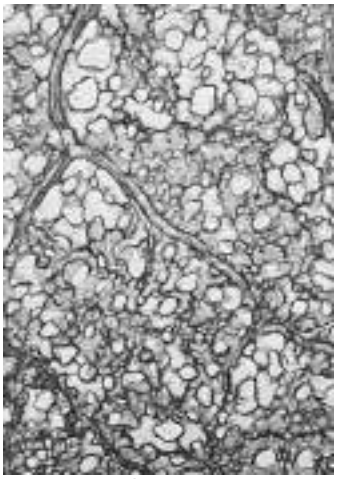
Embrión



Célula inicial



Laticíferos ramificados en corte paradermal de hoja



mauseth/weblab

Imágenes de Esau, 1982

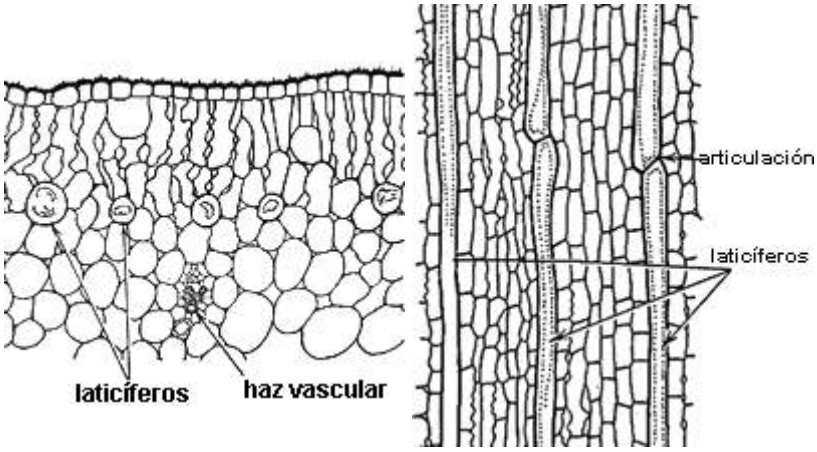
LATICÍFEROS ARTICULADOS

Son muy diferentes en su desarrollo y estructura: son cadenas de células laticíferas, conectadas entre sí. En *Allium* cada célula se conecta con las vecinas por plasmodesmos, en otros casos como en *Musa* hay verdaderas perforaciones en la pared común, de manera que el laticífero maduro se parece a un vaso del xilema. Cuando la pared terminal está completamente ocupada por la perforación se pueden confundir con laticíferos no articulados. En muchos laticíferos articulados, el protoplasma degenera en el estadio final del desarrollo, o sea que la secreción es **holocrina**.

Laticíferos articulados-no anastomosados en *Allium*

Transcorte de hoja (MO)

Corte longitudinal de hoja (MO)



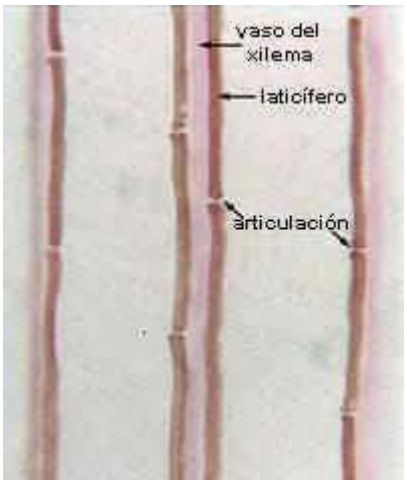
Imágenes modificadas de Esau, 1972

En algunas especies, los laticíferos son **articulados no anastomosados**, como en *Allium* (Liliaceae*), Musa* (Musaceae*), Manilkara zapota* (Sapotaceae*), Ipomoea* (Convolvulaceae*).* Su desarrollo tiene lugar por la continua desdiferenciación de células parenquimáticas en células laticíferas en los extremos. A medida que las nuevas células se diferencian en laticíferas se forman las perforaciones con las células más viejas. Primero, la pared transversal primaria

engruesa y se hincha, luego se disuelve la laminilla media, y por último se establece una verdadera perforación que comunica el citoplasma de las dos células vecinas.

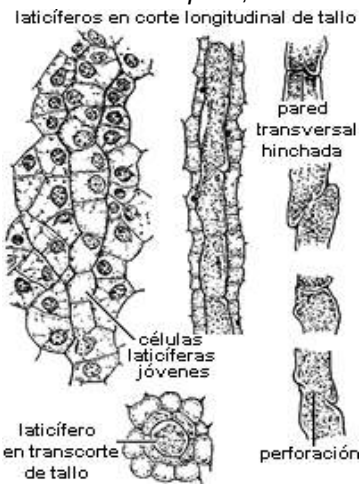
Laticíferos articulados-no anastomosados

Corte longitudinal de tallo de *Musa*, bananero



http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/

Desarrollo de los laticíferos de *Manilkara zapota*, chicle



Esau,1972

Extracción del látex de *Manilkara zapota*, chicle

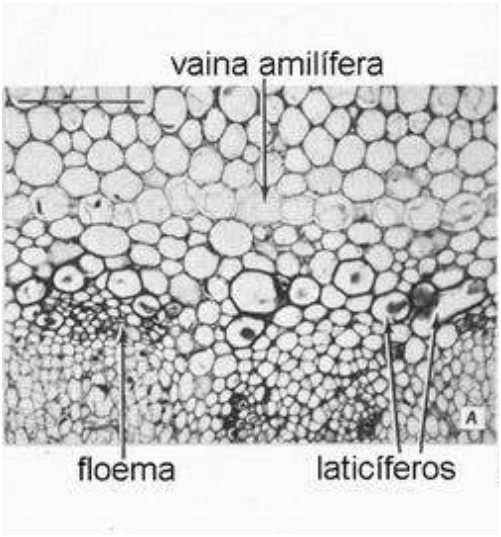
Del látex de *Achras zapota* (árbol oriundo de Centroamérica) se extrae la goma de mascar, el chicle; el látex se extrae por incisiones en zig-zag sobre el tronco hasta una altura de 10 metros. Luego se hierve y se moldea en bloques para su exportación.



En otras especies los laticíferos son **articulados anastomosados**, porque los laticíferos se funden entre sí, formando una red tridimendional que atraviesa la planta entera: *Argemone, Papaver* (Papaveraceae*), Carica* (Caricaceae*), Cichorium, Lactuca, Taraxacum kok-saghyz* (Compositae*), Hevea, Manihot* (Euphorbiaceae*).* La fusión entre laticíferos vecinos ocurre también por diferenciación de células parenquimáticas en laticíferas, formando un puente.

Laticíferos articulados-anastomosados en *Lactuca scariola*, lechuga

Porción de transcorte de tallo



Corte longitudinal mostrando las anastomosis



Imágenes de Esau, 1982

En especies de *Jathropha* se han hallado los dos tipos de laticíferos articulados en la misma planta.

En *Papaver somniferum*, la amapola del opio, los laticíferos son muy desarrollados y abundantes en la cápsula. El látex es la fuente de opio y heroína. Su citoplasma contiene numerosas vesículas del RE que contienen morfina. Para cosechar el látex, se realizan incisiones transversales para drenar el látex, y cuándo éste se coagula y se seca, se raspa la superficie de la cápsula para recogerlo.

Papaver somniferum, amapola del opio

Flores y frutos Drenado del látex



www.waynesword.palomar.edu/

Cosecha de látex seco



Imagen de www.rawa/org

En *Hevea brasiliensis* el árbol del cual se extrae el caucho, los más importantes están en floema y corteza. La extracción se realiza por sangrado con un cuchillo llamado "Jebong". Se hacen cortes oblicuos, en un ángulo de más o menos 30°, de izquierda a derecha.
El caucho está presente en el citoplasma, en glóbulos complejos llamados **lutoides**, de 1-5 µ de diámetro y rodeados por una membrana. Constituye hasta un 30% del látex de *Hevea*.

Diagrama tridimensional de un sector de corteza de *Hevea brasiliensis*, mostrando la ubicación de los laticíferos en cortes transversal, radial y tangencial

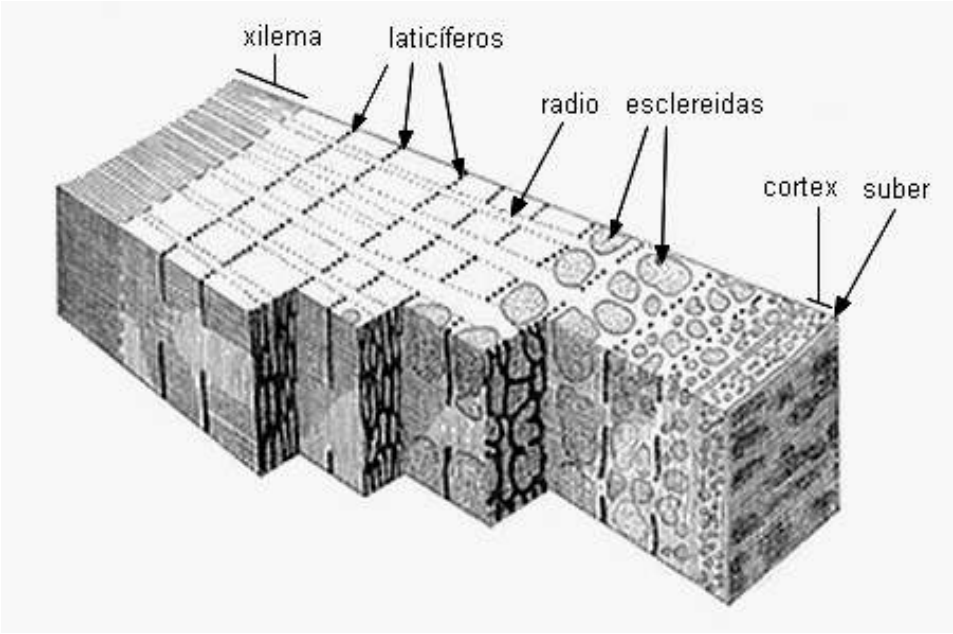


Imagen de Esau, 1972

Sangrado de árboles de *Hevea brasiliensis* para extraer el látex



Tubo laticífero de *Hevea* en corte (MET)
F: partículas fibrilares. **K:** lutoides.
M: mitocondria. **P**: partículas de función desconocida. **W**: pared celular

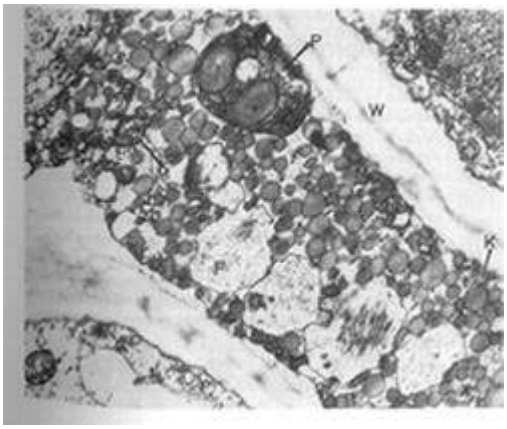


Imagen de Strasburger 1994

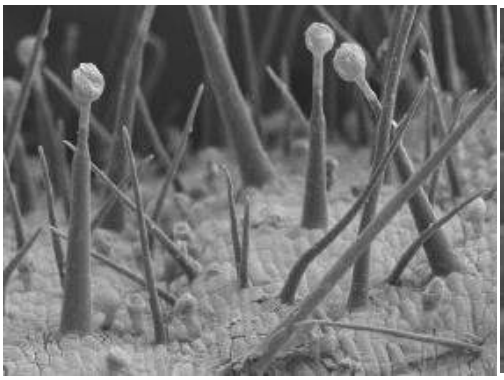
ESTRUCTURAS SECRETORAS EXTERNAS

TRICOMAS GLANDULARES Y GLÁNDULAS

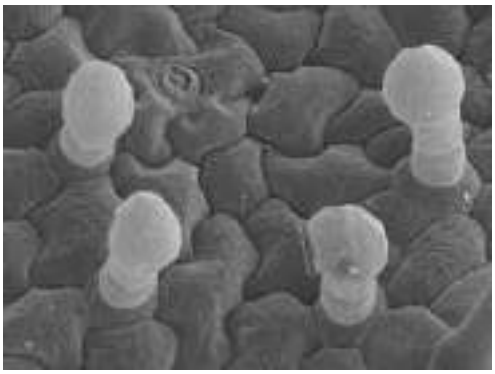
Los tricomas glandulares generalmente presentan una cabeza uni o pluricelular. El producto secretado frecuentemente se aloja entre la pared externa de la célula y la cutícula, que se levanta y al fin se rompe. Puede regenerarse y volver a repetirse la acumulación, o el tricoma degenera después de una sola excreción. En algunos casos no hay separación de cutícula.

Hoja de *Pelargonium hortorum*, malvón (MEB)

Tricomas glandulares y simples, x 250



Epidermis con tricomas glandulares x 900



Las hojas y flores de *Cannabis sativa,* el cáñamo, están cubiertas de tricomas glandulares en cuya secreción se encuentran varios alcaloides con efectos alucinógenos. Las hojas secas y molidas constituyen la "marihuana". El compuesto más importante es el tetrahidrocannabinol.

Cannabis sativa, planta y tricomas glandulares





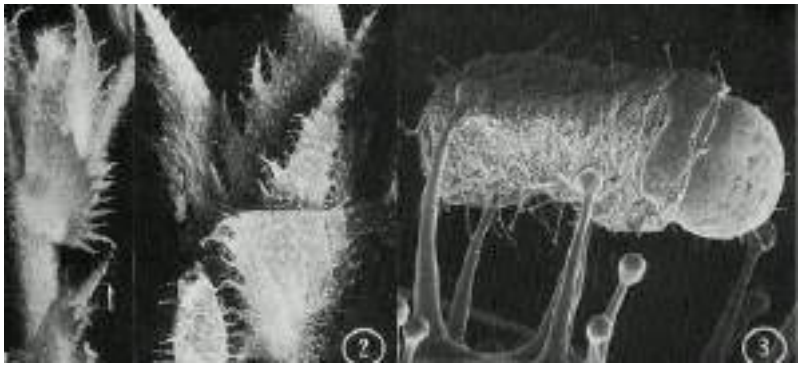
Imagen: www.agron.iastate.edu/

En los estambres y en los carpelos de *Bauhinia* hay pelos glandulares de forma navicular y con un pie, descriptos como inflados o huecos, presentan una cabeza voluminosa formada por una capa de células alrededor de un saco central (cavidad intercelular) donde se acumula la secreción. Son semejantes a los pelos descriptos como "pearl glands" (Tucker, 1984)

PELOS DEFENSIVOS

La epidermis de las hojas y las estípulas de *Medicago scutellata* presenta pelos secretores capitados, largamente estipitados, que defienden la planta contra las larvas del gorgojo de la alfalfa: *Hypera postica*. La secreción es ecrina, lipofílica, se acumula debajo de la cutícula y en contacto con las larvas se exuda como fluido pegajoso, inmovilizándolas.

Pelos glandulares defensivos de *Medicago scutellata* - larva del gorgojo de la alfalfa



Imágenes de Kreitner & Sorensen 1983

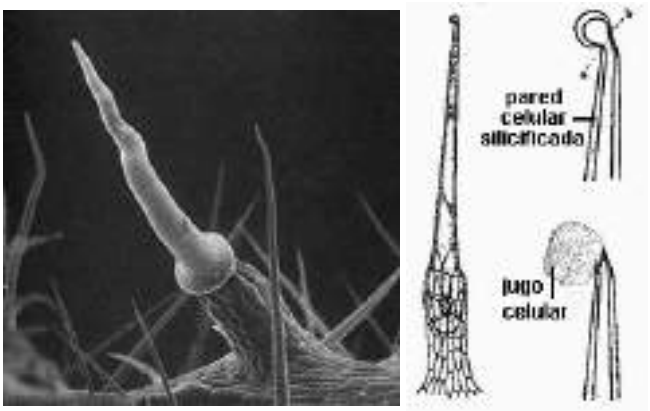
En especies silvestres de papa hay tricomas defensivos que atrapan áfidos. Con la ingeniería genética se está tratando de incorporar este carácter a las papas cultivadas.

La resistencia de *Passiflora adenopoda* a las larvas de mariposas *Heliconius* se debe a sus tricomas uncinados: las larvas al desplazarse quedan empaladas en ellos.

PELOS URTICANTES

Los pelos urticantes (o emergencias) caracterizan a cuatro familias de eudicotiledóneas: Urticaceae, Euphorbiaceae, Loasaceae, Hydrophyllaceae. Sirven como mecanismos de defensa porque almacenan toxinas en su vacuola central. El líquido irritante puede contener acetilcolina, histamina, y otros compuestos. Son células epidérmicas (subepidérmicas en *Dalechampia* y *Tragia*), muy largas, afiladas, la base inserta en una emergencia en forma de copa pluricelular, en la que participa el parénquima subepidérmico. El cuerpo del pelo está calcificado, la cabezuela silicificada está inserta oblicuamente y a esa altura la pared no está engrosada. Al tocar la cabeza, se rompe el cuello siguiendo una línea oblicua, y el cuerpo se convierte en una aguja hipodérmica, que inyecta el jugo celular conteniendo ácido fórmico.

Pelos urticantes (emergencias) en *Urtica dioica*, ortiga



Imágenes de Moore (1995) y Strasburger (1994)

La secreción es **ecrina**, se sintetiza en el RE rugoso y se acumula en vesículas que se reúnen en una vacuola. Los dictiosomas participan en el depósito de la sílice en la pared.

CÉLULAS SECRETORAS DE MUCÍLAGO

En todas las células productoras de mucílago, su síntesis y transporte es muy similar: células con núcleo grande, citoplasma denso, numerosos dictiosomas, en cuya periferia se forman las vesículas que contienen mucílagos. La secreción es **granulocrina**.

Células exteriores de la caliptra, productoras de mucílago



Imágenes de Moore 1995

Muchas semillas, las de lino por ejemplo, tienen una capa de células mucilaginosas en la superficie que al absorber agua se hinchan formando una envoltura húmeda que facilita la germinación.

Las células de la caliptra segregan mucílago, que envuelve el ápice de la raíz en crecimiento, lubricando el suelo. En las raíces, el mucílago debe salir al exterior para ser un lubricante efectivo; atraviesa la pared celular, al tiempo que se disuelve la laminilla media entre las células secretoras. La cantidad de mucílago segregada puede ser tan grande que forma como una gota que rodea el ápice de la raíz.

GLÁNDULAS SALINAS

Se encuentran en halófitas, plantas que viven en suelos salinos. Desempeñan un papel fundamental en el metabolismo de la sal.

Atriplex (Chenopodiaceae) es una planta frecuente en los terrenos salinos del país. La epidermis está cubierta de pelos vesiculosos en los cuales se acumulan las sales que absorben del suelo en exceso. Las sales se cargan en la vacuola, en forma activa, con gasto energético, Cuando la célula colapsa, el contenido líquido de la vacuola se evapora, y las sales forman una capa pulverulenta sobre la planta. La secreción probablemente es ecrina.

Pelos vesiculosos de *Atriplex*, foto MEB y esquema

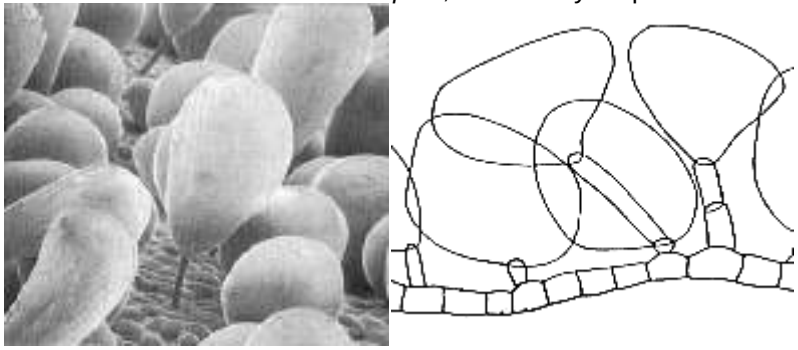
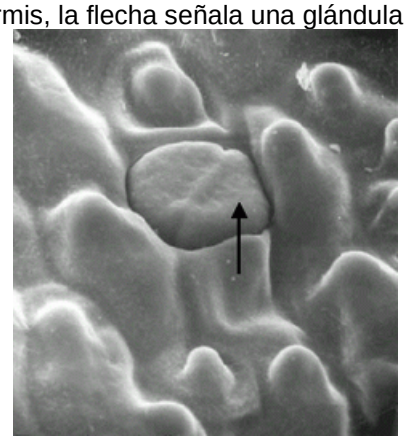


Imagen de Raven 2003 Imagen de Fahn 1990

Tamarix aphylla, el tamarisco, es un arbolito muy cultivado para fijar dunas cerca del mar. La epidermis presenta glándulas salinas pluricelulares. En la parte inferior hay dos células colectoras grandes, conectadas con las células vecinas por numerosos plasmodesmos. Presentan sus paredes laterales muy engrosadas, impermeables, fuertemente cutinizadas, que actúan como barreras apoplásticas para prevenir el reingreso de los líquidos secretados. Las células secretoras son seis células de transferencia, con citoplasma denso y paredes laberínticas. La excreción de la sal aparentemente es granulocrina, se observan muchas vesículas pequeñas cerca de la membrana plasmática; la solución sale al exterior a través de poros cuticulares.

Glándulas salinas pluricelulares en *Tamarix aphylla*

Epidermis, la flecha señala una glándula (MEB) Esquema de una glándula en transcorte de hoja



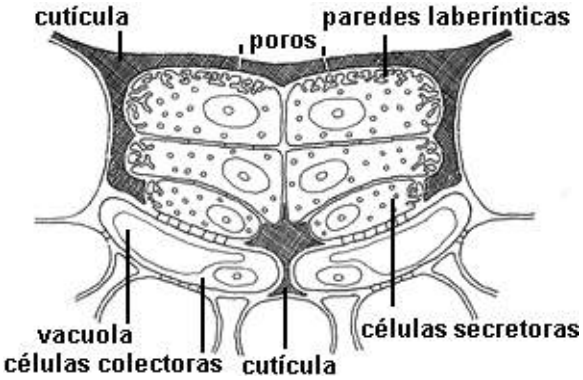


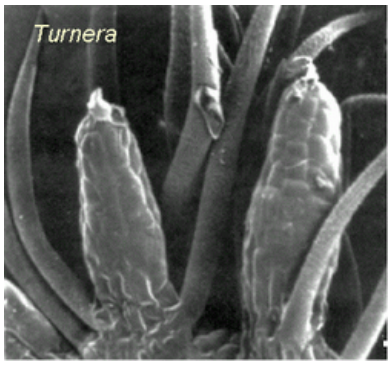
imagen de www.botgard.ucla.edu/ Esquema de Esau 1982

COLÉTERES

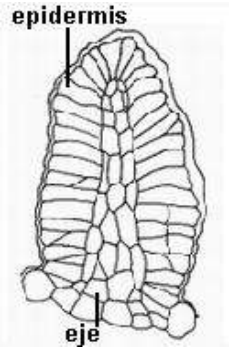
Son tricomas o emergencias que secretan sustancias pegajosas, consisten de un cuerpo multicelular y un pie que puede faltar. En el cuerpo hay un eje de células cilíndricas, y una epidermis donde las células, en corte, se disponen en forma radial.

Las sustancias secretadas, generalmente una mezcla de terpenos y mucílagos, salen al exterior por ruptura de la cutícula. Se encuentran frecuentemente en las pérulas: *Syringa, Rosa, Aesculus, Coffea* pero pueden estar en otros órganos, como por ejemplo en los márgenes foliares, en las estípulas, en la axila de las hojas, en los pedúnculos o pedicelos florales, etc. La secreción podría ser merocrina.

Coléteres en *Turnera*



Imágenes de Gonzalez, 1998



GLÁNDULAS DIGESTIVAS DE PLANTAS CARNÍVORAS

En *Drosera* las glándulas digestivas son complejas. La cabeza está recubierta por una cutícula provista de numerosos poros; las capas más externas son células secretoras con paredes laberínticas; la capa subyacente está formada por células de tipo endodérmico, con

engrosamientos radiales impermeables. El centro está ocupado por traqueidas rodeadas por una capa de células de transferencia. Las células secretoras son muy complejas en su funcionamiento porque además de secretar enzimas digestivas absorben los nutrientes digeridos.

Pinguicula (Lentibulariaceae*)* es una planta carnívora, sus hojas capturan pequeños insectos, que luego digiere. Vive en ambientes donde el nitrógeno es escaso, y suple su falta con el nitrógeno de las proteínas de los insectos. En la epidermis presenta dos tipos de glándulas capitadas: las pediceladas, que segregan el mucílago que adhiere las víctimas, y las sésiles que secretan las enzimas proteolíticas. Ambos tipos tienen en la base de la cabeza una "célula endodérmica", y las células secretoras son células de transferencia. Cuando un insecto es atrapado las glándulas sésiles son estimuladas, su secreción comienza y el fluido, con propiedades detergentes humedece el exoesqueleto del insecto. La digestión comienza en unas dos horas, y los productos son absorbidos por las mismas glándulas sésiles.

Glándulas mucilaginosas y digestivas de *Pinguicula*

Planta

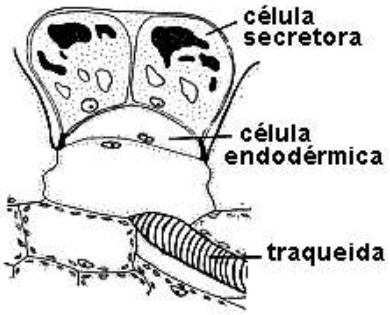


www. encyclo.free.fr/

Epidermis foliar con MEB



Glándula sésil en corte



Imágenes de Heslop-Harrison,1976

NECTARIOS

Los nectarios son glándulas que secretan una solución azucarada llamada **néctar** que atrae insectos, pájaros y otros animales. Los azúcares más comunes son sucrosa, glucosa y fructosa, pero otros azúcares simples y polisacáridos como maltosa y melobiosa también son frecuentes. El néctar puede tener aminoácidos y otros ácidos, así como otros compuestos orgánicos.

Se clasifican en **no estructurales,** cuando el néctar es secretado por un tejido sin caracteres diferenciales (*Cattleya*) y **estructurales**, cuando hay un tejido nectarífero con características propias, que puede ser epidermis o parénquima modificado.
Los nectarios pueden estar formados simplemente por tricomas nectaríferos, o pueden estar constituidos por tejido epidérmico o parenquimático diferenciado en tejido secretor, y pueden estar o no vascularizados. Cuando el tejido nectarífero es epidérmico, la salida del néctar ocurre a través de la cutícula. Frecuentemente las células secretoras están diferenciadas en células de transferencia. Cuando la secreción del néctar ocurre en el tejido parenquimático, la salida del néctar al exterior se puede operar a través de estomas no funcionales, como sucede en el nectario situado en el espolón de la flor del "taco de reina", *Tropaeolum majus*.

Abutilon pictum,
tricomas nectaríferos de la cara interna del cáliz (MEB)

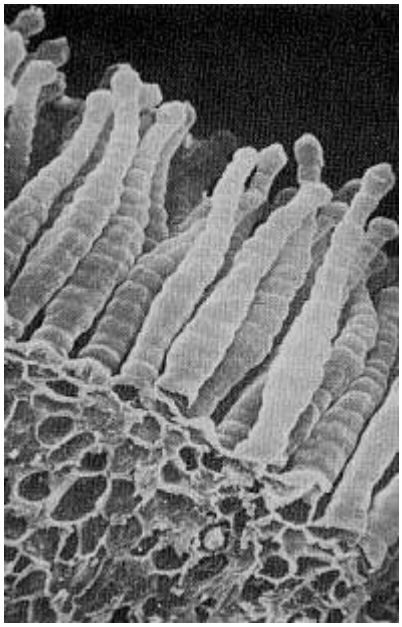
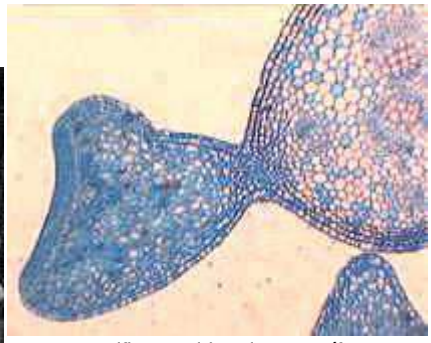
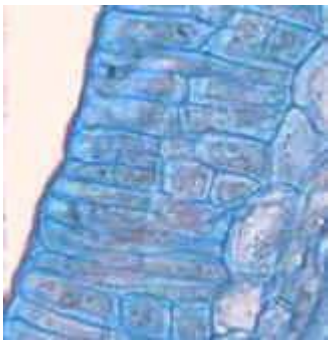


Imagen de Fahn 1990

Passiflora, transcorte de nectario peciolar



Passiflora: epidermis nectarífera



Tropaeolum majus,
"taco de reina", planta y estoma nectarífero (MEB)

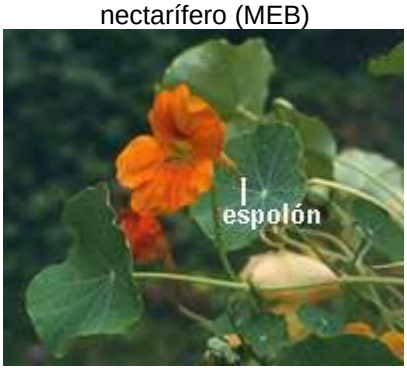


Imagen de www.funet.fi/



Imagen de Fahn 1990

Los pelos nectariales en *Lonicera japonica* se encuentra en la cara interna del tubo de la corola. Son unicelulares: la porción basal es angosta, forma el pie. La porción apical o cabeza, es la responsable de la secreción. Es globosa, y desarrolla paredes laberínticas, convirtiéndose en una célula de transferencia. La cutícula se separa creando un espacio donde se acumula el néctar por fuera de la pared celular. El retículo endoplasmático rugoso (RER) y las mitocondrias abundan. La secreción es **granulocrina**, las vesículas del RE se funden con la membrana plasmática liberando su contenido al exterior.

Se cree que el material lipídico (engrosamientos de cutina y/o suberina) que se encuentra en las paredes anticlinales de la célula basal de los tricomas nectaríferos restringe el reflujo apoplástico de una manera similar a la Banda de Caspary de la endodermis. Por esta razón dichas células se denominan "células de tipo endodérmico" o "células endodérmicas".

Los nectarios se subdividen según su posición en la planta en:

A) **EXTRAFLORALES:**

Pueden estar en el margen de las hojas (*Prunus*); en las estípulas, *Vicia fava*; sobre la vena media como en *Ipomoea* (Convolvulaceae*), Taliparíti* (Malvaceae*), Byttneria* (Sterculiaceae*)*, o en los tallos florales como en *Helicteres* (Sterculiaceae*)*.

Estos nectarios a menudo atraen animales que defienden la planta. Por ejemplo los nectarios de *Costus* atraen hormigas que consumen néctar y defienden la planta de insectos herbívoros. Las plantas de *Costus* sin hormigas son rápidamente devastadas por larvas de moscas, y producen solo un tercio de las semillas que las plantas protegidas por hormigas.

En las Turneraceae los nectarios extraflorales que están ubicados en la unión del pecíolo y la lámina atraen hormigas que dispersan las semillas. Los nectarios están inervados por un hacecillo vascular, y el tejido nectarífero es la epidermis pluriestratificada

Nectarios extraflorales

Taliparitiliaceum, nectario en la vena media



Turnera orientalis, nectario en el margen foliar, visitado por hormigas





Byttneria pedersenii, nectario en la vena media, transcorte

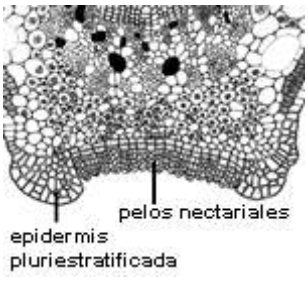


Imagen de Arbo, 1972

Nectario de *Turnera*, con MEB y en transcorte (MO)





Imágenes de Gonzalez, 1996

B) **FLORALES:**

Los nectarios florales se encuentran en plantas polinizadas por insectos, pájaros y murciélagos. La función del néctar es atraer a los polinizadores. Los nectarios pueden ser no estructurales, como los que se hallan en los pétalos de *Cattleya percivaliana*. Los estructurales se pueden encontrar en el receptáculo o en cualquiera de los verticilos. Se los considera filogenéticamente más avanzados que los extraflorales. Muestran una tendencia evolutiva acrocentrípeta, tienden a ubicarse cada vez en verticilos más internos.

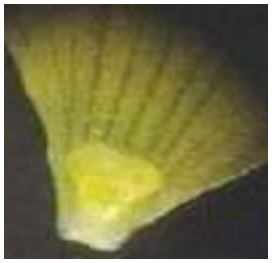
Periánticos: son los que se encuentran en los sépalos o pétalos. En *Hibiscus* los sépalos presentan nectarios en su cara externa; *Impatiens sultanii,* "alegría del hogar", presenta un sépalo transformado en un espolón nectarífero. En Aquilegia los pétalos presentan espolones; muchas flores con corola tubulosa presentan nectarios sobre la cara interna de la corola, como *Lonicera,* la "madreselva".

Estaminales: son los nectarios localizados sobre los estambres, en Lauraceae*,* en *Turnera* y *Dianthus* están sobre los filamentos, en *Viola* se encuentran en un apéndice del conectivo; a veces se hallan en estaminodios.

En *Neobuxbaumia* (Cactaceae) el néctar es producido por la base de los filamentos estaminales. Éstos están soldados entre sí, y se incurvan sobre el estilo determinando una cámara nectarífera que retiene el néctar hasta que un murciélago la abre forzándola. En este caso la calificación de la estructura es dudosa: es externa o interna?

Nectarios periánticos

Pétalo de *Ranunculus*



Impatiens sultani, cáliz con espolón nectarífero



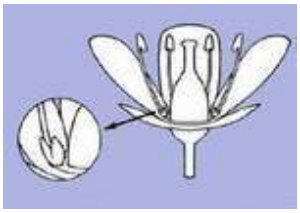
www.saburchill.com/

Nectarios estaminales

Flor de *Fritillaria*



Esquema de la ubicación de los nectarios



www.anbg.gov.au/glossary/

Ováricos: se pueden encontrar en la base de la cara externa del ovario como en *Gentiana*. Las Monocotiledóneas con ovario ínfero sincárpico, en las familias Amarilidaceae, Bromeliaceae, Iridaceae, Liliaceae, Musaceae (59% de las especies de Monocotiledóneas) presentan nectarios septales, ubicados en los septos del ovario. El néctar se secreta en el retículo endoplasmático rugoso (RER) y en los dictiosomas; las vesículas dictiosómicas se funden con el plasmalema, y el néctar difunde a la cámara septal donde se acumula.

Nectarios ováricos

Nectarios septales en corte longitudinal y transversal

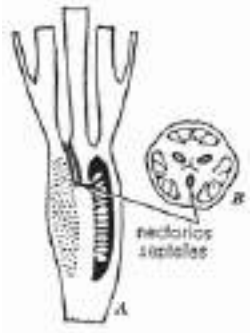
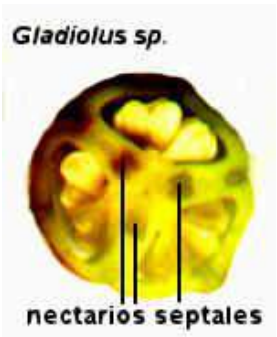


Imagen de Esau, 1972

Nectarios septales en transcorte de ovario



Talámicos. Los nectarios talámicos pueden encontrarse en diversos sitios, pero siempre sobre el eje floral

- sobre la cara interna del tubo floral como en *Bauhinia* y *Prunus*.
- formando un **disco nectarífero** que puede estar situado:
  a) entre sépalos y pétalos como en *Capparis*
  b) entre sépalos y ovario como en *Grevillea*
  c) disco estaminal como en *Polygonum* o Crucíferae
  d) entre estambres y ovario en *Caesalpinia* y *Punica*
  e) entre los estambres y el estilo en la flor epígina de *Eucalyptus*
  f) en la base del ovario, como sucede en *Cucurbita*, *Citrus,* Bignoniáceaas y Labiadas
- en las flores estériles centrales de las inflorescencias de *Daucus carota*

Prunus, cara interna del tubo floral

Nectarios talámicos

Citrus, disco nectarífero en la base del ovario



www.botany.utoronto.ca/

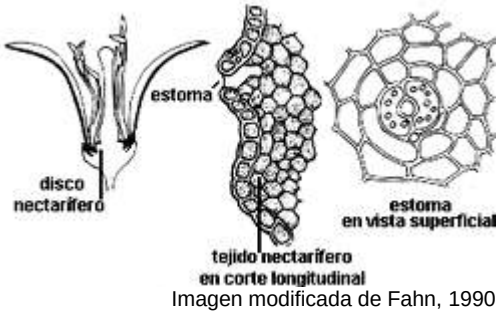


Imagen modificada de Fahn, 1990

OSMÓFOROS

Son glándulas en las cuales se elaboran las sustancias volátiles que producen el olor de las flores. Su nombre fue propuesto por Vogel en 1962, y deriva de dos palabras griegas que significan dador y olor. Se los encuentra en numerosas especies de Asclepiadaceae, Aristolochiaceae, Araceae, Orchidaceae.

El tejido secretor en los osmóforos puede tener una o varias capas de espesor. En *Rosa, Jasminum, Viola*, se forman permanentemente en las células de la epidermis y mesófilo de los pétalos, vacuolas con aceites esenciales muy volátiles. Si la temperatura es suficiente, se evaporan a través de la pared celular y de la cutícula. A medida que se evaporan, se sintetizan más en el citoplasma.

Los osmóforos de la orquídea *Restrepia antennifera* son muy sofisticados y los mejor diferenciados morfológicamente entre las plantas superiores. Están ubicados en la porción apical, claviforme del sépalo mediano, la antena, de posición vertical. El osmóforo es amarillo, consiste de un tejido glandular que contrasta con el parénquima del pie y de los otros sépalos. Las células de este tejido son ricas en almidón, lo que permite que se las localice macroscópicamente usando lugol, se encuentran principalmente entre los haces vasculares y la epidermis adaxial. Dicha epidermis está diferenciada en epitelio secretor, consistente en células con papilas hemisféricas y estipitadas. Las paredes externas son gruesas en la calota, pero delicadas en el cuello, donde se encuentra el núcleo, de manera que colapsan con el menor estímulo. El almidón de las células glandulares subepidérmicas se consume con la emisión de la fragancia.

El olor emitido recuerda el del semen (olor espermático, según Delpino), su emisión comienza con la antesis y dura por 1-2 días. El olor se debe a un exudado osmiofílico sintetizado en el RE, y secretado a través del plasmalema por secreción **granulocrina**. La cutícula forma poros a través de los cuales sale el exudado.

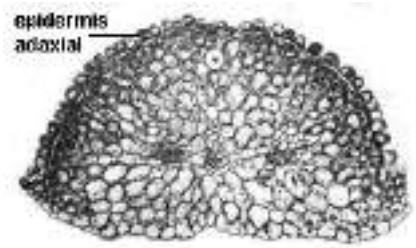
Osmóforos de *Restrepia antennifera,* Orchidaceae

Flor

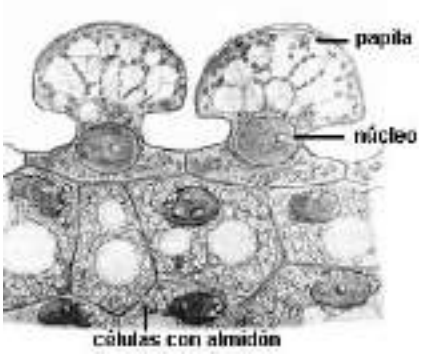


Imagen de www.firstrays.com/

Transcorte de osmóforo



Detalle del osmóforo: epitelio secretor y tejido glandular con almidón



Imágenes de Vogel, 1990

HIDATODOS

En las hojas de muchas plantas, 350 géneros en 115 familias, frecuentemente en Gramineae, las hojas eliminan agua líquida a través de **hidatodos** por el proceso de **gutación** (del latín *gutta*, que significa gota). En plantas tropicales como *Colocasia* (Araceae*)*, la cantidad eliminada por noche supera los 300 ml.
Los hidatodos pueden ser de dos tipos:

- **pasivos,** como los de Gramineae*,* que eliminan agua por ósmosis cuando aumenta la presión radical
- **activos**, la mayoría de los hidatodos epitémicos (*Tropaeolum, Saxifraga*) y tricómicos (*Cicer, Phaseolus*); son glándulas que trabajan independientemente de la presión radical.

Los hidatodos **epidérmicos** o **tricómicos** secretan una solución acuosa con algunos compuestos orgánicos o inorgánicos (secreción ecrina, por bombeo de iones metálicos a través de la membrana plasmática).

En hojas jóvenes y tallos de *Cicer arietinum* los hidatodos epidérmicos consisten en un pedúnculo uniseriado y una cabeza oval pluricelular. La solución se acumula bajo la cutícula y cuando alcanza un cierto volumen se abren poros en la cutícula y aparecen gotitas en la superficie. La presencia de numerosas mitocondrias indica que la secreción es activa.

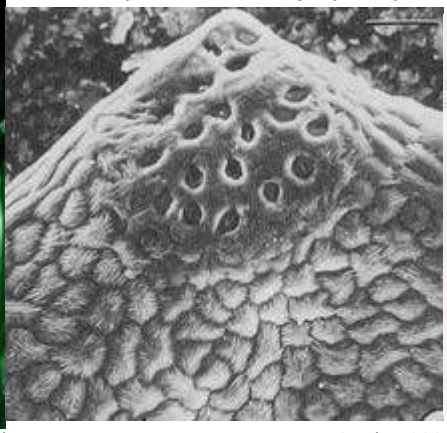
Los **hidatodos epitémicos** presentan un tejido parenquimático especializado, el **epitema**, situado al final de una o varias vénulas de las hojas. Rodeando el epitema hay una vaina de células apretadamente dispuestas, a menudo con las paredes adyacentes cutinizadas, formando una capa de tipo endodérmico, que impide el reflujo apoplástico. Muchas de estas células están diferenciadas como células de transferencia. Hacia el exterior, el epitema está limitado por la epidermis, y la salida del agua se produce a través de uno o varios estomas modificados, que se diferencian porque las células oclusivas usualmente no pueden cerrar el ostíolo.

Gutación en gramíneas



www.botany.hawaii.edu/

Hidatodos epitémicos *Physocarpus* (Rosaceae): hidatodo en el ápice de una hoja (MEB)



Lersten & Curtis 1982

Hidatodo en corte longitudinal

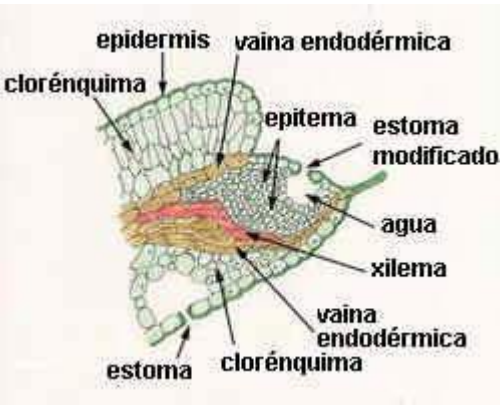


imagen de www.puc.edu/Faculty/

Según Moore (1995), la gutación se produce cuando la planta está en condiciones que favorecen absorción rápida de minerales y transpiración mínima, como sucede con las plantas que crecen en suelos húmedos, durante la noche. Los iones minerales absorbidos de noche son bombeados al apoplasto que rodea a los elementos del xilema. Esta pérdida de solutos hace que disminuya el potencial agua en los elementos del xilema, generando un ingreso de agua desde las células circundantes. Al aumentar la presión dentro del xilema el agua es forzada eventualmente a salir a través de los hidatodos foliares.

Glosario

Aceite esencial: mezcla liquida volátil con propiedades aromáticas, extraídos de las plantas.

Acrocentrípeta: En dirección apical y central

Adaxial: Con relación a un eje, aplícase a la superficie mas próxima a él, en las hojas, la cara superior.

Anastomosarse: Dícese de los nervios, vasos, etc., que se unen por medio de anastomosis.

Apoplasto: Se contrapone a simplasto, es el conjunto de paredes celulares y espacios intercelulares de un organismo.

ATP: Adenosín tri-fosfato, compuesto con enlaces químicos rico-energéticos

Banda de Caspary: Estructura de la pared primaria de ciertas células que contiene lignina y suberina.

Calota: Cubierta o superficie apical de un cuerpo, calota craneana.

Cámbium: Meristema secundario, situado entre el xilema y el floema, que por repetidas divisiones tangenciales de sus células, produce, células xilemáticas hacia la parte interna y células floemáticas hacia el exterior. Poseen cámbium en general, las gimnospermas y las eudicotiledóneas, y a su actuación se debe principalmente el crecimiento de los tallos y raíces en espesor.

Células oclusivas: Dícese de cada uno de los dos elementos principales del aparato estomático, que por medio de sus cambios de forma, debido a diferencias de turgencia, determinan el cierre del ostíolo.

Crecimiento intrusivo: Crecimiento en extensión que tiene lugar en la porción apical de las fibras y de células como esclereidas y laticíferos

Cutina: Sustancia contenida en la cutícula, que recubre las hojas y otras partes de la planta con crecimiento primario. Se caracteriza por su resistencia a los reactivos químicos.

Dictiosomas: Orgánulo de células eucarióticas formado por un grupo de vesículas aplanadas.

Enzimas: Sinónimo de fermento o diastasa. Cualquiera de los activadores naturales de los procesos bioquímicos realizados por las células vivas.

Epitelio: En las cavidades secretoras esquizógenas, el estrato celular de células secretoras que rodea la cavidad.

Epitema: Tejido que se interpone entre el extremo de un vaso y el poro de un hidatodo.

Estipitados: Provistos de estípite o pie.

Estípite: Pie largo y no ramificado de diversos elementos, tricomas por ejemplo.

Excrecencia: Crecimiento

Filotaxis: Ordenamiento de las hojas sobre el tallo.

Gutación: Proceso de eliminación de agua en forma de gotitas, a través de los hidatodos.

Hidátodo: órgano secretor de soluciones acuosas sumamente diluidas, poco menos que agua.

Hormonas: Sustancias químicas producidas normalmente en pequeñas cantidades en una parte de la planta, desde donde son transportadas a otro lugar en el que actúan controlando un proceso de desarrollo específico.

Idioblasto: Célula que en un tejido cualquiera se distingue del resto por su tamaño, estructura y contenido.

Laberíntico: Con aspecto de laberinto

Lugol: Colorante a base de yodo y yoduro de potasio que permite identificar el almidón, el que adquiere color violeta.

Mucílagos: Carbohidratos que tienen la propiedad de hincharse con el agua, proceden de la degradación de la celulosa, calosa, lignina y sustancias pécticas.

Néctar: Jugo azucarado que segregan las plantas en glándulas llamadas nectarios.

Ontogenia: Desarrollo de un órgano u organismo desde su origen hasta su formación definitiva.

Osmóforos: Que traen olor, que despiden fragancia.

Ósmosis: Difusión a través de una membrana semipermeable a favor de un gradiente de concentración

Ostíolo: Nombre de la abertura de diversos órganos.

Paredes anticlinales: Paredes perpendiculares a la superficie

Pectinasa: Cualquiera de los fermentos hidrolizantes de las pectinas que se encuentran en frutos y semillas.

Pérula: Dícese del conjunto de catáfilos que constituyen la envoltura de las yemas en estado de vida latente, llamadas cerradas, escamosas o aperuladas.

Plasmodesmos: Finos hilos citoplasmáticos que pasan a través de un poro en la pared celular y que pone en conexión el citoplasma de dos células contiguas.

Polisacáridos: Polímeros compuestos por muchas unidades de monosacáridos unidas en una larga cadena, como el glucógeno, el almidón y la celulosa.

RE: Retículo Endoplasmático.

Sépalo: Dícese de cada una de las piezas que forman el cáliz dialisépalo.

Simplástico: Relativo al simplasto o propio del mismo.

Suberina: Polímero constituido, casi exclusivamente por oxiácidos grasos, específicos, saturados y no saturados.

Taninos: Cualquiera de los principios inmediatos vegetales, ternarios (C, H y O), de sabor astringente, que precipitan con las sales férricas y dan productos de color azul, negro o verde.

Tonoplasto: La membrana que limita la vacuola.

Traqueidas: Célula del xilema que, al contrario de los vasos, no son perforadas.

Tricomas: Apéndice epidérmico de variada forma, estructura y función; incluye pelos, papilas, etc.

Uncinados: Que forma gancho, pelo o tricoma uncinado.

Vía apoplástica: Transporte de agua y elementos a través de las paredes celulares y espacios intercelulares, en general, no requiere energía metabólica

Xilema: Tejido encargado de la conducción del agua desde las raíces hacia el resto de la planta. Está integrado por elementos traqueales (miembros de vasos y traqueidas), células de sostén (fibras) y de almacenamiento (parenquimáticas).

Bibliografía

Arbo, M.M. 1972. Estructura y ontogenia de los nectarios foliares del género Byttneria (Sterculiaceae). Darwiniana 17:104-158

Cutter, E.G. 1986. Anatomia Vegetal. Parte I. Células e Tecidos. 2a. ed. Liv.Roca. Brasil.

Esau, K. 1982. Anatomía de las plantas con semilla, 2a. ed. Hemisferio Sur.

Fahn, A. 1979. Secretory tissues in plants. Academic Press

Fahn, A. 1990. Plant Anatomy, 4th ed. Pergamon Press

Gonzalez, A.M. 1996. Nectarios extraflorales en Turnera, series Canaligerae y Leiocarpae. Bonplandia 9: 129-146

Gonzalez, A.M. 1998. Colleters in Turnera and Piriqueta (Turneraceae). Bot.J.Linnean Soc. 128: 215-228

Heslop-Harrison, Y. 1976. Carnivorous plants a century after Darwin. Endeavour 35(126):114-122

Kreitner G.L. & Sorensen E.L. 1983. Erect glandular trichomes of Medicago scutellata (L.) Mill.: gland development and early secretion. Bot.Gaz.144(2): 165-174.

Lersten N.R. & Curtis J.D. 1982. Can.J.Bot. 60: 850-855Mauseth, J.D. 1988. Plant anatomy. The Benjamin/Cummings Pub.Co.,Inc. Menlo Park, California.

Moore R., Dennis Clark, W. & Stern K.R. 1995. Botany. Wm.C.Brown Pub.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 1999. Biology of Plants, 6th ed. Freeman and Co.-Worth Pub.

Tucker S.C. 1984. Inflated trichomes in flowers of Bauhinia (Leguminosae, Caesalpinioideae). Bot.J.Linn.Soc. 88: 291-301.

Venning. 1948. Laticiferous canals. Amer.J.Bot. 35:

Vogel. 1990. The role of scent glands in pollination. Scent glands in Orchidaceae. Washington.

Tema 15: TEJIDOS CONDUCTORES O VASCULARES

Cuanto mayor es el cuerpo de la planta y más numerosas son las partes que sobresalen del agua o del suelo, mayor es la necesidad de reemplazar el agua que se evapora y de transportar rápidamente materiales de construcción y consumo de un órgano a otro.

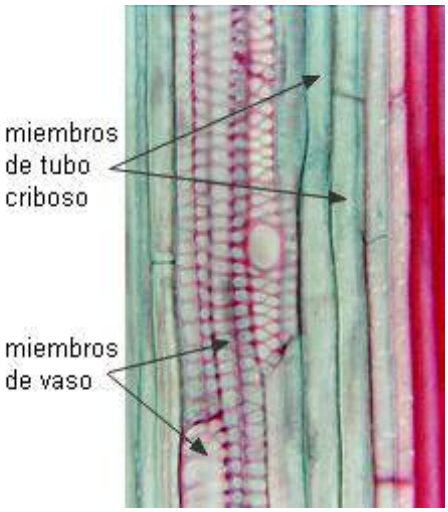
En el curso de la filogenia aparecieron los **tejidos vasculares** formados por células muy especializadas que reúnen las siguientes características:

a. forma generalmente alargada en la dirección general del trasporte.
b. paredes terminales generalmente oblicuas para aumentar la superficie de contacto y facilitar el pasaje de sustancias.
c. a menudo están fusionadas entre sí formando verdaderos tubos conductores.

Citrus: planta



Tejidos conductores en corte longitudinal de tallo

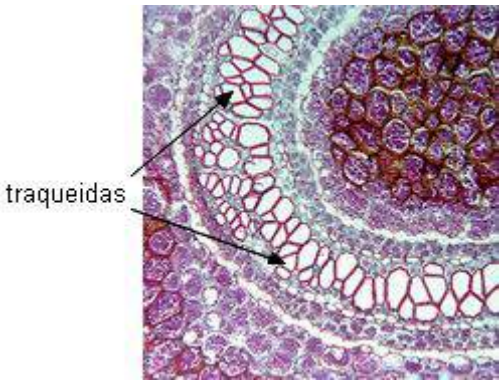


Estos tejidos son el **xilema** y el **floema**. Constituyen un sistema continuo a lo largo de todas las partes de la planta, el sistema vascular, que por su importancia fisiológica y filogenética ha sido utilizado para denominar un amplio grupo de plantas: las **traqueófitas** o **plantas vasculares** que comprenden las Pteridofitas y Espermatófitas.

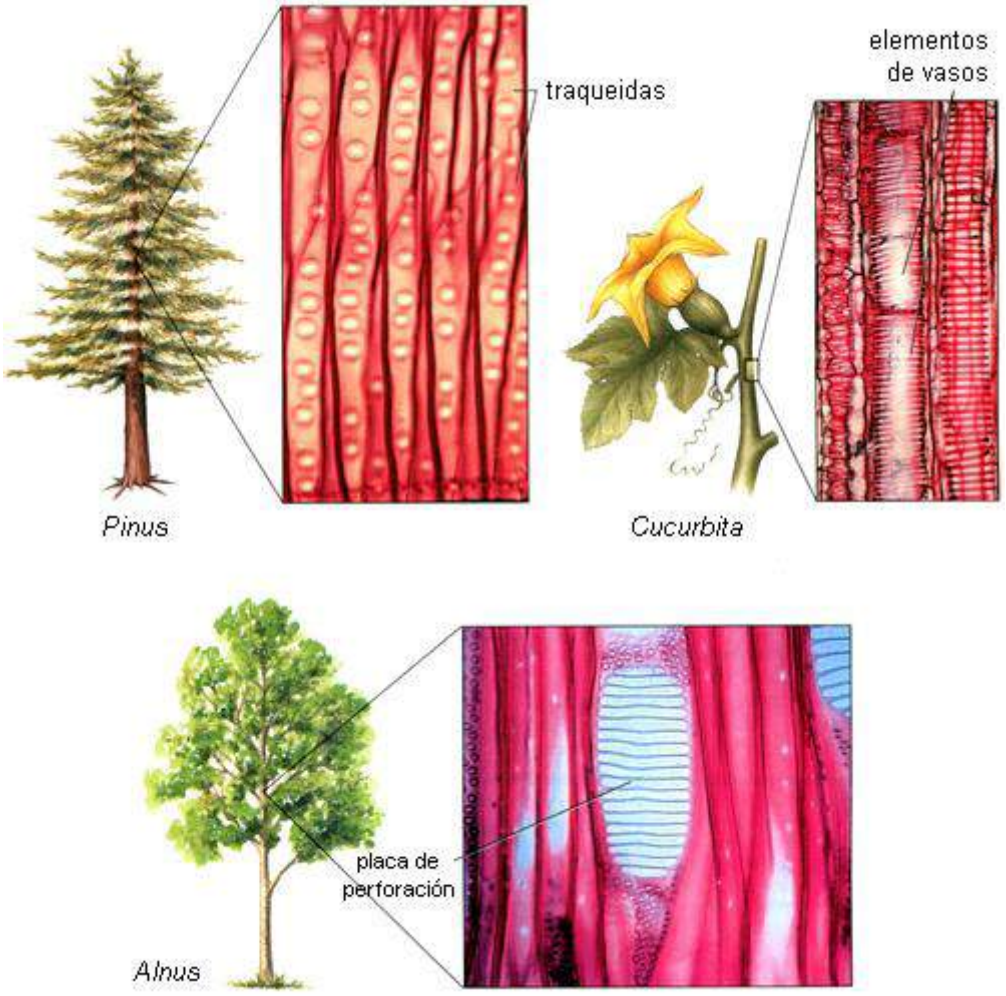
Pteridofita: *Adiantum*



Corte transversal de rizoma



Espermatofitas

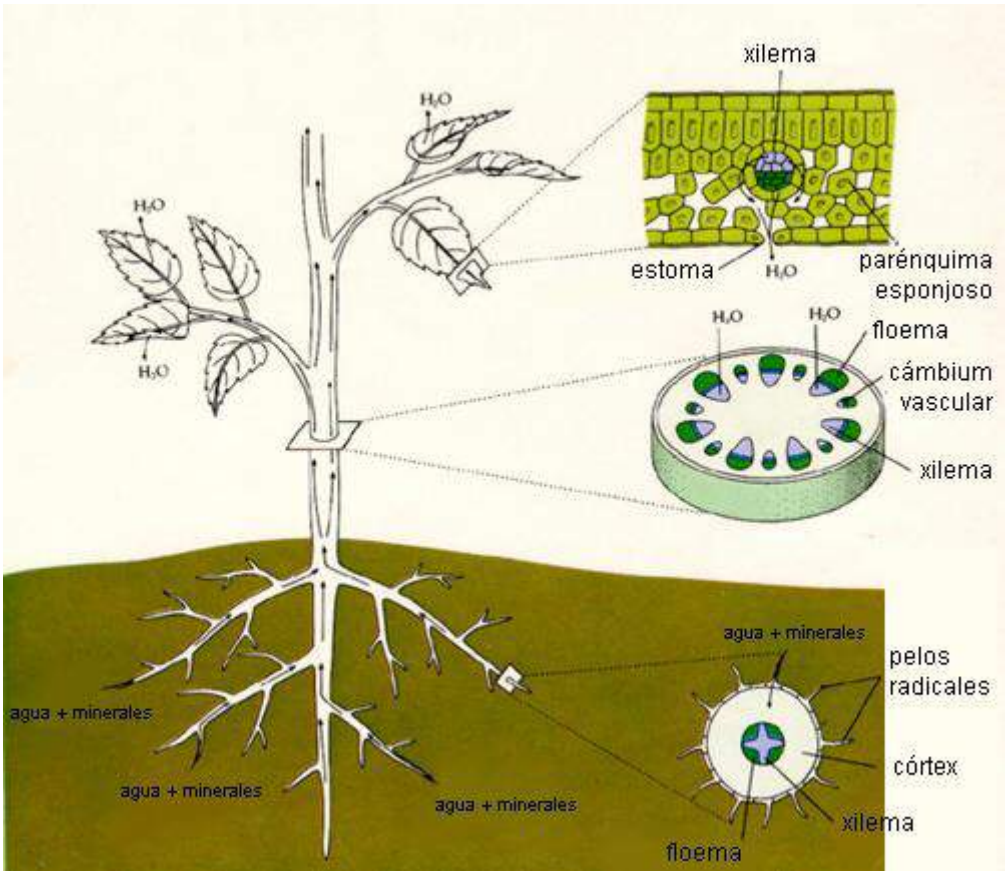


La expresión **plantas vasculares** fue utilizada por primera vez por Jeffrey en 1917. Después surgió el término **traqueófitas**, derivado del xilema por ser un tejido firme y duradero. Los elementos traqueales, con paredes gruesas y duras se distinguen fácilmente, se conservan en los fósiles y se identifican con facilidad.

XILEMA

El xilema generalmente está asociado con el floema, tejido conductor de sustancias elaboradas en la fotosíntesis. Su nombre deriva del griego **xylon** que significa madera. El término **leño** designa al xilema secundario. El xilema es el tejido conductor de agua y solutos desde la región de absorción a la de evaporación. El flujo en el xilema es unidireccional.

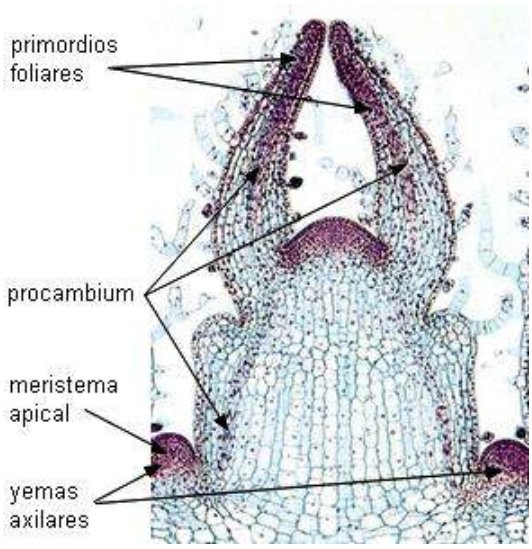
Esquema del flujo unidireccional en la conducción de agua y sales



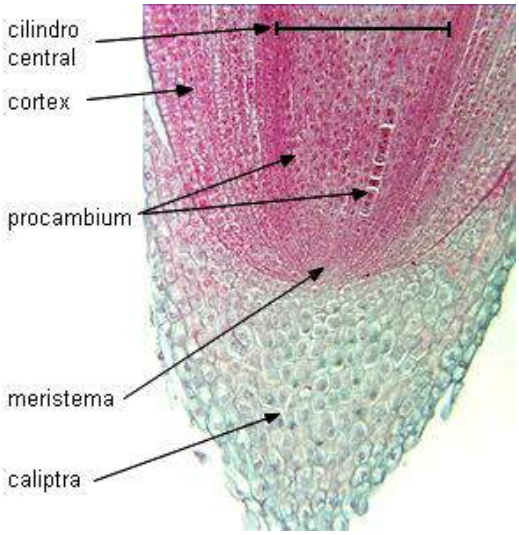
ORIGEN

El xilema del cuerpo primario de la planta, también llamado **xilema primario**, se forma por la diferenciación continua de nuevos elementos a partir del **procambium**. Este se diferencia ya en el embrión, y se produce continuamente a partir de los meristemas apicales.

Meristema apical caulinar: *Coleus*



Meristema apical radical: *Zea mays*



Imágenes modificadas de Mauseth

El xilema primario consta generalmente de una parte temprana, el **protoxilema** (del griego *protos*: antes), que se diferencia en las partes primarias del cuerpo de la planta que no han completado su desarrollo, y el **metaxilema** (del griego *meta*: después), que madura luego que se ha completado el alargamiento del cuerpo primario.

Ricinus: xilema primario



Aristolochia: xilema primario



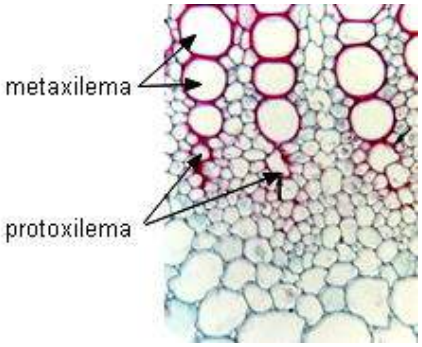
Esquema modificado de Esau

Elementos del xilema primario

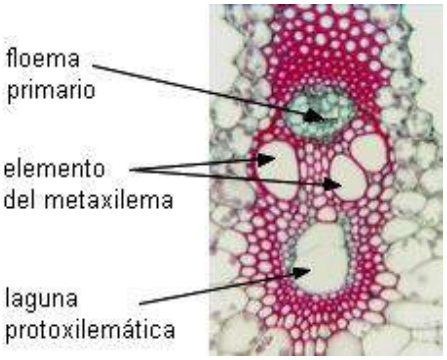
Vasos anillados en corte longitudinal de tallo de *Zea mays*



Xilema primario en transcorte de tallo de *Ambrosia:* protoxilema colapsado

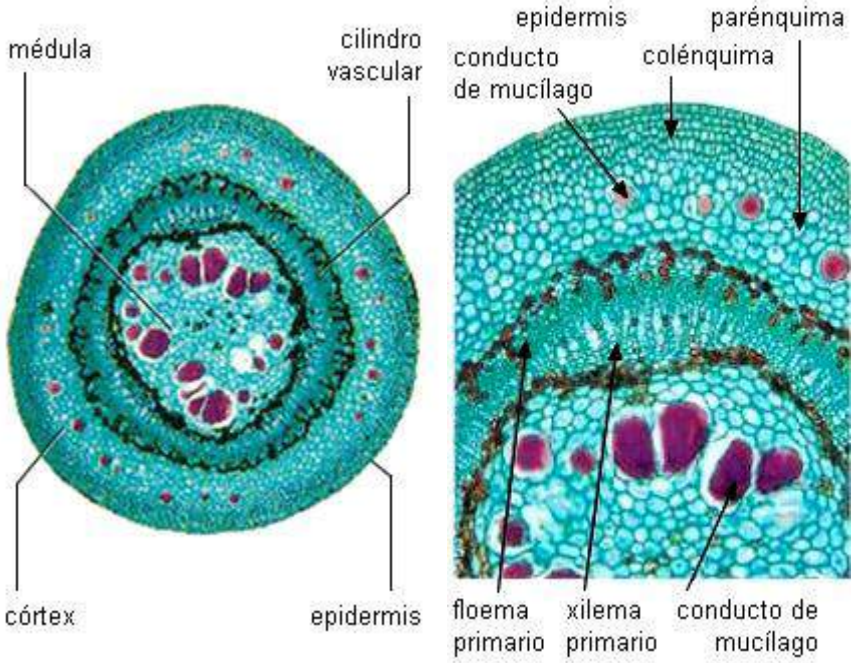


Haz vascular colateral cerrado en transcorte de tallo de Monocotiledónea



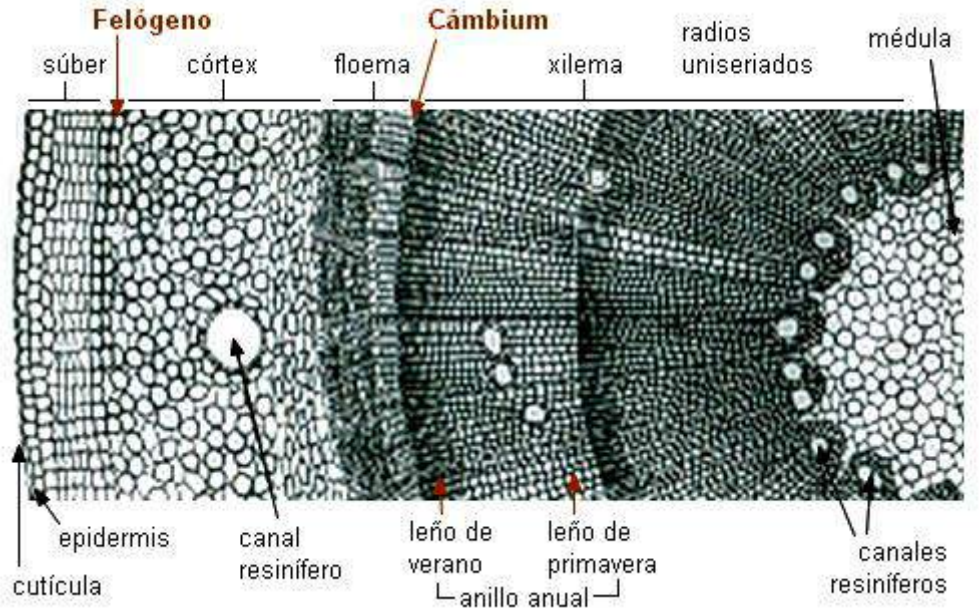
Imágenes modificadas de Mauseth weblab

Xilema primario en tallo de *Tilia americana* (tilo)



En muchas plantas, después de producido el crecimiento primario, se desarrollan tejidos secundarios. El **xilema secundario** se desarrolla a partir del **cámbium vascular**.

Transcorte de tallo en *Pinus* - Posición de los meristemas secundarios

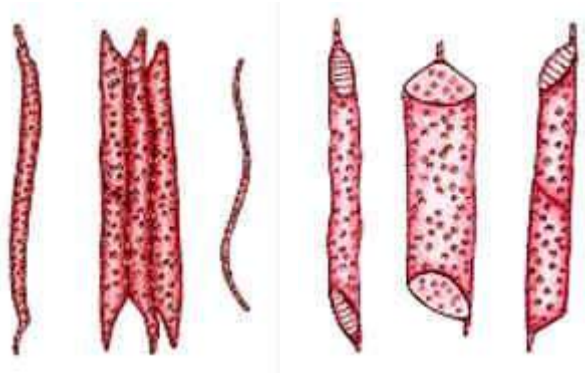


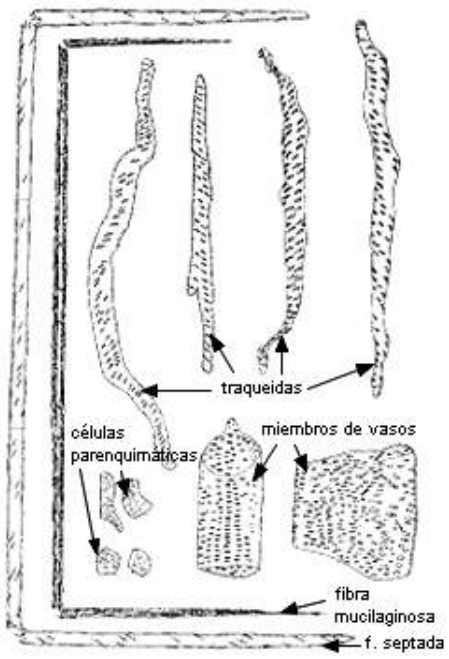
TIPOS DE CÉLULAS QUE COMPONEN EL XILEMA

Tipos de células		Función
Elementos traqueales	Traqueidas	Conducción, sostén
	Miembros de los vasos	
Fibras	Fibrotraqueidas	
	Fibras libriformes	Sostén, almacenamiento
	Fibras septadas	
	Fibras mucilaginosas	
Células parenquimáticas		Almacenamiento, traslado
Estructuras glandulares e idioblastos		Secreción, acumulación

Elementos traqueales

Traqueidas Vasos





Esquema de Esau 1972

Esquema de los tipos de células del xilema secundario de *Aristolochia*

Corte longitudinal tangencial de xilema secundario de *Carpinus*

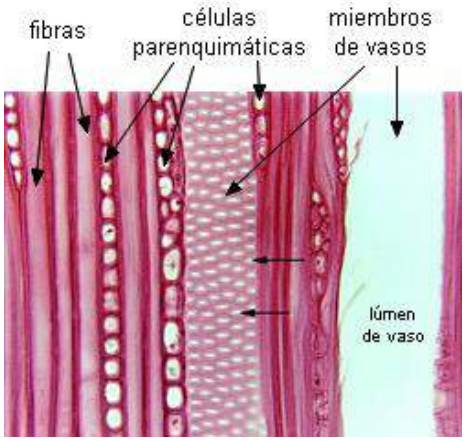
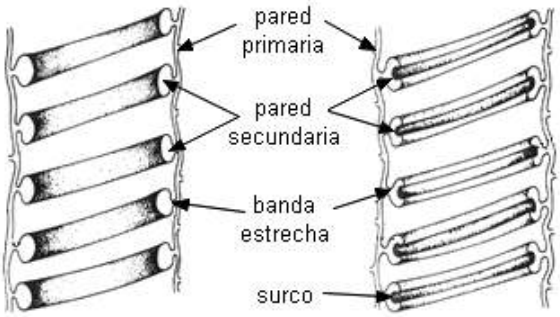


Imagen de Mauseth weblab

ELEMENTOS TRAQUEALES

Los elementos traqueales presentan paredes gruesas, se conservan en los fósiles y se distinguen fácilmente en corte transversal. Son más o menos alargados, muertos, con paredes secundarias lignificadas.
En los elementos del xilema primario, la pared secundaria se deposita sobre regiones limitadas, en cambio en los elementos del xilema secundario se deposita sobre casi toda la superficie de la célula.

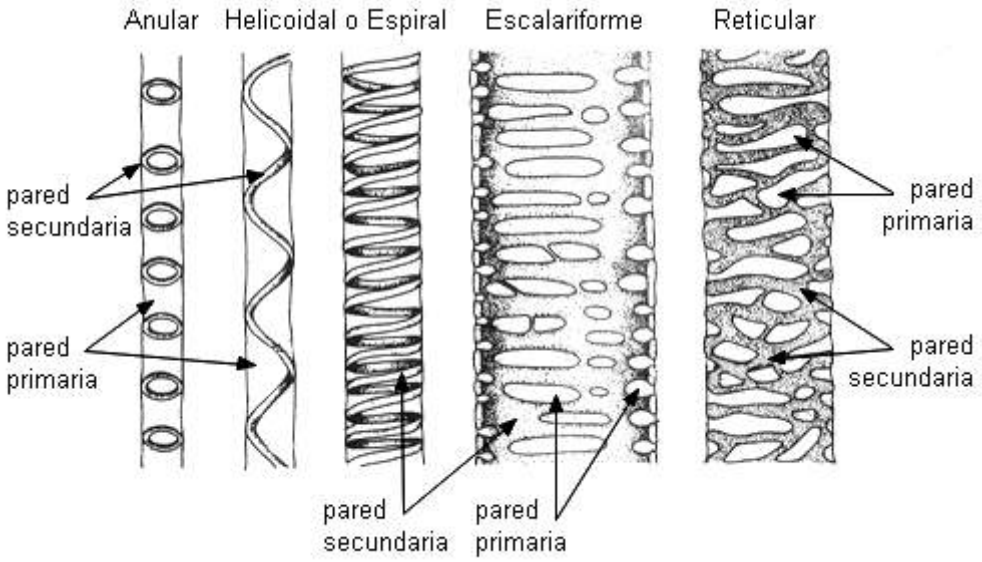
Elementos traqueales cortados longitudinalmente, en los que se puede observar el engrosamiento helicoidal de las paredes secundarias



Los **espesamientos** de los elementos traqueales pueden ser:

- **anulares**, depositados como anillos de espesor variable. Están firmemente unidos a la pared primaria, a veces sólo por una estrecha banda.
- **helicoidales** o **espirales**, en forma de hélice, variando en espesor y distancia, es decir más o menos apretadas.
- **escalariformes**, las bandas helicoidales se interconectan en ciertas áreas determinando en corte una estructura similar a una escalera de mano.
- **reticular**, en forma de red por aumento de las interconecciones.
- **casi total**, pared sólo interrumpida a nivel de las **puntuaciones**

Tipos de elementos traqueales según los espesamientos de la pared secundaria

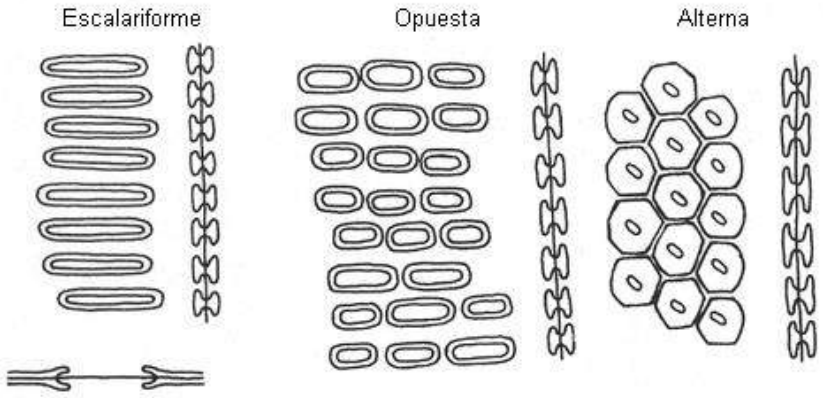


Esquema modificado de Esau

Las puntuaciones pueden disponerse de manera diversa sobre la pared de los elementos traqueales:

- **puntuaciones escalariformes**, alargadas, transversalmente dispuestas en series verticales como en *Magnolia*.
- **puntuaciones opuestas**, más o menos circulares, ordenadas horizontalmente: *Liriodendron*.
- **puntuaciones alternas**, más o menos hexagonales, dispuestas en forma oblicua: *Araucaria*.

Tipos de puntuaciones en vista superficial y corte óptico



en *Magnolia* en *Liriodendron* en *Araucaria*

Esquema modificado de Esau

Detalle de vasos del xilema en *Gleditsia* y *Aesculus*



Imágenes de http://www.inea.uva.es/web/

En un mismo elemento pueden presentarse diferentes tipos de espesamiento, o hallarse formas de transición, como las traqueidas **espiralado-areoladas** en *Gnetum*.

Los elementos con espesamientos secundarios extensos depositan la pared en dos etapas, primero un marco helicoidal (primera capa de la pared secundaria), luego en cordones o láminas (segunda capa de la pared secundaria). Puede haber también espirales terciarias, depositadas por dentro de la pared secundaria casi continua.

Aproximadamente la mitad de las Monocotiledóneas carecen de vasos en sus tallos, y un número aún mayor de especies no los tienen en las hojas. Los vasos están siempre presentes en las raíces (Dahlgren, 1985).

TRAQUEIDAS

Son células alargadas cuyas extremidades están afiladas en bisel. Al llegar a su diferenciación completa el protoplasto muere. Sus paredes están lignificadas pero no son muy gruesas, en consecuencia el lumen es relativamente grande. Cumplen al mismo tiempo funciones de conducción y sostén.

Elementos del xilema secundario en *Pinus*

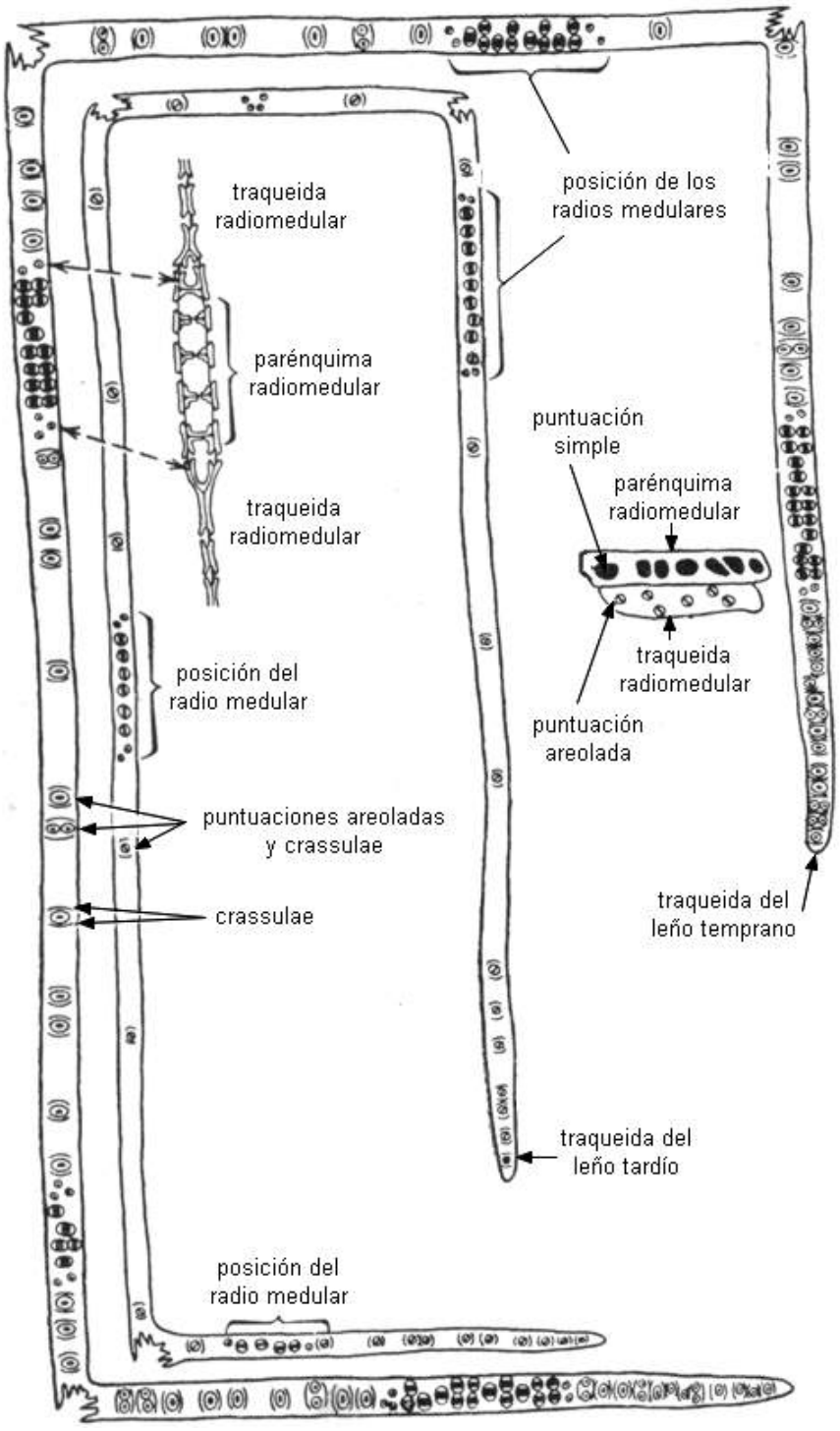


Imagen de Esau

Entre los elementos traqueales, las traqueidas son los menos especializados, son elementos imperforados. La savia bruta circula atravesando la pared delgada de las puntuaciones, en cuya membrana de cierre ha desaparecido la fase amorfa, es decir los materiales no celulósicos.

Corte longitudinal radial de leño en *Pinus*

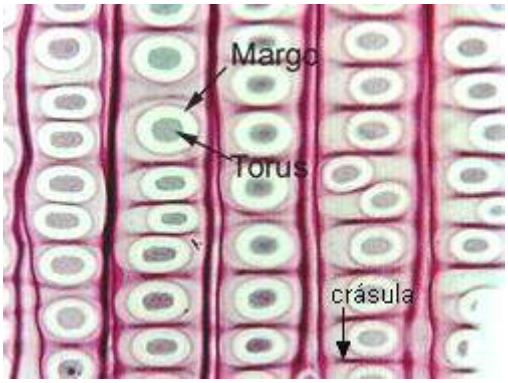


Imagen de Mauseth weblab

Carmichaelia: cámara de una puntuación ornamentada



Imagen de Metcalfe & Chalk

El leño de la mayoría de las Pteridofitas y de casi todas las Gimnospermas está constituido exclusivamente por traqueidas.

La longitud media de las traqueidas está alrededor de los 5 mm. El largo de las traqueidas que forma el cámbium va aumentando con la edad de la planta durante un período bastante largo que se describe como la etapa juvenil. La duración de este período depende de la longevidad de las especies, en *Pinus longaeva* se ha comprobado que la longitud de las traqueidas sigue aumentando aún en árboles de más de 2.000 años de edad. Esta especie es considerada una de las especies vivientes más longevas (puede vivir unos 5.000 años).

CLASIFICACION de las TRAQUEIDAS

Según cómo sean los espesamientos de las paredes, las traqueidas pueden ser:

- **anilladas** y **espiraladas**, se encuentran en los haces vasculares de las hojas. Son las primeras en diferenciarse en todos los órganos, se estiran rápidamente durante el crecimiento, son de pequeño calibre.
- **escalariformes**, se encuentran típicamente en Pteridofitas.
- **con puntuaciones areoladas circulares**, son los elementos de conducción típicos de Gimnospermas. Las puntuaciones son numerosas en los extremos, y generalmente se encuentran sólo en las paredes radiales. En muchas gimnospermas las traqueidas presentan unos engrosamientos de la lámina media y pared primaria con orientación transversal, por encima y debajo de las puntuaciones que reciben en nombre de **crásulas**. Se desarrollan a partir de los bordes de los campos primarios de puntuación. También puede haber **trabéculas**, excrecencias tangenciales que atraviesan el lumen.
- **con puntuaciones escalariformes**, se encuentran en las eudicotiledóneas que no tienen vasos: Winteraceae, Monimiaceae.

Tipos de Traqueidas

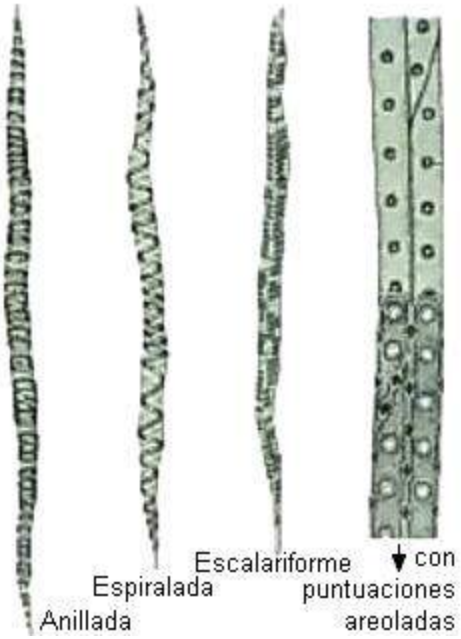


Imagen de Weier et al.

Traqueidas con puntuaciones areoladas circulares con toro en *Pinus*

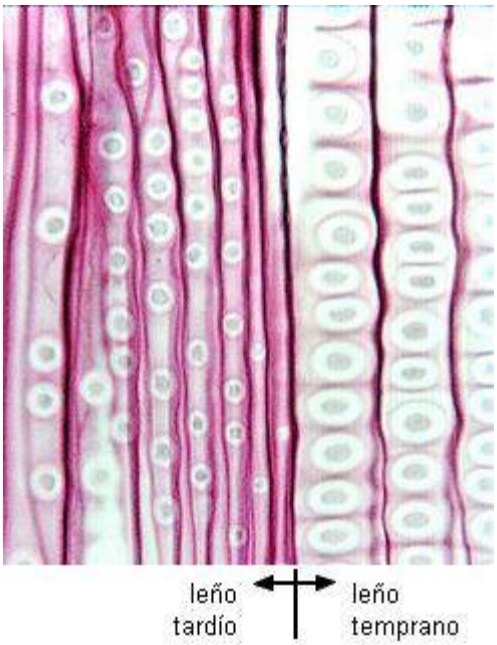


Imagen de Mauseth weblab

MIEMBROS o ELEMENTOS DE LOS VASOS

Se diferencian de las traqueidas por la presencia de **perforaciones** o áreas sin pared primaria ni secundaria. Se unen entre sí formando largos tubos llamados **vasos**, en los que la savia circula libremente a través de las perforaciones.

Tipos de Miembros o Elementos de Vasos

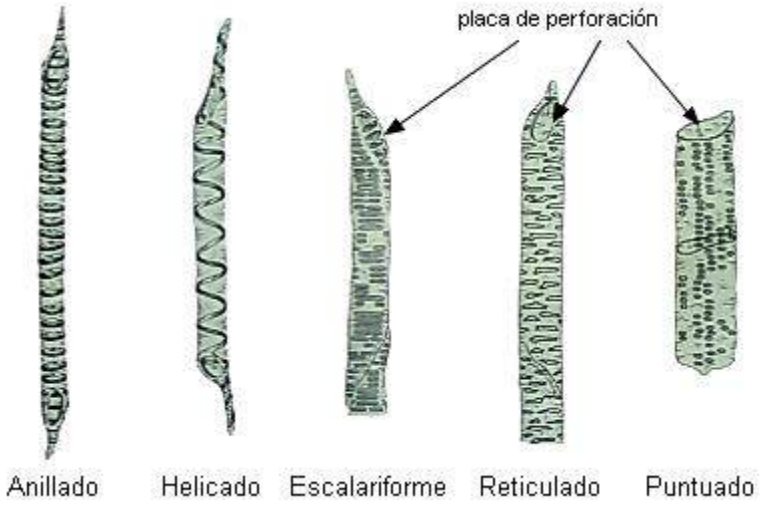
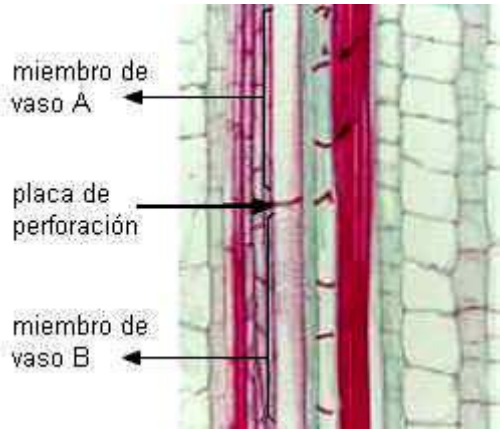
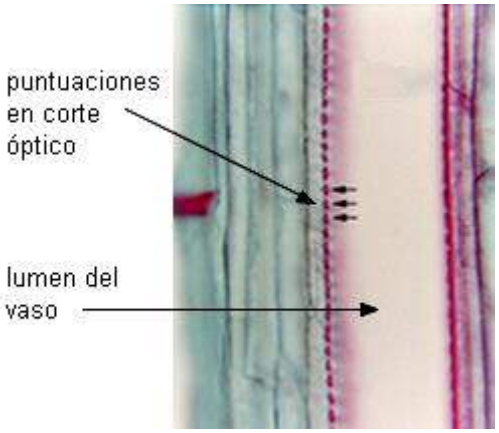


Imagen de Weier et al.

Elementos de vaso en corte longitudinal de tallo de *Zea mays*
las fechas oblicuas señalan un vaso anillado



Detalle de puntuaciones



Imágenes de Mauseth weblab

Los vasos pueden tener longitud variable: se han medido vasos desde 0,6-4,5 m de longitud, en otros casos pueden tener la altura del árbol.
Los elementos de los vasos se comunican lateralmente con otros vasos o con otros componentes del xilema por medio de pares de puntuaciones:

- Si un vaso está en contacto con otro vaso, se comunican por **pares de puntuaciones areoladas,** que también pueden ser **ornamentadas**.
- Si un miembro de vaso se conecta con células parenquimáticas o fibras, la comunicación se denomina **pares de puntuaciones semiareoladas**. Recuerde que la puntuación de la célula parenquimática y la de la fibra son simples, mientras que la del vaso es areolada, por eso el par de puntuaciones (una frente a la otra) pasa a llamarse semiareoladas.

PERFORACIONES

Las perforaciones se encuentran generalmente en los extremos, en las paredes terminales. La parte de la pared con perforaciones constituye la **placa** o **lámina de perforación**, que puede ser:

- **escalariforme**, con muchas perforaciones alargadas dispuestas en series paralelas; estas placas pueden ser muy extendidas y tener cientos de perforaciones.
- **reticulada**, muchas perforaciones dispuestas en un retículo.
- **foraminada**, perforaciones más o menos circulares, como en *Ephedra* (Gimnospermas), *Coprosma* (Rubiaceae).
- **simple**, una sola perforación, a veces tan grande como el diámetro del elemento.

Tipos de placas de perforación

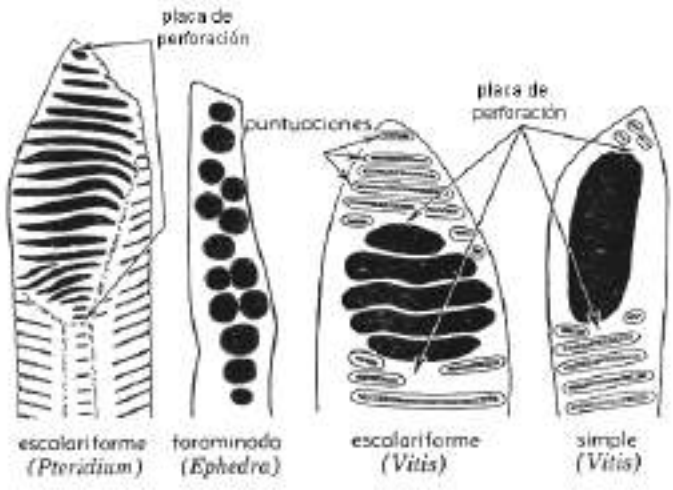
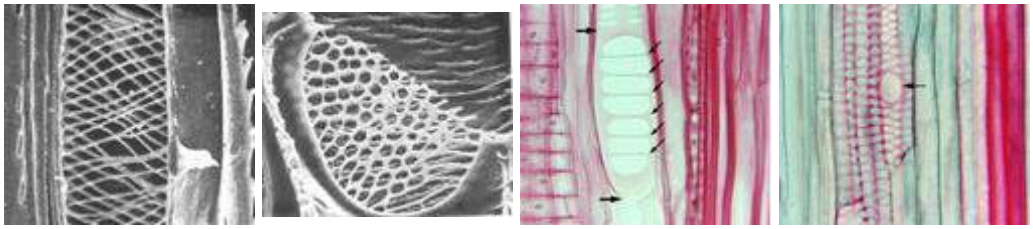


Imagen de Esau

Quintinia *Coprosma* *Magnolia* *Zea mays*

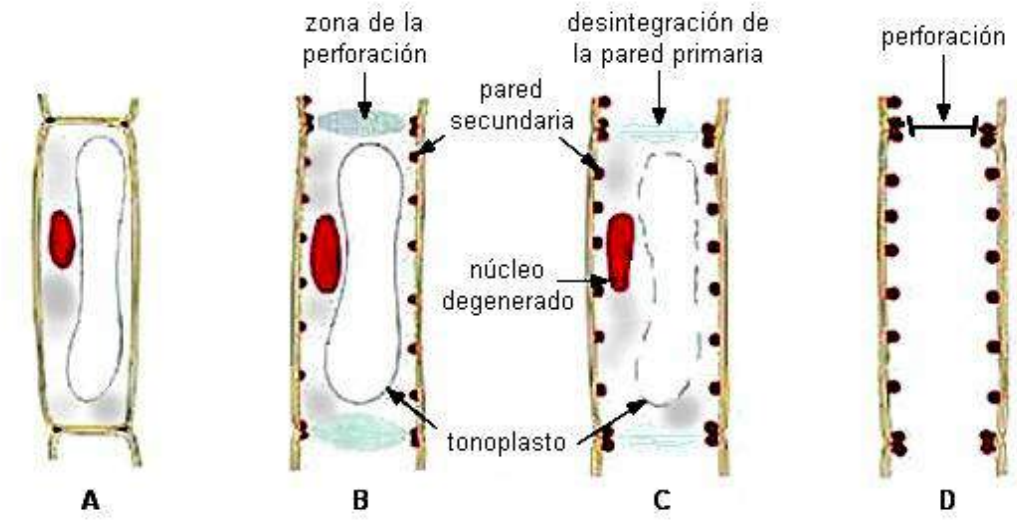


Imágenes de Metcalfe & Chalk

Imágenes de Mauseth weblab

En muchas eudicotiledóneas las porciones apicales de los vasos permanecen estrechas y alargadas formando proyecciones que recubren las paredes de los elementos vecinos. Estas proyecciones se llaman **apéndices** o **colas**. Cuando existen, las perforaciones se hallan cerca de la base de ambas colas.

ONTOGENIA DE UN VASO



Imágenes de Raven

A. A partir del procámbium o del cámbium se diferencia una serie longitudinal de células. En cada célula, el núcleo se vuelve poliploide y aumenta de tamaño. La célula puede o no alargarse pero generalmente se expande lateralmente.

B. Cuando termina este ensanchamiento se depositan las paredes secundarias en las paredes laterales, pero no lo hacen en las paredes terminales, donde habrá perforaciones. Los microtúbulos, que determinan la orientación de las microfibrillas de celulosa, se agrupan formando bandas donde se producirán los espesamientos. Luego aparecen gran cantidad de dictiosomas, relacionados con la incorporación de la fase amorfa de la pared, para la que también contribuye el RE. El citoplasma provee las moléculas precursoras de la lignina.
En los lugares donde se formará la perforación, la pared primaria consta fundamentalmente de polisacáridos no celulósicos, y muy poca celulosa (Fahn, 1982). Esta pared adquiere forma lenticular, engrosándose por hinchazón de la laminilla media.

C. En las perforaciones, la desaparición de la pared primaria ocurre por un proceso de disolución gradual de los componentes no celulósicos, mediante la acción de enzimas hidrolíticas. Puede comenzar en los márgenes o por pequeños orificios en toda la superficie o en el centro. Se supone que las escasas microfibrillas de celulosa son eliminadas por la corriente transpiratoria.
Entre los espesamientos secundarios de las paredes laterales, la pared primaria sufre también una lisis parcial.
La desaparición de la pared primaria tiene lugar juntamente con la lisis del protoplasto, por actividad hidrolítica de vacuolas autofágicas (actúan como lisosomas). Comienza con la ruptura del tonoplasto.

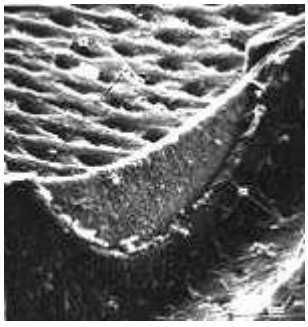
D. Los restos del protoplasto muerto pueden forman una capa interna llamada capa verrugosa.

Precursores de miembros de vasos en *Thypha*



Placa de perforación de un vaso de *Knightia*

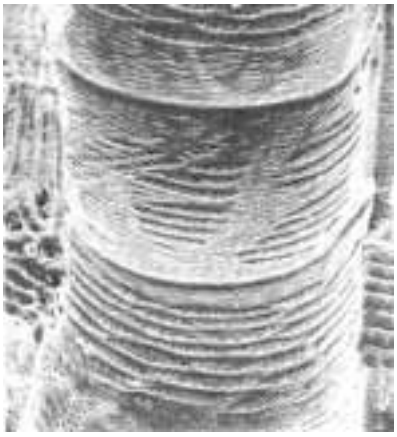
Potencial



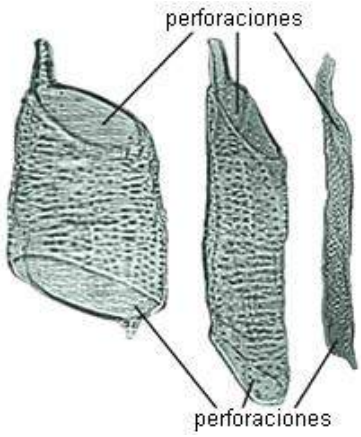
Madura



Tres miembros de vasos en *Quercus* (roble)



Miembros de vasos de diferentes dimensiones con apéndices o colas en el extremo superior



GRUPOS DE PLANTAS QUE TIENEN VASOS

- **Pteridofitas**: *Pteridium*, *Selaginella*, *Equisetum*, raíces de algunas especies de *Marsilea*.
- **Gimnospermas**: Gnetales.
- **Eudicotiledóneas** excepto diez géneros que pertenecen a las siguientes familias: Amborellaceae, Clorantaceae, Monimiaceae, Tetracentraceae, Trochodendraceae, Winteraceae.
- **Monocotiledóneas** excepto hidrófitas o sea familias que tienen solamente especies acuáticas: Lemnaceae, Potamogetonaceae, Hydrocharitaceae

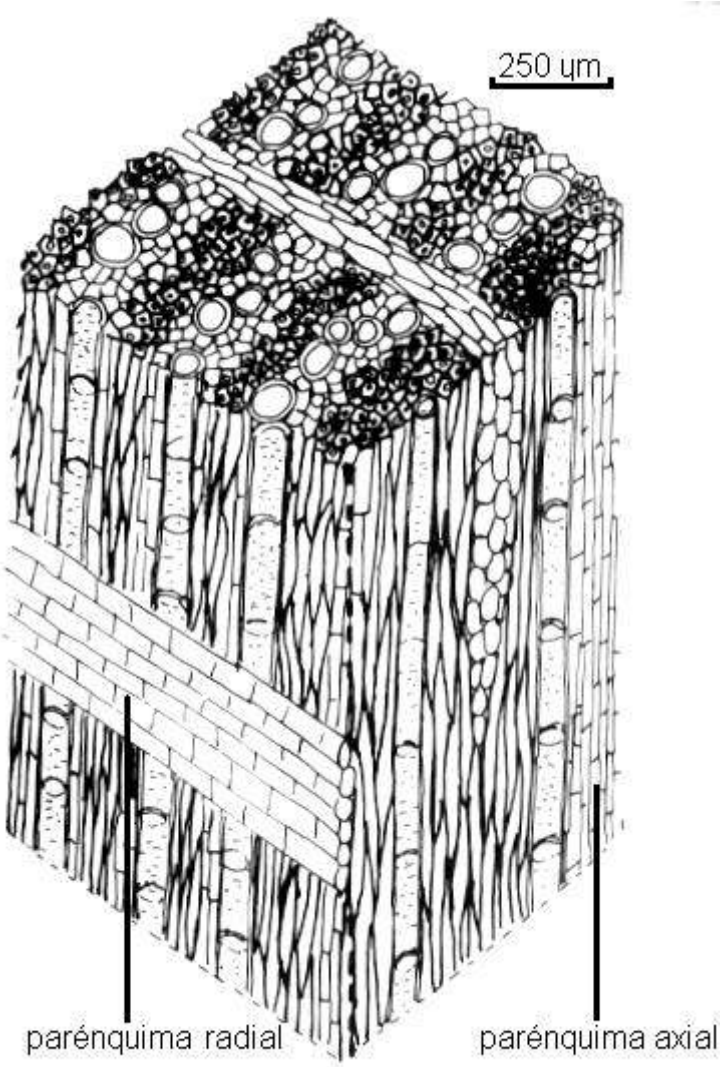
CÉLULAS PARENQUIMÁTICAS

Se encuentran en el xilema primario y en el secundario. Sus paredes son secundarias lignificadas o primarias. Si son secundarias, los pares de puntuaciones pueden ser simples o semiareoladas con los elementos traqueales, o simples con otras células parenquimáticas.

Conservan el citoplasma vivo, y por lo tanto el núcleo. Contenido variado: almidón y grasas, taninos, cristales, otros. El almidón se acumula cuando cesa el desarrollo estacional de la planta y suele desaparecer durante la actividad de la siguiente estación. En plantas herbáceas y tallos jóvenes pueden tener cloroplastos.

El parénquima del xilema secundario puede ser axial (vertical) o radial (horizontal).

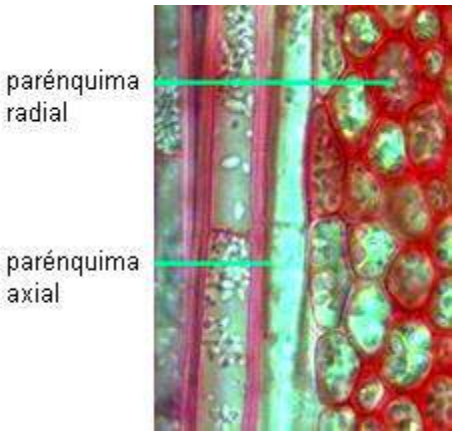
Bloque diagrama del leño en *Grevillea,* Angiosperma



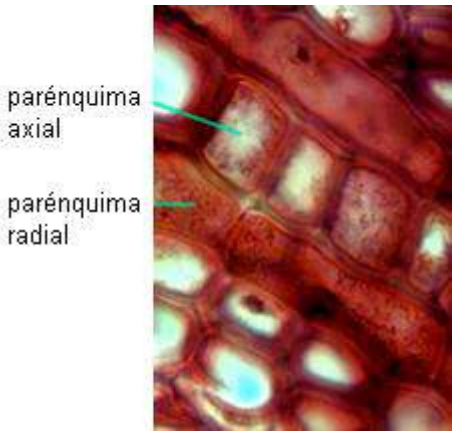
Esquema de Ingrouille

Parénquima axial y radial en xilema secundario

en corte longitudinal tangencial



en corte transversal (*Gleditschia*)

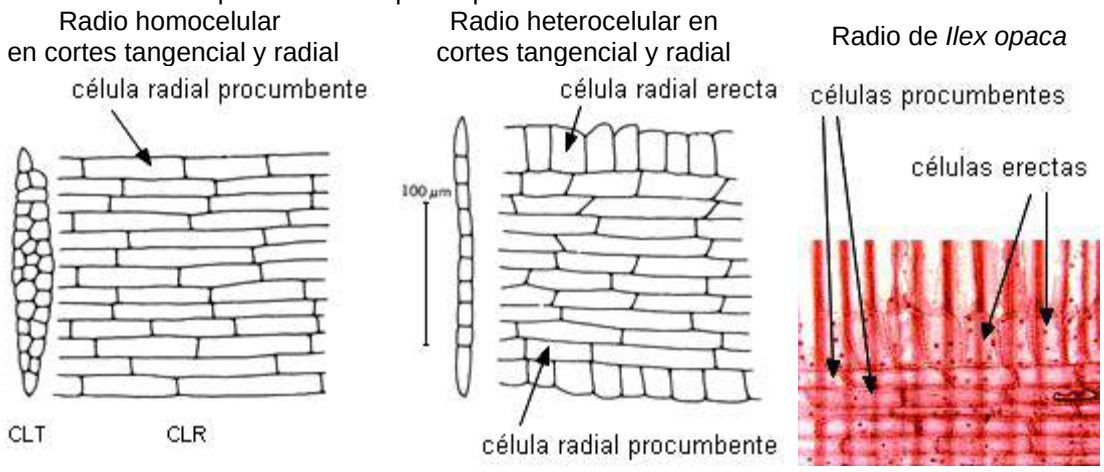


Imágenes de http://www.inea.uva.es/web/

El parénquima **axial** es originado por las células iniciales fusiformes del cámbium, junto con las fibras y los elementos traqueales. Pueden ser células fusiformes, largas, o un cordón de células cortas formado por divisiones transversales. Puede faltar en algunas coníferas.

El parénquima **radial** o **radiomedular** es originado por las células iniciales radiales del cámbium. Hay dos tipos de células por su disposición y forma: **células procumbentes** y **células verticales**.

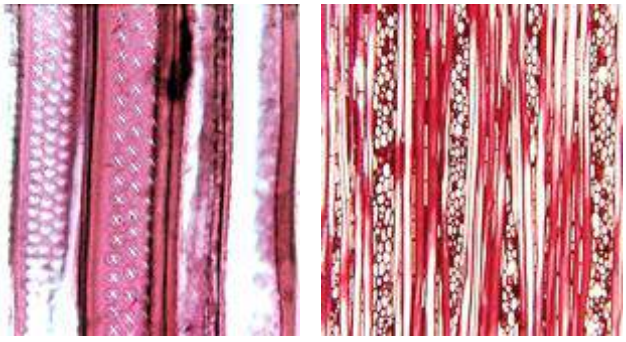
Tipos de células parenquimáticas de los radios medulares



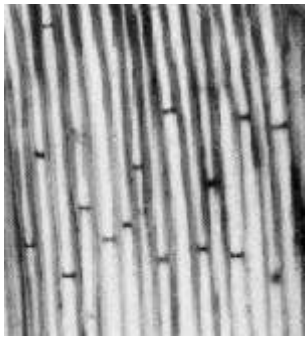
FIBRAS XILEMATICAS

Ya vistas al estudiar esclerénquima: fibrotraqueidas, fibras libriformes, fibras septadas, fibras mucilaginosas. Filogenéticamente se originaron a partir de las traqueidas.

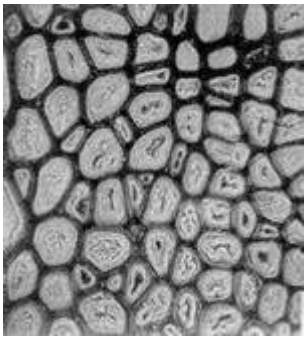
Zingonium: fibras libriformes
en corte longitudinal de xilema secundario



Triomma: fibras septadas
en corte longitudinal



Fibras mucilaginosas en
corte transversal



Las fibras libriformes **faltan** en leños formados sólo por traqueidas (Gimnospermas) o por vasos semejantes a las traqueidas (Gnetales).

En el leño de Angiospermas, que presenta vasos, están muy especializadas como elementos de sostén. Pueden tener también funciones de almacenamiento, y en ese caso conservan el protoplasma vivo.

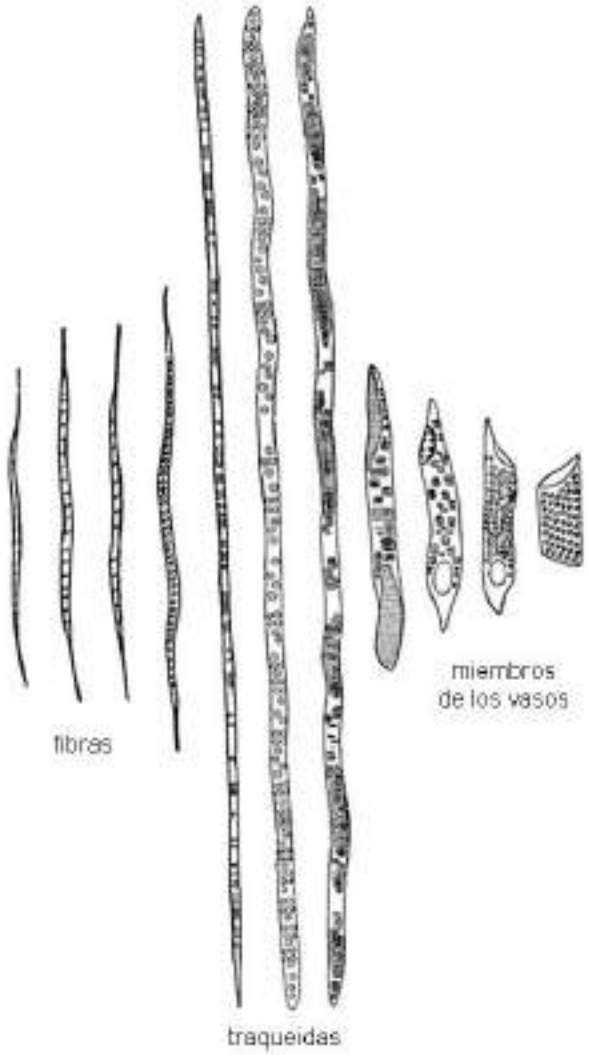
EVOLUCIÓN DE LOS ELEMENTOS XILEMÁTICOS

En los niveles más primitivos de adaptación a la vida terrestre, particularmente en los musgos (Briófitas) encontramos en el tallo un cordón central de **hidroides**, células parenquimáticas alargadas, con paredes engrosadas. Este tejido cumple al mismo tiempo funciones de sostén y conducción. Filogenéticamente, son las primeras células en presentar lignina.

En las plantas fósiles con semilla y en las Pteridofitas y Gimnospermas actuales salvo excepciones, el xilema está formado por traqueidas que también cumplen ambas funciones. Hay un esbozo de especialización en las traqueidas del leño tardío hacia el sostén (paredes más gruesas y lumen reducido).

La especialización de los elementos del xilema en las dos direcciones (sostén y conducción) ocurrió tarde en la filogenia, recién las Angiospermas presentan desarrollo pleno de **vasos** y **fibras libriformes**.

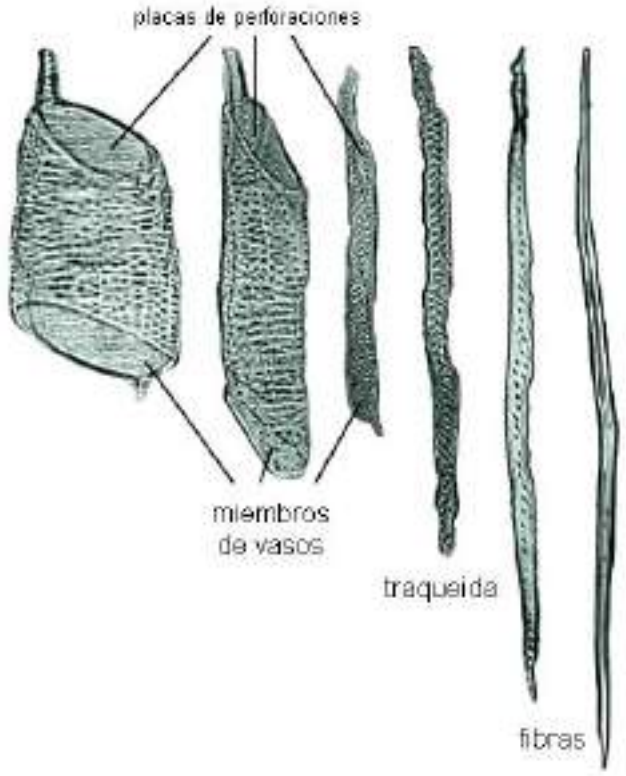
Esquema de líneas principales de especialización
de elementos traqueales y fibras



Esquema de Esau

Los vasos evolucionaron a partir de las traqueidas por el ensanchamiento y acortamiento celular y la aparición de placas de perforación.

Elementos del xilema secundario de *Quercus*



La evolución de los elementos traqueales ha sido estudiada muy a fondo y se han podido establecer una serie de caracteres primitivos y evolucionados:

Elementos traqueales: evolución		
Carácter	**Primitivo**	**Avanzado**
Longitud de célula	largo	corto
Diámetro	pequeño	grande (ancho)
Transcorte	angular	circular
Pared terminal	inclinada	horizontal
Perforación	escalariforme	simple
Puntuaciones	escalariformes	circulares
	opuestas	alternas
Espirales terciarias	no	si

Filogenia de vasos en Eudicotiledóneas y Monocotiledóneas

Según los registros fósiles, en las Eudicotiledóneas los vasos aparecieron primero en las plantas leñosas, luego en las herbáceas. En las Monocotiledóneas aparecieron primero en el metaxilema y luego en el protoxilema; se presentaron primero en las raíces, y luego a niveles progresivamente más altos en el vástago.

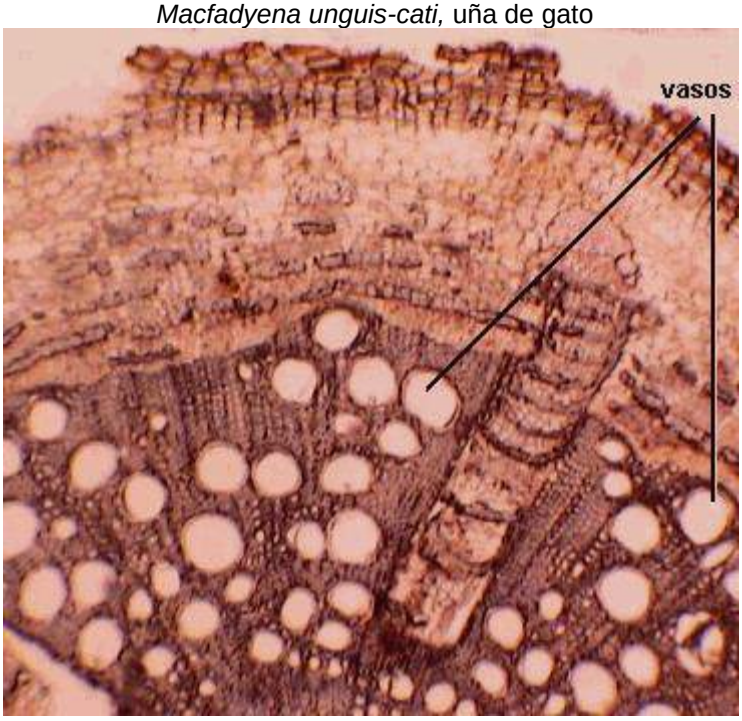
A lo largo de la evolución, los vasos desaparecieron en grupos especializados, como algunas familias de plantas acuáticas, saprófitas, parásitas, suculentas.

Se suponía que los vasos aparecieron primero en el xilema secundario, luego en metaxilema, por último en protoxilema, y que había un retraso en las hojas, apéndices florales y plántulas que generalmente no los presentan. Sin embargo, Mauseth (1989), sostiene que los órganos que sólo tienen traqueidas o vasos de pequeño diámetro, no necesitan otro tipo de elementos. No siempre el elemento óptimo para el transporte es un vaso corto y de gran diámetro. Muchas plantas presentan vasos heterogéneos: con perforaciones simples en xilema secundario, y con perforaciones escalariformes en hojas y flores. Esto significa que en el genoma de estas plantas está la información para ambos tipos de elementos, y que si se producen ambos es porque ambos son útiles en el lugar donde están.

Aspectos ecológicos de la evolución del xilema

Según Carlquist la diversidad estructural del xilema es el resultado de cambios evolutivos producidos por adaptación a ciertos hábitats. Así por ejemplo, las lianas que viven en selvas y bosques higrófilos necesitan un sistema efectivo de transporte, y presentan generalmente vasos de gran diámetro.

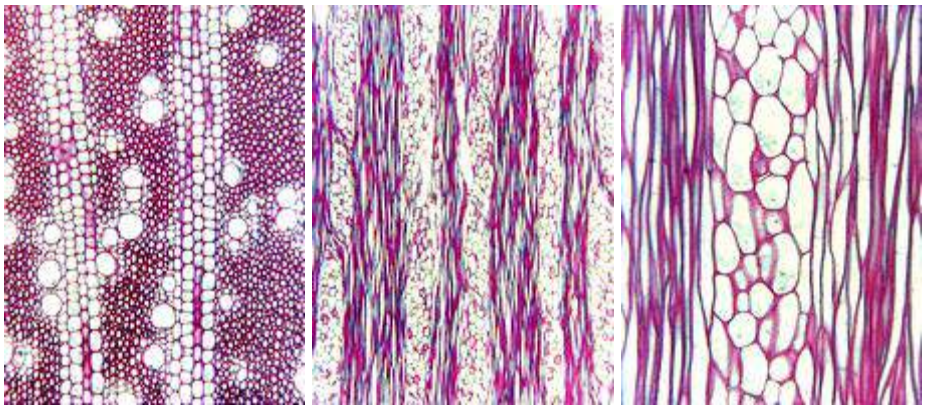
Transcorte de tallo de liana:
Macfadyena unguis-cati, uña de gato



En las plantas de lugares desérticos, que necesitan transporte rápido de agua en los cortos períodos en que se producen las lluvias, no se encuentran elementos traqueales muy largos, con placas escalariformes, que presentan desventajas para el trasporte rápido. Igualmente en las plantas xerófitas, este tipo de elemento traqueal se encuentra raramente.
En *Acanthocereus columbianus,* planta xerófita sin hojas, un alto porcentaje del volumen del leño está compuesto por los radios medulares, cuyas células almacenan agua y almidón.

Células de los radios medulares en leño de *Acanthocerus columbianus*

corte transversal | corte longitudinal radial | detalle de un radio



Imágenes de Mauseth weblab

Glosario

Axial: Relativo al eje, situado en él.

Cámbium: Zona generatriz, integrada por células meristemáticas, situada entre el leño y el líber, la cual, por repetidas divisiones tangenciales de sus células, produce, leño hacia la parte interna y líber hacia el exterior. Poseen cámbium en general, las gimnospermas y las eudicotiledóneas, y a su actuación se debe principalmente el crecimiento de los tallos y raíces en espesor.

Córtex: Región de tejido fundamental de un tallo o de una raíz que se halla circunscripto externamente por la epidermis e internamente por el sistema vascular; región de tejido primario.

Duramen: Madera oscura, formada por células muertas, que ya no cumplen funciones de transporte.

Felógeno: Cámbium suberógeno, meristema lateral que da lugar a la peridermis, produciendo súber (felema) hacia el exterior y felodermis hacia el interior de la planta; común en tallos y raíces de gimnospermas y eudicotiledóneas.

Haz vascular: Cordón de tejido que contiene xilema primario y floema primario (y procámbium si todavía existe), frecuentemente rodeado por una vaina de parénquima o fibras.

Idioblasto: Célula que en un tejido cualquiera se distingue del resto por su tamaño, estructura y contenido.

Ontogenia: Desarrollo del ser, tanto vegetal como animal, a partir de la ovocélula y hasta su formación definitiva.

Parénquima: Tejido preponderante en la mayoría de los órganos vegetales, compuesto por células isodiamétricas, con paredes primarias, con protoplasto parietal y el centro ocupado por uno o varios vacuolos.

Periclinal: Dícese de las membranas celulares de un miembro u órgano vegetal que son paralelas a la superficie del mismo.

Peridermis: Tejido de protección externo que reemplaza a la epidermis cuando es destruida durante el crecimiento secundario.

Procambium: Sinónimo de *desmogeno*, término que se prefiere por no prestarse a equivocos. Tejido meristemático que da origen al sistema vascular primario.

Radial: Perteneciente o relativo al radio. Dícese de paredes celulares o filas de células que se encuentran dispuestas en un plano que pasa por el eje de un órgano, cortando perpendicularmente la superficie del mismo (equivalente a *anticlinal*).

Súber: Tejido protector compuesto por células muertas con paredes suberizadas, originado por el felógeno, reemplaza a la epidermis en tallos y raíces con crecimiento secundario.

Traqueidas: Vasos xilemáticos que, al contrario de las traqueas, no son perforados.

Bibliografía

Berg, L. R. 1997. Introductory Botany, Plants, People and the environment. Saunders College Publishing.

Dahlgren, **R.M.T., H.T.Clifford & P.F.Yeo.** 1985. The families of the Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag.

Esau, K. 1972. Anatomía vegetal. Ed. Omega, S.A.

Esau, K.1977. Anatomy of Seeds Plants. 2nd. Ed. John Wiley and Sons. New York.

Esau, K.1982. Anatomía de las plantas con semilla. Editorial Hemisferio Sur.

Fahn, A. 1974. Anatomía vegetal. H.Blume Ed. Madrid.

Fahn, A. 1978. Anatomía Vegetal. H. Blume Ediciones.

Fahn A. 1982. Plant anatomy. 3rd. ed. Maxwell Macmillan Int.Ed.

Fahn A. 1989. Plant Anatomy. 3rd.ed. Pergamon Press. Oxford

Fahn A. 1990. Plant Anatomy. 4th Ed. Pergamon Press.

Font Quer, P. 1993. Diccionario de Botánica. Ed. Labor.S.A.

Ingrouille, Martin. 1992. Diversity and Evolution of land plants. Chapman & Hall. 340 págs.

Mauseth J. 1988. Plant anatomy. The Benjamin/Cummings Pub.Comp., Inc. Menlo Park, California.

Mauseth, J.D. 1991. Botany. An Introduction to Plant Biology. Saunders College Publishing.

Metcalfe C.R. & Chalk, L. 1957. Anatomy of the dicotyledons. 2 vols.

Metcalfe, C. R.1979. Anatomy of the Dicotyledons. Vol.I: Systematic anatomy of the leaf and stem, with a brief history of the subject. 2nd. ed. Oxford University Press.

Raven, Evert & Eichhorn. 1992. Fifth Ed. Worth Publishers, Inc. New York.

Strasburger E. y col. 1994. Tratado de Botánica, 8ª ed. castellano. Ediciones Omega S.A.

Weier, T.E.; Stocking, R.C & Barbour, M.G. 1974. Botany: An Introduction to Plant Biology.Fifth Edition. John Wiley and Sons, Inc.

Tema 16. TEJIDOS CONDUCTORES O VASCULARES

16.1. FLOEMA

El floema está íntimamente asociado al xilema, formando el sistema vascular de la planta.

El floema es el tejido conductor encargado del transporte de nutrientes orgánicos, especialmente azúcares, producidos por la parte aérea fotosintética y autótrofa, hacia las partes basales subterráneas, no fotosintéticas, heterótrofas de las plantas vasculares.

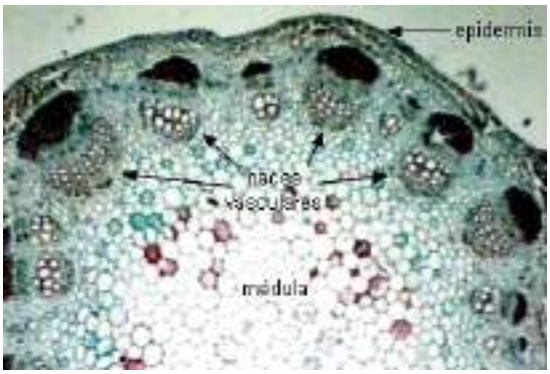
El término floema fue acuñado por Nageli en 1858; deriva del griego "phloios" que significa corteza. También se usan para designarlo los términos **líber, leptoma, tejido criboso**.

Leptoma es un término debido a Haberlandt y corresponde a las células del floema con paredes primarias: elementos cribosos, células acompañantes y células parenquimáticas; se le contrapone el término "hadroma" para las células conductoras del xilema.

ORIGEN

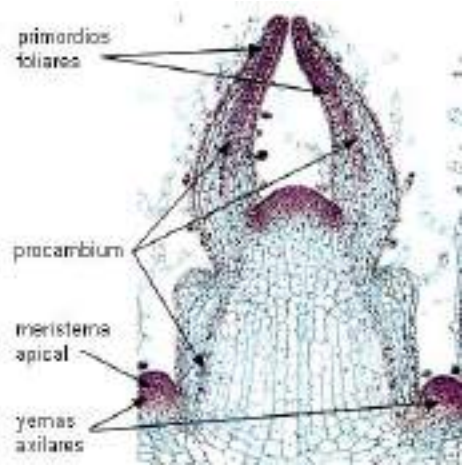
Se reconocen dos tipos de floema: el primario y el secundario. En el vástago, el **floema primario** se encuentra asociado al xilema primario constituyendo los **haces vasculares**.

Sector de un transcorte de tallo primario de *Helianthus* (girasol)



El floema primario, igual que el xilema primario, se origina a partir del **procambium**.

Meristema apical caulinar: *Coleus*



Meristema apical radical: *Zea mays*

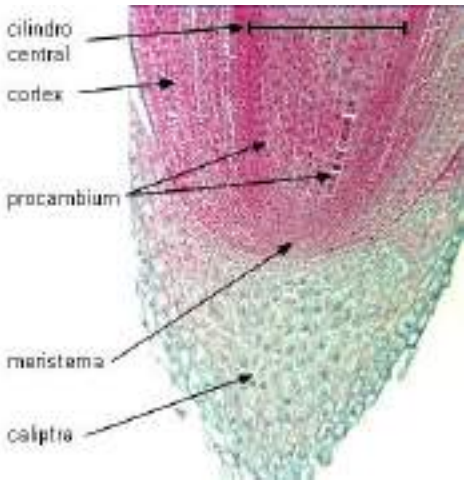


Imagen de Mauseth

Se diferencia en **protofloema** y **metafloema**. El primero madura en las partes de la planta que aún están creciendo en extensión, y sus elementos cribosos pronto se vuelven inactivos. El **metafloema** se diferencia más tarde, completa su maduración después que el órgano ha terminado su crecimiento en longitud. En las plantas que no poseen crecimiento secundario, constituye el floema funcional de los órganos adultos.

Transcorte de haces vasculares en *Zea mays* (Monocotiledónea) - Floema primario

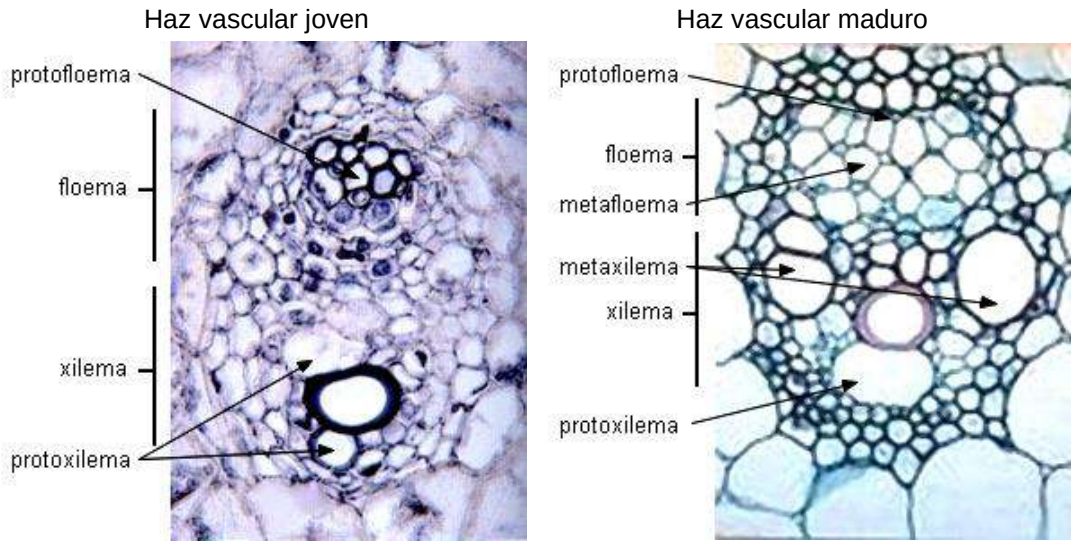
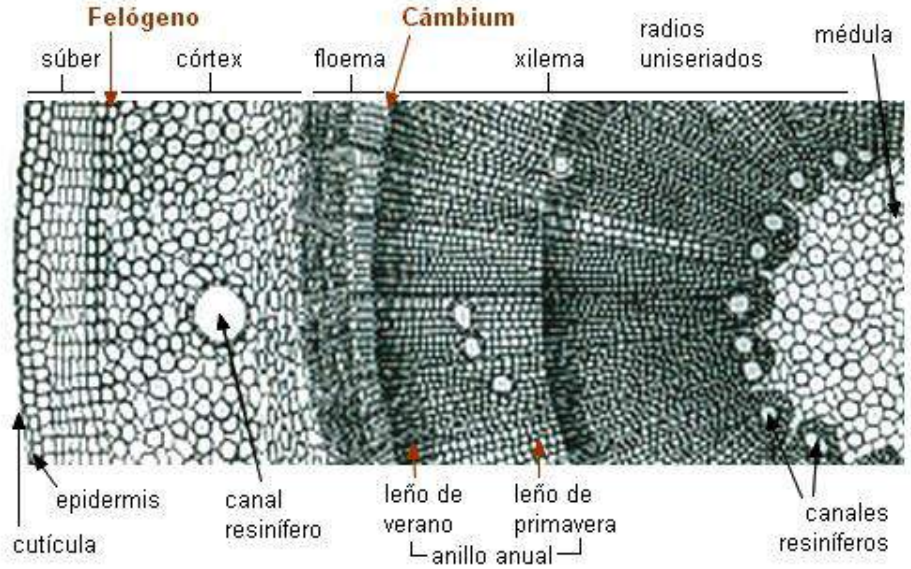


Imagen de Raven 2003

El **floema secundario,** igual que el xilema secundario, se origina en el **cámbium**, ubicado hacia la periferia de tallo o raíz. Posee un sistema axial y un sistema radial, que se continúa con el del xilema secundario a través del cámbium.

Sector de transcorte de tallo secundario de *Pinus* - Posición de los meristemas secundarios



16.2. TIPOS DE CELULAS QUE COMPONEN EL FLOEMA

El floema, igual que el xilema, es un tejido complejo, heterogéneo, formado por diferentes tipos de células: elementos de conducción (elementos cribosos), elementos de sostén (células esclerenquimáticas), elementos parenquimáticos y elementos glandulares.

Grupo	Tipos de células	Función
Elementos cribosos	Células cribosas	Conducción de nutrientes orgánicos a larga distancia
	Miembros de tubos cribosos	
Elementos esclerenquimáticos	Fibras	Sostén, a veces almacenamiento de azúcares
	Esclereidas	
Elementos parenquimáticos	Células acompañantes	Carga y descarga de tubos cribosos: traslado radial
	Células albuminosas	
	Células parenquimáticas axiales	Almacenamiento
	Células parenquimáticas radiales	
Elementos glandulares e idioblastos		Secreción, depósito

ELEMENTOS CRIBOSOS

Células del floema en *Nicotiana tabacum,* en verde un tubo criboso

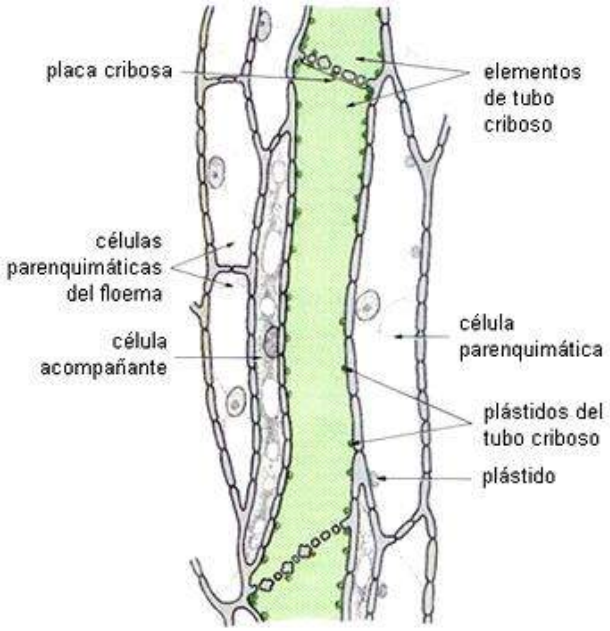


Imagen de Rost, 1979

Son los elementos más especializados, se caracterizan por sus protoplastos modificados y sus conexiones celulares especiales. Fueron descubiertos por Hartig en 1837. Hay dos tipos: **células cribosas** y **miembros de tubos cribosos**. Sus características comunes son:

Pared celular

Celulósica y primaria. Su espesor es variable, algunas familias primitivas de angiospermas (*Magnolia*, *Persea*) presentan paredes laterales con engrosamientos nacarados. Estos espesamientos están compuestos por muchas capas de microfibrillas de celulosa densamente dispuestas, y pectinas. En algunas especies es tan marcado el engrosamiento que casi ocluye el lumen. Aparentemente la función de estas paredes sería la de facilitar el transporte radial por apoplasto.

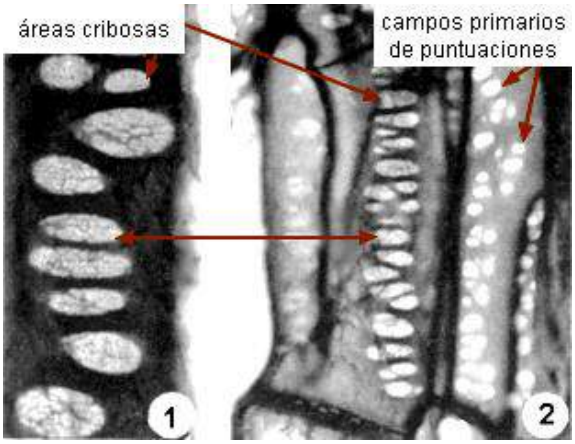
Algunas gimnospermas, según Esau, presentan engrosamientos nacarados de naturaleza secundaria; otros autores no están de acuerdo, consideran que se trata de paredes primarias.

Comunicaciones intercelulares

Los elementos cribosos se comunican entre sí a través de **áreas cribosas.** Éstas son áreas deprimidas de la pared provistas de poros a través de los cuales se conectan los protoplastos de elementos vecinos por medio de cordones citoplasmáticos. Se diferencian de los campos primarios de puntuaciones por dos rasgos: 1) el tamaño de los poros, generalmente mucho mayor que el de los plasmodesmos, se pueden observar con microscopio óptico, y 2) la presencia de un cilindro visible de calosa, que rodea al cordón citoplasmático y puede aparecer también en la superficie del área cribosa.

Comunicaciones intercelulares
en corte longitudinal de floema de *Cucurbita sp.*

1- áreas cribosas en paredes laterales de elementos cribosos
2- campos primarios de puntuaciones en células parenquimáticas



Imágenes de Esau 1953

La calosa es un carbohidrato, polímero de la glucosa con enlaces ß1-3. Es sintetizada en la membrana plasmática, aparentemente por las mismas rosetas de proteínas enzimáticas que sintetizan la celulosa. No es refringente, se tiñe de azul con azul de anilina o azul de resorcina. Se encuentra también una delgada capa de calosa rodeando cada plasmodesmo, está en los tubos polínicos, rodeando las células madres de los granos de polen, en cistolitos y en las paredes celulares de ciertos hongos.

Las áreas cribosas vistas de frente se ven como una zona deprimida con un número variable de poros rodeados por anillos de calosa. En corte se observan como porciones adelgazadas de la pared, con cordones que pasan de una célula a la otra.

Las áreas cribosas son menos especializadas: sus poros y cordones citoplasmáticos son de menor diámetro, igual que los cilindros de calosa. Se hallan generalmente en las paredes laterales de los elementos cribosos.

Las placas cribosas son más especializadas, sus poros son de gran diámetro, hasta 15 µ, y generalmente se encuentran en las paredes terminales de los elementos de tubos cribosos.

Esquema de una placa cribosa

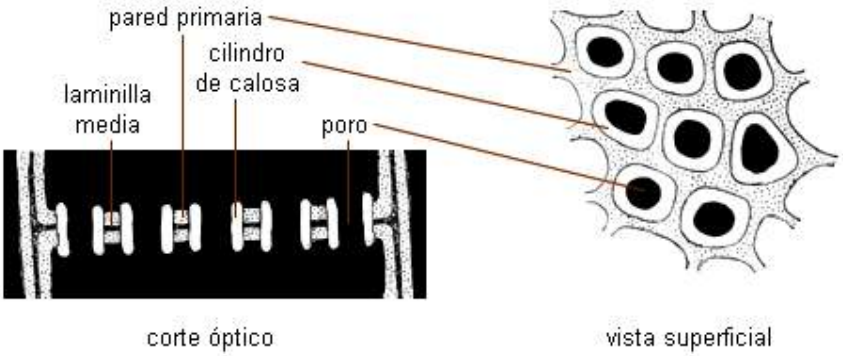


Imagen de Esau 1972.

Hay dos tipos de placas cribosas: **simple** y **compuesta.**

Placa cribosa simple en transcorte de tubo criboso de *Cucurbita sp.,* zapallo

La placa cribosa simple consta de una sola área cribosa.



Foto MEB, Ana Ma. Gonzalez

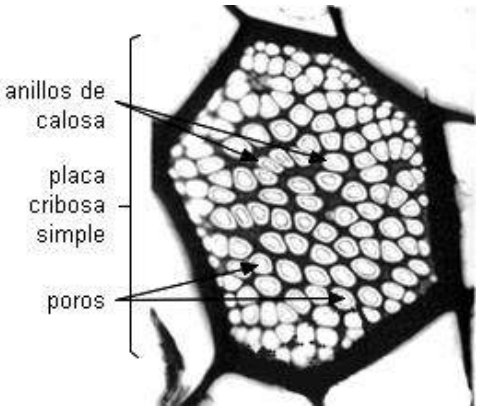
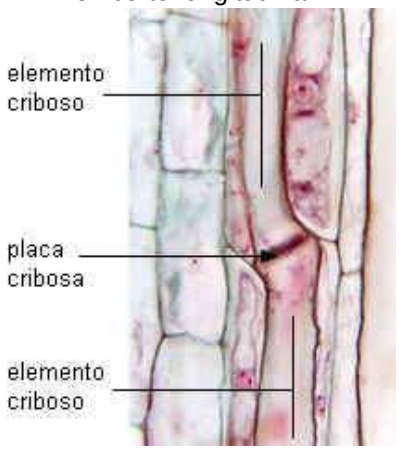


Imagen de Esau 1953

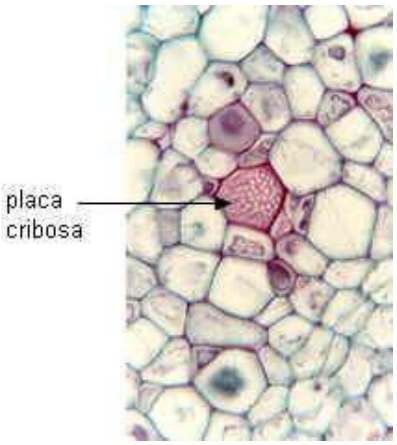
Las placas cribosas se encuentran generalmente en las paredes terminales casi horizontales de los tubos cribosos.

Placa cribosa simple en *Cucumis*

en corte longitudinal



en corte transversal

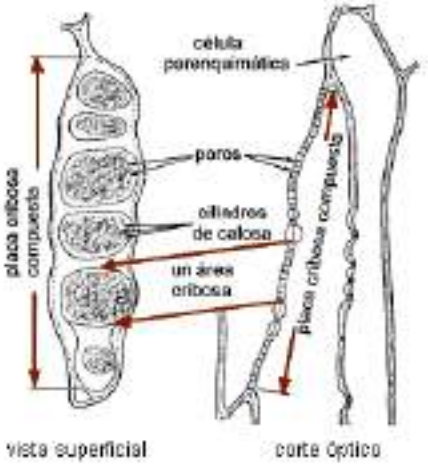


Imágenes de Mauseth,

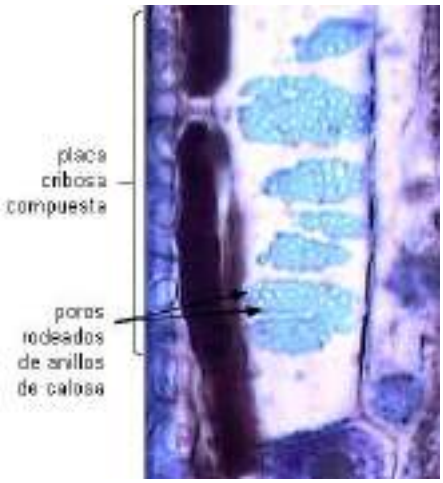
Las placas cribosas compuestas presentan varias a numerosas áreas cribosas

Placas cribosas compuestas en miembros de tubos cribosos - corte longitudinal.

Esquema en *Nicotiana tabacum*



Vista superficial en corte radial de *Salix sp*



Esquemas de Esau 1972

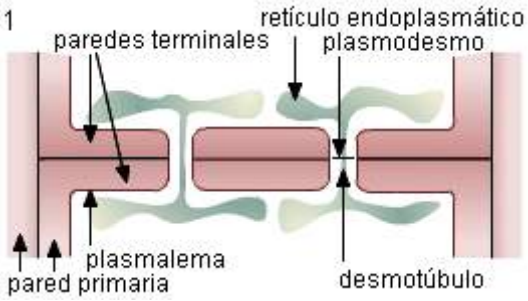
16.3. Formación de poros y deposición de calosa

Se ha comprobado que la calosa se sintetiza rápidamente como respuesta a injurias. Se encuentra también en suspensión en el citoplasma y cuando la célula es lastimada precipita contribuyendo a taponar los poros.

En plantas superiores, el material procesado con técnicas para microscopía óptica y electrónica muestra acumulaciones características de calosa en los futuros poros de las células en diferenciación; en cambio en algunas plantas inferiores no aparece calosa en el desarrollo de los poros (Esau & Thorsch, 1985). En *Lemna minor* no se deposita calosa durante la formación de los poros (Walsh & Melaragno, 1976).

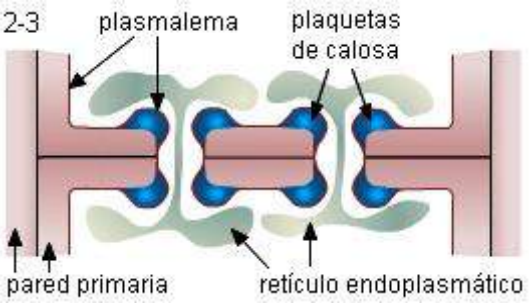
Secuencia de formación de poros - Esquemas de ultraestructura

1. El sitio de la pared donde se formará cada poro está atravesado por un **plasmodesmo**, y frecuentemente en ese lugar la pared es más gruesa. **Cisternas circulares del RE**, próximas a la pared se hallan asociadas al plasmodesmo en ambas células, y conectadas a través del **desmotúbulo**. Determinan así la zona de deposición de **calosa**.

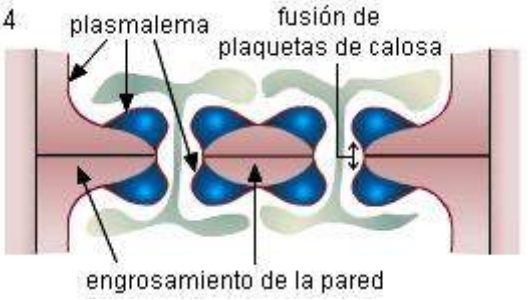


2. La calosa se deposita en forma de **plaquetas** entre la membrana plasmática y la pared primaria. Las plaquetas incrementan gradualmente en superficie y espesor.

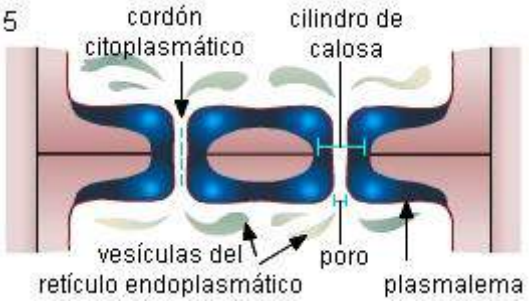
3. La **pared celular** aumenta de espesor, especialmente entre los futuros poros. A la altura de los futuros poros aparentemente la fase amorfa de la pared primaria y finalmente la laminilla media son reemplazadas por calosa.



4. Se produce la **fusión** de las plaquetas de las dos células formando el **cilindro** de calosa. La masa de calosa que se acumula se corresponde en tamaño con el lumen del futuro poro.



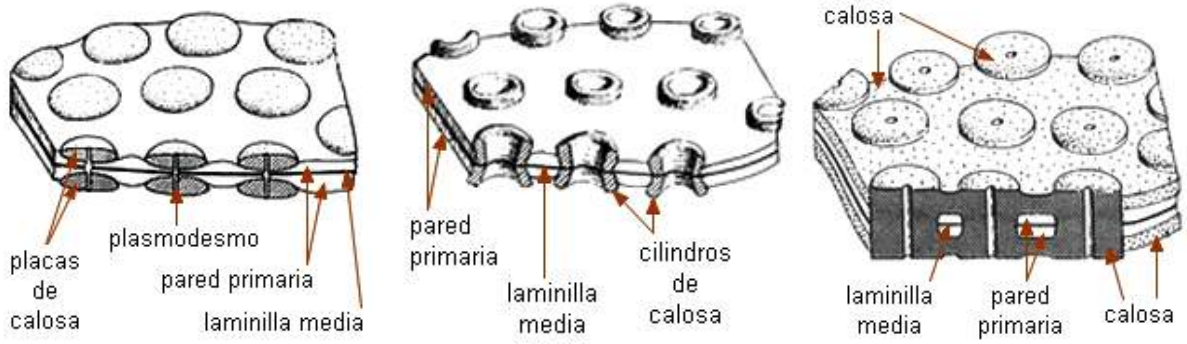
5. Las **cisternas del RE** se fraccionan en una serie de vesículas que se apartan del poro, el desmotúbulo se desorganiza, y la manga citoplasmática que lo rodeaba se transforma en el cordón citoplasmático. La membrana plasmática permanece rodeando los cordones. Por último, la mayor parte de la calosa se disuelve, formándose el lumen del poro (Esau & Thorsch, 1985)



A medida que el elemento criboso envejece, aumenta la cantidad de calosa en los cilindros, el diámetro de los poros disminuye y se comprimen los cordones citoplasmáticos. Por último, la calosa puede depositarse sobre toda la superficie del área cribosa, que de ser una depresión pasa a ser una zona engrosada. La calosa forma una verdadera almohadilla.

Deposición de calosa

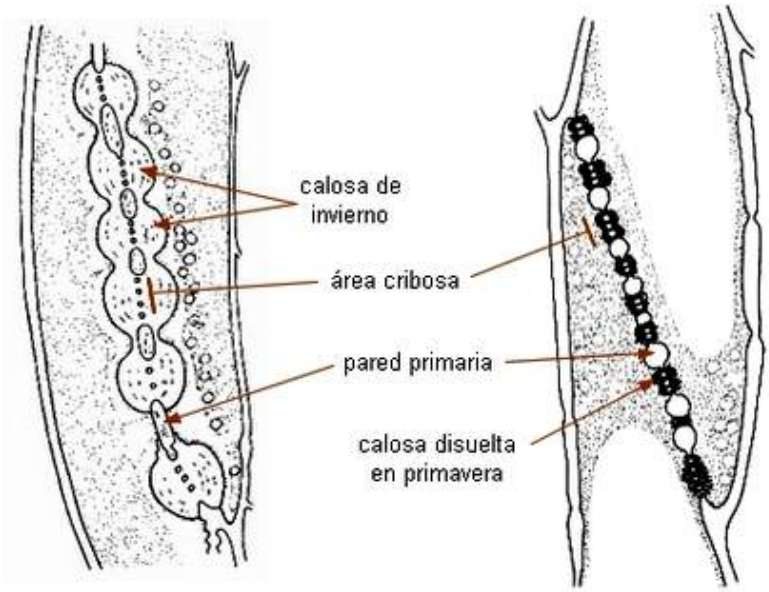
Plaquetas de calosa | Cilindros de calosa | Almohadilla de calosa



Imágenes de Fahn, 1990

En otoño, en algunas especies como la vid, *Vitis*, las áreas cribosas son bloqueadas por estas masas de calosa, deteniendo el flujo de la savia. En primavera el citoplasma disuelve la calosa por acción enzimática, y se renueva el pasaje de savia.

Flujo estacional de la calosa en tubos cribosos de *Vitis*



Imágenes de Fahn 1990

Cuando un elemento criboso cesa definitivamente en su actividad, se forma la calosa definitiva, llamada "callo" por autores antiguos, el protoplasto se desorganiza y desaparecen los cordones de conexión.

16.4. Longevidad

En la mayoría de las eudicotiledóneas los elementos cribosos son funcionales sólo durante una estación vegetativa, a veces sólo días o semanas, siendo reemplazados por otros nuevos. En algunas plantas leñosas pueden durar varios años.

En las palmeras los elementos del metafloema duran toda la vida de la planta.

Eudicotiledóneas (floema estacional)

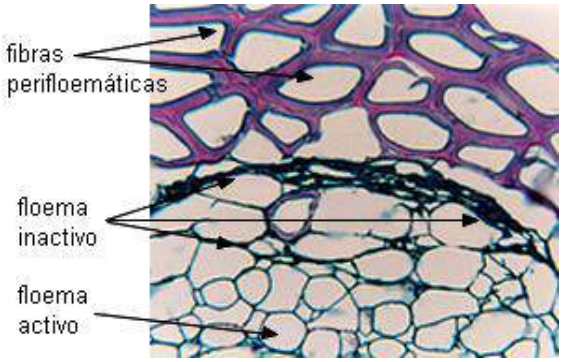
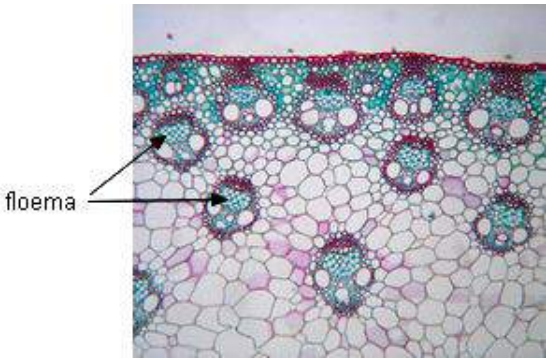


Imagen de Mauseth

Monocotiledóneas (floema permanente)



Transcorte de tallo de *Zea mays*

Diferenciación de los elementos cribosos

A la madurez los elementos cribosos son células vivas, pero durante su ontogenia el protoplasto experimenta cambios profundos. Los rasgos característicos en la diferenciación de los elementos cribosos, son:

NÚCLEO: comúnmente ocurre la degeneración del núcleo; en Angiospermas se vuelve menos coloreable - degeneración cromatolítica, mientras en Gimnospermas se vuelve muy oscuro y arrugado - degeneración picnolítica (Fahn, 1990). En algunas Angiospermas se conserva: *Vitis*, *Robinia*, *Ulmus*. También pueden conservarlo las células cribosas de algunas Gimnospermas: Taxodiaceae *(Sequoia, Metasequoia, Taxodium*).

CITOPLASMA: la membrana plasmática, límite externo del citoplasma, se conserva. En cambio el tonoplasto, que la separa de la vacuola, se desorganiza, de modo que el límite entre citoplasma y vacuola desaparece. La mezcla recibe el nombre de **mictoplasma**.
Las cisternas del retículo endoplasmático (RE) se localizan en los sitios donde se formará la placa cribosa y ocurrirá la deposición de calosa. Después se reorganiza, se vuelve liso y la mayor parte se agrupa en pilas.
Los dictiosomas se encuentran activos durante el engrosamiento de la pared. Se degeneran junto con el núcleo, igual que los ribosomas y el citoesqueleto. Los únicos orgánulos celulares que se conservan son las mitocondrias y los plástidos.

PLASTIDOS. Hay dos tipos de plástidos en los elementos cribosos: P y S (Behnke, 1981).

Los **plástidos P** son los que tienen depósitos de proteína acompañados o no de almidón.

Los **plástidos S** son los que presentan almidón exclusivamente, de forma, tamaño y estructura variable.

En los elementos adultos los plástidos pueden carecer de proteína o almidón, pero durante la ontogenia se observan en las mismas acumulaciones de uno u otro compuesto.
Las Gimnospermas presentan plástidos S, excepto las Pinaceae con plástidos P. En las Angiospermas el tipo principal es P, con inclusiones cristaloides o filiformes. Todas las Monocotiledóneas presentan un subtipo característico ultraestructuralmente distinto de plástido P. Las Eudicotiledóneas presentan ambos tipos; hay ciertos grupos, como las Centrospermales y las Leguminosas que también poseen subtipos característicos de plástidos P. En cambio, determinados grupos de eudicotiledóneas que en otros aspectos se consideran avanzadas, como las Asterideae, Dilleniidae y la mayoría de las Rosideae, presentan plástidos de tipo S (Behnke, 1981)

Plástidos en los elementos cribosos
Placa cribosa madura en floema de *Nicotiana tabacum*

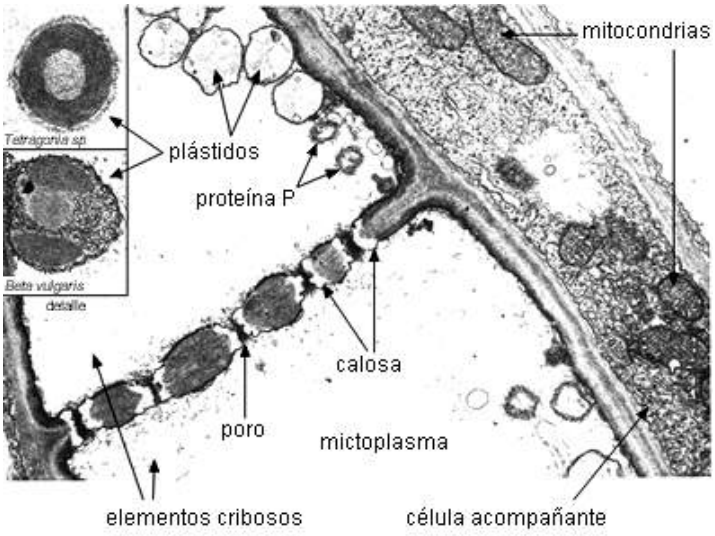


Imagen de Esau 1977

Corte longitudinal de elementos cribosos maduros en *Zea mays,* sin proteína P

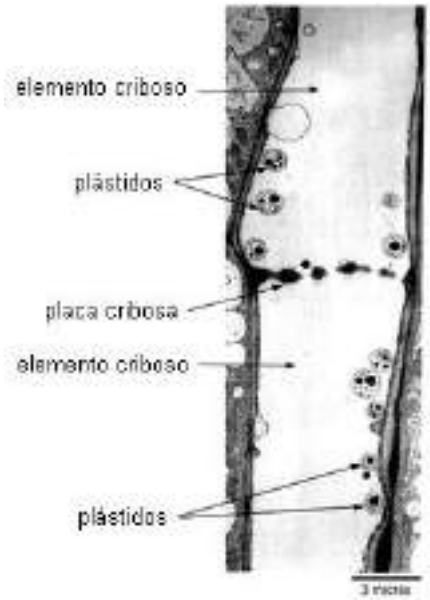


Imagen de Raven 2003

Plástidos de tubos cribosos de Angiospermas

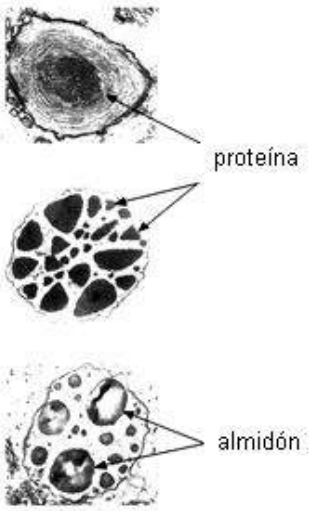
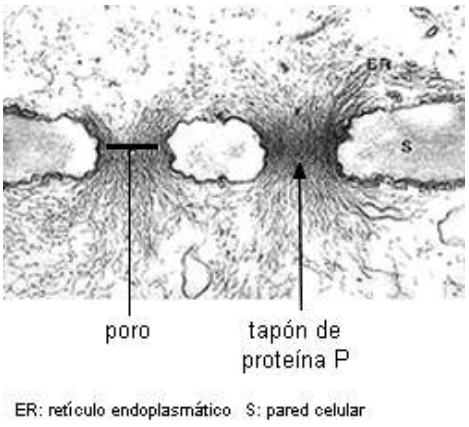


Imagen de Strasburger 2004

PROTEINA P. Es una de las características más importantes de los tubos cribosos de Eudicotiledóneas, es raro en tubos cribosos de Monocotiledóneas y está ausente en las células cribosas de Gimnospermas (Fahn, 1990).

Se sintetiza en los tubos cribosos jóvenes nucleados, y se acumula en los **cuerpos de proteína P** o cuerpos mucilaginosos, de tamaño variable, compuestos de túbulos o filamentos de proteína apretadamente dispuestos. En los tubos maduros, enucleados, la proteína P se distribuye en todo el lumen en la mayoría de los casos. Cuando adopta forma fibrilar, los filamentos están constituidos por dos subunidades dispuestas helicoidalmente en posición parietal y en los poros de la placa cribosa. Si la célula es injuriada, se encuentra en todo el lumen celular, y obstruyendo los poros de las áreas cribosas, produciendo la formación de un tapón mucilaginoso que detiene la exudación de savia en los primeros momentos.

Proteína P en los poros de una placa cribosa en *Aristolochia brasiliensis*



Fotomicrografía electrónica de Behnke en Bergfeld et al.

Proteína P en corte longitudinal de floema en *Cucumis*

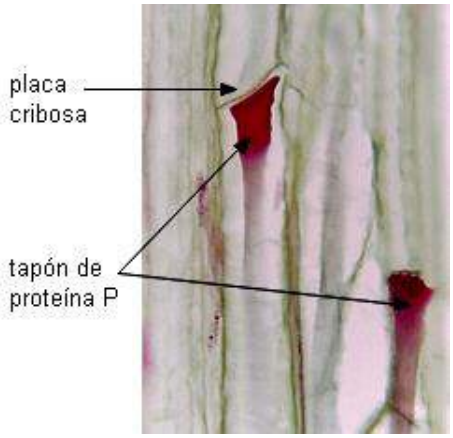


Imagen de Mauseth

En muchas familias de eudicotiledóneas leñosas se forman cuerpos de estructura cristalina que no se dispersan, y persisten en los tubos enucleados (antiguamente algunos fueron descriptos como "núcleos extruidos"); según su forma se clasifican en cuatro grupos: compuestos esféricos, globulares, fusiformes, estrellados; cada célula contiene un solo cuerpo, de tamaño variable.
Las monocotiledóneas no presentan cuerpos cristalinos, y también están ausentes en muchas familias herbáceas de eudicotiledóneas.

Transcorte de floema de *Eucalyptus sp.*

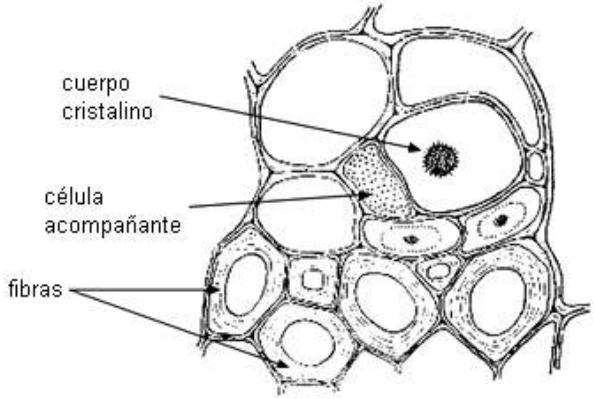


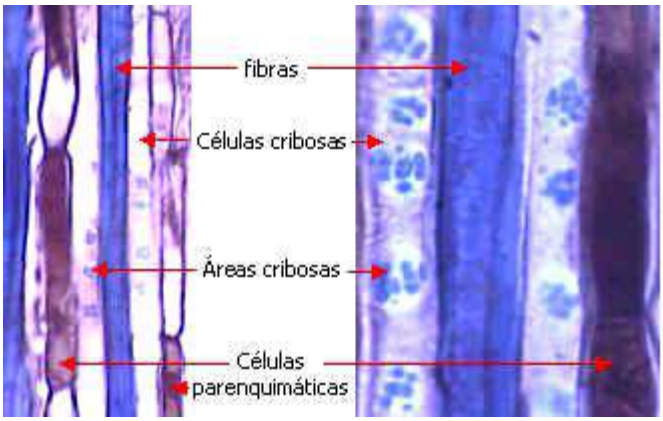
Imagen de Esau 1972

16.5. Células y Tubos cribosos

CELULAS CRIBOSAS

Se encuentran en Pteridofitas y Gimnospermas. Se comunican entre sí por áreas cribosas, que están dispersas en toda la superficie de la célula.
En las Pteridofitas las células cribosas son largas, aguzadas y enucleadas, con áreas cribosas pobremente diferenciadas. Usualmente tienen esférulas, cuerpos proteicos limitados por una membrana.
Las células cribosas de las Gimnospermas son elementos largos y delgados, con extremos afilados, que se superponen. En *Sequoia* las áreas cribosas se encuentran sobre las paredes radiales.

Sequoia: células cribosas en corte longitudinal radial



Pinus sp

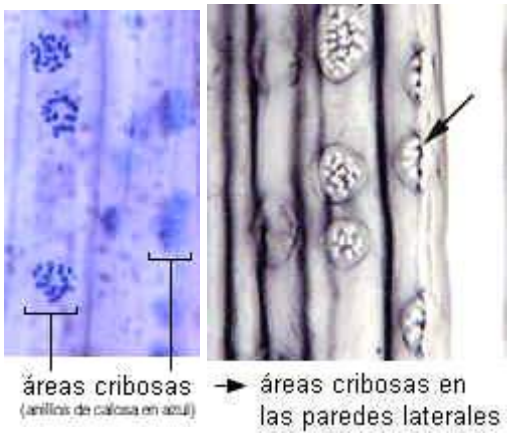


Imagen de Mauseth

MIEMBROS o ELEMENTOS DE LOS TUBOS CRIBOSOS

Se encuentran en Angiospermas. Son series longitudinales de células llamadas “miembros de tubos cribosos” conectadas entre sí por medio de placas cribosas simples o compuestas. En las paredes laterales tienen áreas cribosas más o menos especializadas, generalmente difíciles de ver.
Cyathea gigantea y varias especies de *Equisetum* constituyen una excepción entre las Pteridofitas, ya que poseen tubos cribosos con placas cribosas.

Tipos de elementos cribosos en plantas con semilla

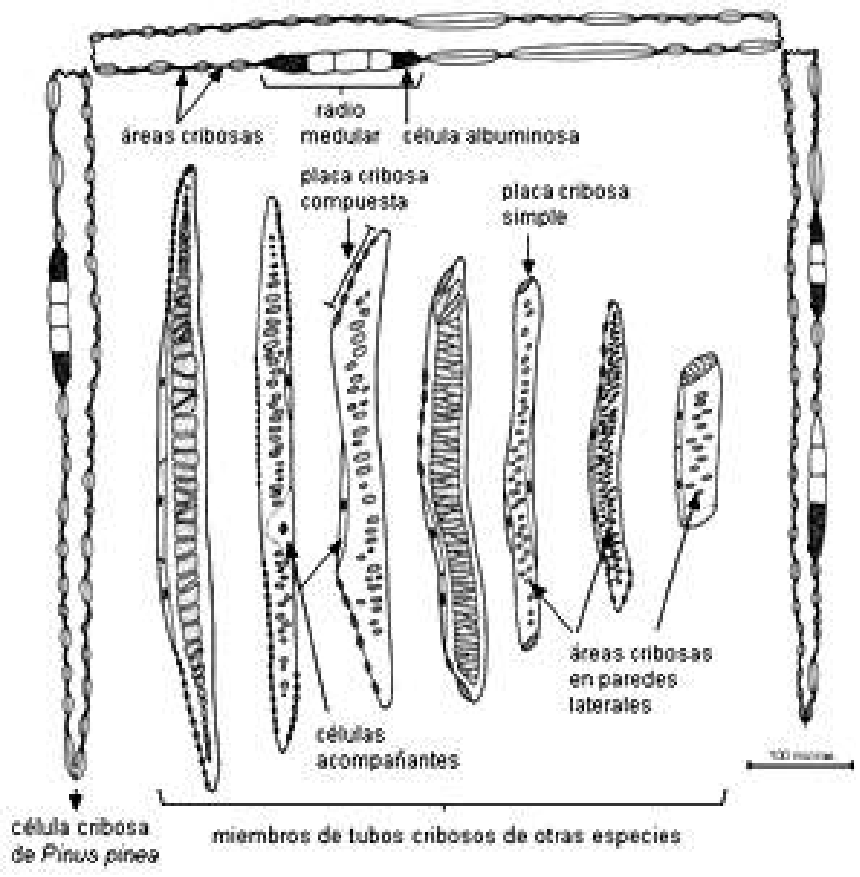


Imagen de Esau 1977

Diferencias entre células cribosas y miembros de tubos cribosos

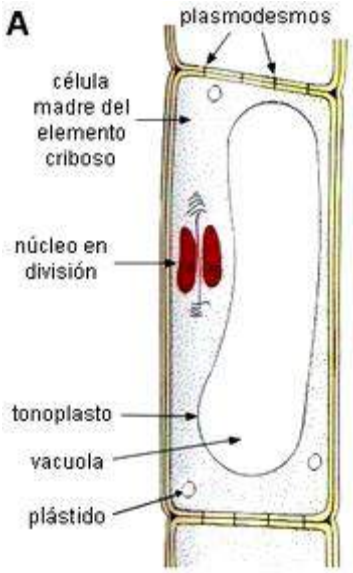
Célula cribosa	Miembro de tubo criboso
Célula larga y delgada con paredes terminales aguzadas	Célula más corta y ancha con paredes terminales inclinadas u horizontales
Áreas cribosas poco especializadas en paredes laterales y terminales	Placas cribosas en paredes terminales
	Áreas cribosas en paredes laterales
Sin proteína P	Con o sin proteína P
Asociada con células albuminosas morfológica y fisiológicamente	Asociado con células acompañantes ontogénica, morfológica y fisiológicamente
Pteridofitas - Gimnospermas	Angiospermas excepto *Austrobaileya scandens* y *Sorbus aucuparia*. Pteridofitas: *Equisetum, Cyathea gigantea*

ONTOGENIA DE UN ELEMENTO CRIBOSO

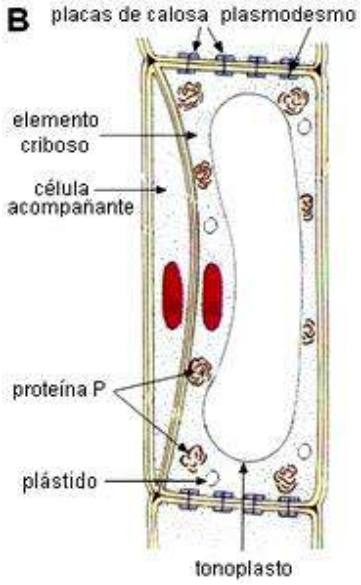
En las cuatro figuras siguientes se esquematizan los diferentes estadios de la ontogenia:

Secuencia de formación de un elemento criboso

A. Célula precursora de un elemento criboso, con leucoplastos y núcleo en división.

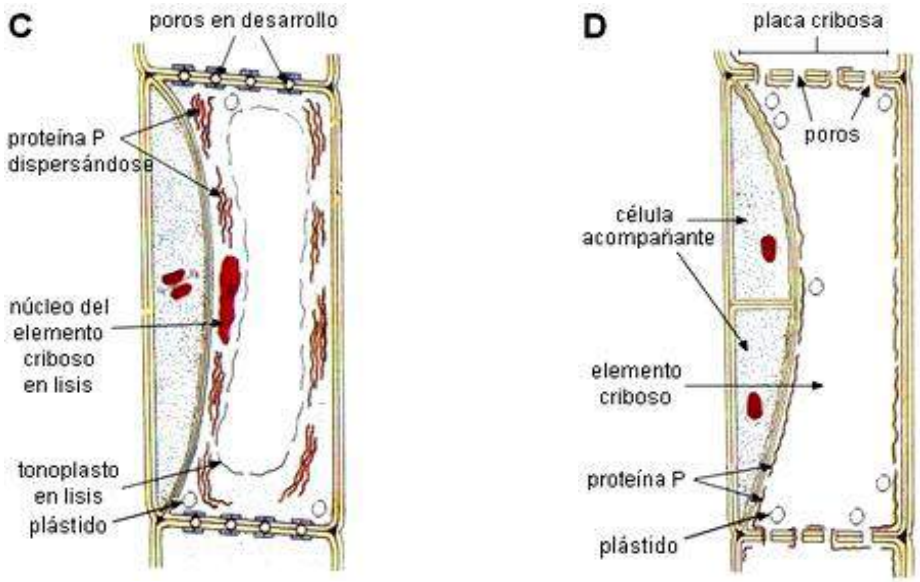


B. Como resultado de la división se forman dos células: un elemento criboso con paredes gruesas en desarrollo, núcleo conspicuo, grande, vacuola, cuerpos de proteína P, plástidos, y plasmodesmos en las paredes terminales. La segunda célula, es la célula acompañante.



C. El elemento criboso muestra el núcleo degenerado, el tonoplasto parcialmente destruido, la proteína P dispersa, los plástidos ubicados en el citoplasma periférico; en los futuros poros de la placa cribosa se observan plaquetas de calosa depositadas. En muchas especies la célula acompañante se divide en dos o más células.

D. El elemento criboso maduro muestra los poros abiertos en la placa cribosa, bordeados de calosa, y la proteína P dispersa en el citoplasma periférico con RE y plástidos, y una parte central que es una mezcla de jugo celular y material citoplasmático desorganizado: el **mictoplasma**.



Imágenes modificadas de Raven 2003

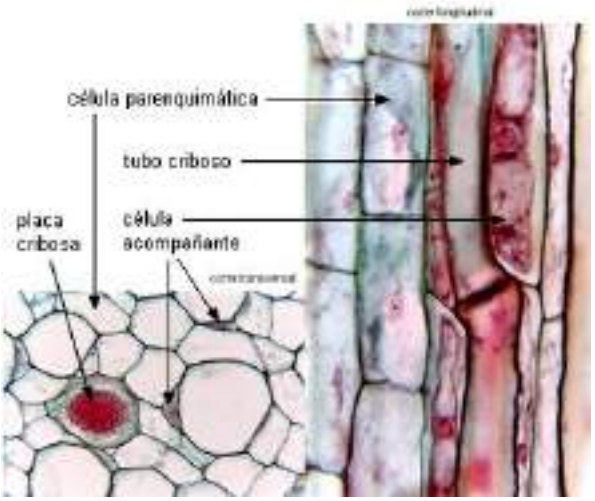
16.6. Parénquima asociado al floema

CÉLULAS ACOMPAÑANTES

Son células parenquimáticas muy especializadas, asociadas ontogenéticamente con los miembros de los tubos cribosos en el metafloema y floema secundario de Angiospermas. Algunas están diferenciadas como células de transferencia.

Células acompañantes de tubos cribosos de Angiospermas

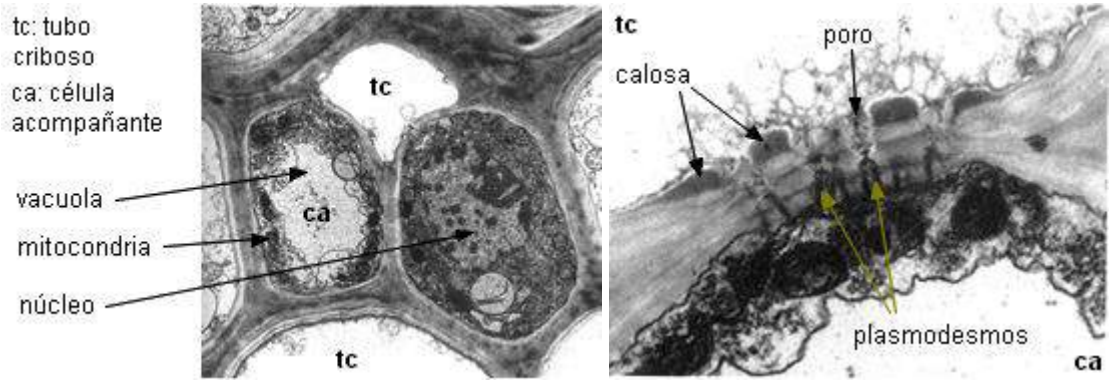
Transcorte de *Cucumis sp.* Corte longitudinal de *Asclepias*



Imágenes de Mauseth

Tienen **pared primaria** con campos primarios de puntuaciones con plasmodesmos ramificados, enfrentados a los poros de las áreas cribosas de los elementos cribosos. Durante la ontogenia, se deposita calosa del lado del elemento criboso, pero no del lado de la célula acompañante, donde permanecen los campos primarios de puntuaciones (Esau & Thorsch, 1985).

Detalle de la comunicación intercelular mixta
entre una célula acompañante y un miembro de tubo criboso



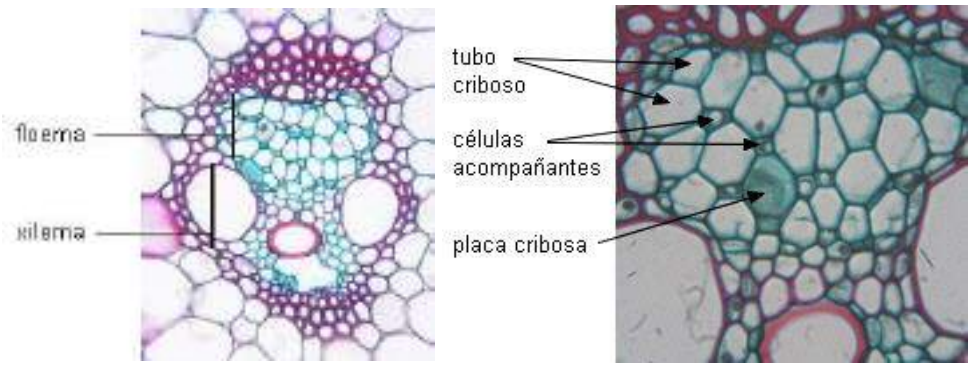
Imágenes de Mauseth 1991

Su protoplasto es el característico de las células metabólicamente activas: con núcleo grande frecuentemente poliploide, nucléolos grandes, vacuolas pequeñas, RE bien desarrollado, grandes mitocondrias, dictiosomas, abundantes ribosomas. Pueden tener cloroplastos y leucoplastos, pero no forman almidón. Asumen las funciones nucleares de los elementos cribosos, mueren cuando éstos dejan de ser funcionales. Cumplen la función de carga y descarga de los elementos cribosos, trasportando lateralmente los fotosintatos (Fahn, 1990).

Localización

Puede no haber células acompañantes en el protofloema de Angiospermas (Esau, 1977). En las Gramineae se halla una disposición muy regular de tubos cribosos y células acompañantes. Se ha comprobado que esta disposición está correlacionada con tipos de haces vasculares avanzados, mientras que la disposición irregular ocurre en tipos más primitivos de haces.

Floema primario en transcorte de haz vascular de *Zea mays*



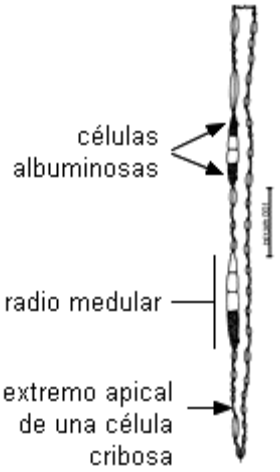
Ontogenia

Se forman a partir de la misma célula meristemática que los miembros de los tubos cribosos. Esta se divide longitudinalmente una o más veces, dando células de diferente tamaño. La célula mayor se diferenciará en miembro del tubo criboso, y la célula restante formará las células acompañantes previa división transversal que puede no ocurrir. En resumen, un miembro de tubo criboso puede tener asociado un número variable de células acompañantes, dispuestas en series longitudinales.

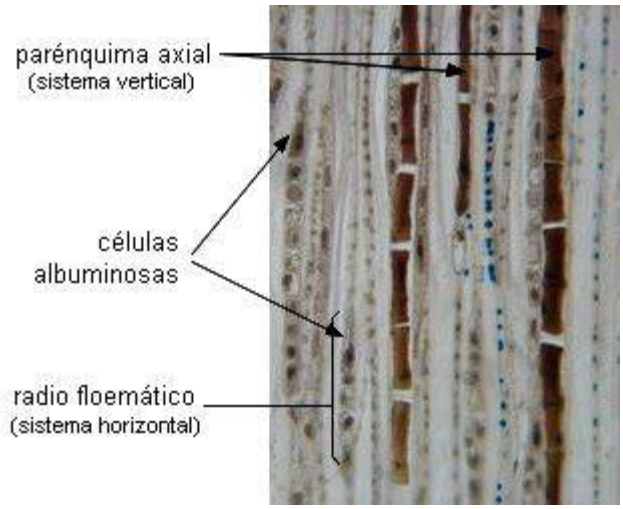
CELULAS ALBUMINOSAS o de Strasburger

Son células del parénquima radial o vertical del floema secundario de gimnospermas. Se tiñen intensamente con colorantes para sustancias proteicas. Tienen comunicaciones intercelulares con las células cribosas y nunca contienen almidón. Presentan alta actividad enzimática y respiratoria asociada con la actividad de carga y descarga de las células cribosas (Fahn, 1990). Cumplen igual función que las células acompañantes, pero tienen un origen ontogenético diferente: no se forman a partir de la misma célula meristemática (excepto en *Ephedra* - Fahn, 1990). La asociación es morfológica y funcional, semejante a la antes descripta. Nunca han sido descriptas paredes laberínticas en estas células.

Esquema



Corte longitudinal tangencial de floema de *Pinus strobus*



CELULAS PARENQUIMATICAS

Existen en cantidad variable, y son menos especializadas que las células acompañantes o las células albuminosas. En el floema primario son alargadas paralelamente a los tubos; en el floema secundario se presentan en el sistema vertical y en el horizontal. En el vertical están en dos formas básicas: células fusiformes e hileras de células. En el horizontal constituyen los radios del floema, integrados por dos tipos de células: **procumbentes**, alargadas en dirección radial y **erectas**, generalmente marginales, alargadas en sentido vertical.

Pueden estar diferenciadas en células de transferencia, con paredes laberínticas.

Células

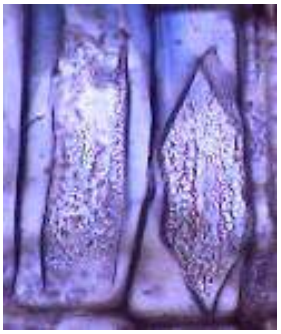
Sistema Vertical

Sistema Horizonal

Sequoia sempervirens: células



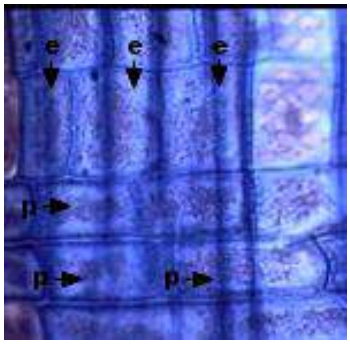
Tilia americana célula



Salix sp.: célula con taninos



procumbentes (p) y erectas (e) en radio floemático de *Salix*



Funciones

Participan en la carga y descarga de los elementos cribosos transportando azúcares a las células acompañantes. Almacenan almidón, grasas, taninos y cristales.

CÉLULAS INTERMEDIARIAS

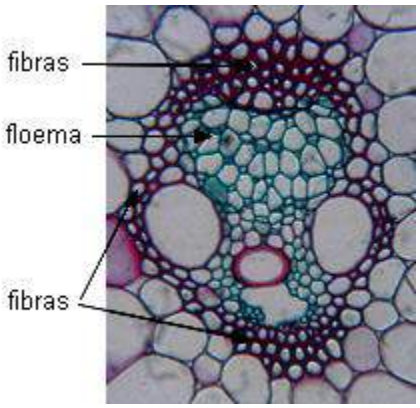
Son células parenquimáticas y células acompañantes, en el floema de las venas menores de las hojas, que sirven como conexión entre el tejido fotosintético y el sistema de elementos cribosos. Frecuentemente están diferenciadas en células de transferencia en las Angiospermas. En las gimnospermas hasta ahora no han sido encontradas paredes laberínticas, pero como en muchas angiospermas las células intermediarias pueden tener paredes lisas, se piensa que las células albuminosas son también células intermediarias (Mauseth, 1989).

16.7. Elementos esclerenquimáticos del Floema

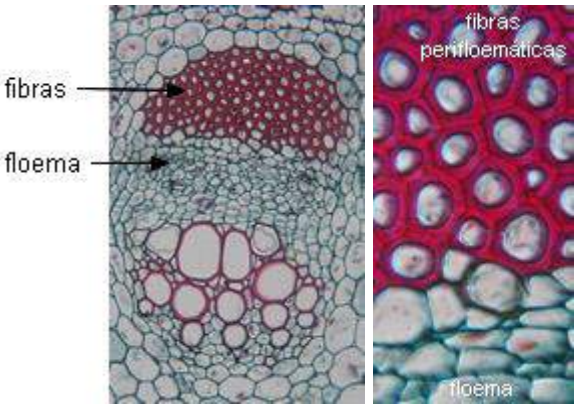
Fibras

En el floema primario pueden ser muy largas, se disponen externamente. En el floema secundario tienen distribución variable, en bandas o dispersas, y son más cortas. Depositan paredes secundarias, y especialmente las del floema secundario, se lignifican. También hay fibras septadas

Corte transversal de estructura primaria de tallo

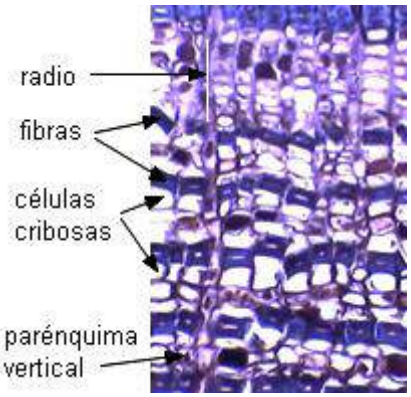


vaina de fibras en *Zea mays*

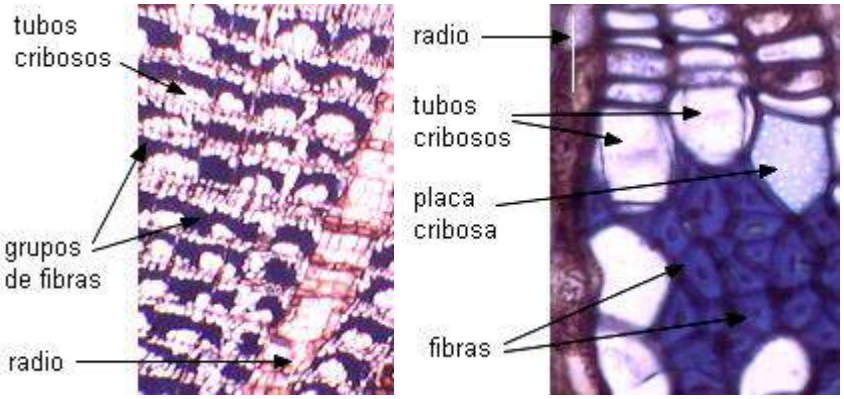


fibras en posición periférica en *Helianthus sp*

Floema en transcorte de tallo secundario



bandas de fibras en *Sequoia sempervirens*

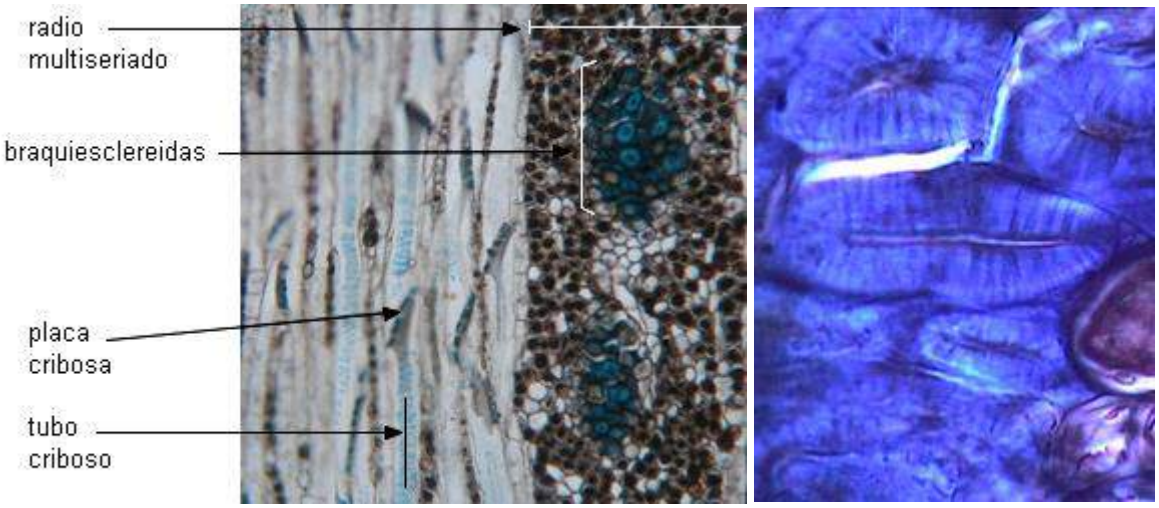


grupos de fibras en *Tilia americana*

Esclereidas

Las esclereidas del floema secundario aparecen generalmente por esclerificación de células parenquimáticas. Pueden presentarse solas o estar combinadas con fibras.

Nidos de braquiesclereidas en floema secundario de *Quercus alba*



corte longitunidal tangencial

detalle

ESPECIALIZACION FILOGENETICA DEL FLOEMA

No hay datos suficientes sobre la especialización filogenética del floema porque el tejido generalmente no se conserva en los fósiles, y aún en plantas vivientes requiere técnicas especiales de investigación. Su estructura varía con el manipuleo por su sensibilidad y capacidad de reacción ante las lesiones.

Tendencias evolutivas observadas en miembros de tubos cribosos

1. Desarrollo de placas cribosas en paredes terminales.
2. Cambio de orientación de pared terminal, de oblicua a transversal.
3. Cambio de placas cribosas compuestas a placas simples, y disminución del número de áreas en las paredes laterales.

Comparación con los elementos traqueales del xilema

Xilema	Floema
Traqueida (extremos superpuestos con puntuaciones)	Célula cribosa (extremos superpuestos con áreas cribosas)
Miembro de vaso (placa de perforación)	Miembro de tubo criboso (placa cribosa)
Perforación: desaparición de la pared primaria	Poros: más amplios en la placa cribosa
Placa de perforación: de escalariforme o foraminada a simple	Placa cribosa: de compuesta a simple
Orientación pared terminal: oblicua a transversal	Orientación pared terminal: oblicua a transversal

Glosario

Célula de transferencia: situadas frente a los hacecillos conductores, con las membranas sin engrosar ni suberificar; por consiguiente, permiten el paso de líquidos a su través.

Floema: en los hacecillos conductores, conjunto constituido por los tubos cribosos, las células anexas y las parenquimáticas.

Injuria: daño o incomodidad que causa una cosa.

Nacarado: de color y brillo del nácar.

Radio medular: cada una de las bandas radiales de tejido parenquimático medular que en la sección transversal del tallo o de la raíz aparecen situados entre los hacecillos conductores.

Bibliografía

Behnke H.D. 1981. Sieve elements characters. Nord.J.Bot. 1: 381-400.

Bergfeld A., Bergmann R. & Sengbusch P.v. Botany on Line - The Internet Hypertext book. http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/

Esau K., Cheadle V.I. & Gifford E.M. 1953. Comparative structure and possible trends of specialization of the phloem. Amer.J.Bot. 40: 9-19.

Esau K. 1972. Anatomía vegetal. Ed.Omega, S.A. Barcelona.

Esau K. & Thorsch J. 1985. Sieve plate pores and plasmodesmata, the communication channels of the symplast: ultrastructural aspects and developmental relations. Amer.J.Bot. 72: 1641-1653.

Esau K. 1977. Anatomy of seed plants. 2nd ed. John Wiley & sons, New York.

Evert R.F. 1976. Some aspects of sieve-element structure and development in *Botrychium virginianum*. Israel J.Bot. 25: 101-126.

Fahn A. 1990. Plant Anatomy 4th ed. Pergamon Press.

Mauseth J.D. Plant Anatomy Laboratory. Micrographs of plant cells and tissues, with explanatory text. http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/

Mauseth, J.D. 1991. Botany. An Introduction to Plant Biology. Sauntders College Publishing. Philadelphia.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2003. Biology of Plants. Sixth Ed. Freeman and Co. Worth Pub. New York.

Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E., Stockingy C.R. 1979. Botany. A Brief Introduction To Plant Biology. John Wiley & Sons. New York.

Strasburger. 2004. Tratado de Botánica. 35a. ed. Omega. Barcelona.

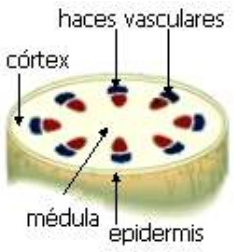
Walsh M.A. & Melaragno J.E. 1976. Ultrastructural features of developing sieve elements in Lemna minor L. Sieve plate and lateral sieve areas. Amer.J.Bot. 63: 1174-1183.

Tema 17: ESTRUCTURA PRIMARIA DE TALLO

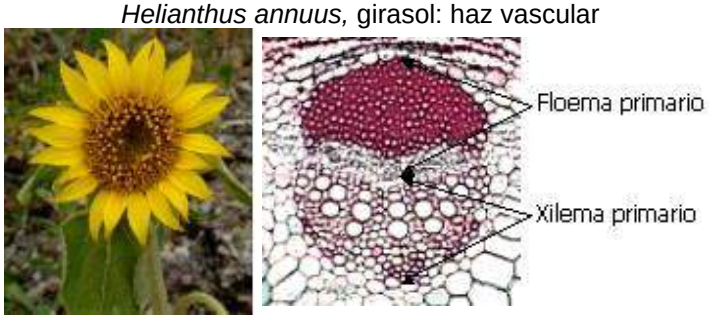
17.1. Haces Vasculares

Los tejidos vasculares primarios se forman a partir del **procámbium**. En el tallo de las plantas vasculares el xilema y el floema primarios se presentan asociados formando cordones denominados **haces vasculares**.

Transcorte de tallo

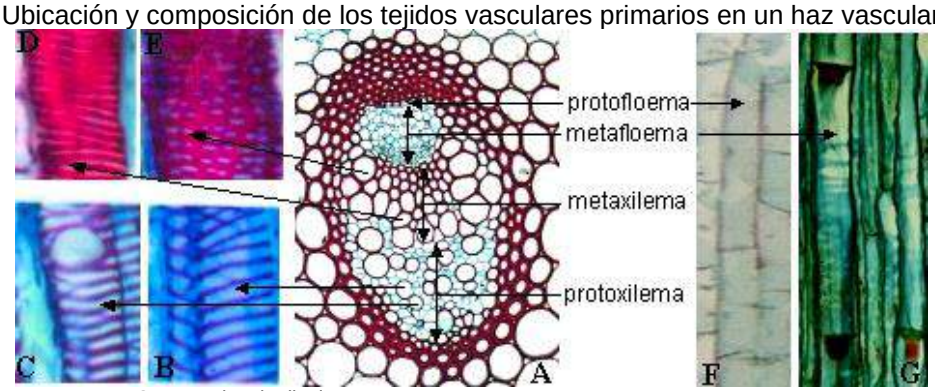


Helianthus annuus, girasol: haz vascular



Tanto el xilema como el floema constan de dos partes que se desarrollan una después de otra: proto y metaxilema, y proto y metafloema.
El **protoxilema** está formado por traqueidas anilladas o espiraladas (Figs. B-C), que eventualmente se estiran y destruyen. El **metaxilema** es más complejo, puede tener vasos reticulados (Fig. D) y punteados (Fig. E) y fibras; es el único xilema de las plantas que no poseen crecimiento secundario.

Ubicación y composición de los tejidos vasculares primarios en un haz vascular



A, transcorte; B-G: cortes longitudinales

El **protofloema** madura en las partes de la planta que se están alargando, la mayor parte de las células son parenquimáticas (Fig. F); sus elementos se obliteran y aplastan muy pronto. El **metafloema** tiene elementos cribosos con células acompañantes, además de células parenquimáticas (Fig. G). En las plantas sin crecimiento secundario, es el único floema de los órganos adultos.

TIPOS DE HACECILLOS

El floema y el xilema muestran variaciones en su posición relativa, determinando diversos tipos de haces vasculares.

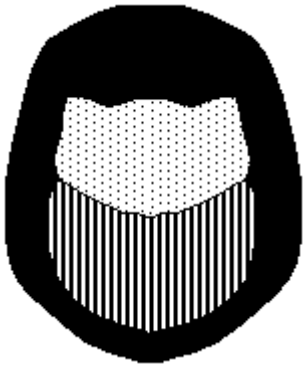
1) HAZ COLATERAL. El floema está localizado en el lado externo o abaxial del haz, mientras el xilema está ubicado en el lado interno o adaxial. Es el más frecuente en Angiospermas y

Gimnospermas. Los haces colaterales pueden ser de dos tipos:

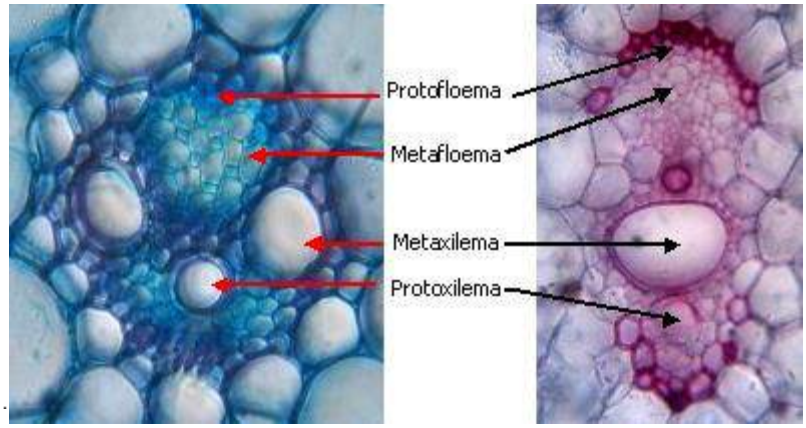
Haz colateral cerrado. En la mayoría de las pteridófitas, monocotiledóneas y eudicotiledóneas herbáceas, los haces vasculares no conservan procambium después que los tejidos vasculares primarios alcanzan el estado adulto. Carecen por lo tanto de capacidad para un crecimiento ulterior. Los elementos traqueales del protoxilema eventualmente se estiran y destruyen. En los haces vasculares de muchas Poáceas (Gramíneas) la destrucción del protoxilema lleva a la formación de un espacio abierto llamado laguna protoxilemática.

Haces colaterales cerrados

Esquema del haz con los símbolos de Metcalfe & Chalk

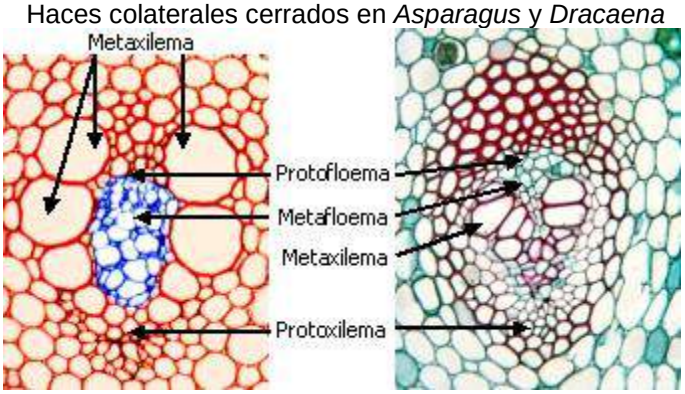


Transcortes de haces de *Setaria geniculata* y *Canna glauca*



Haces colaterales cerrados en *Asparagus* y *Dracaena*

En los haces vasculares de algunas Monocotiledóneas, como por ejemplo en los géneros *Asparagus* y *Dracaena*, el xilema en transcorte tiene forma de U o V, de manera tal que rodea parcialmente al floema.

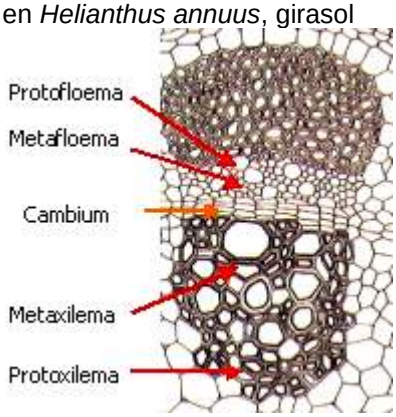


Asparagus:http://www.botany.hawaii.edu/faculty/

Haz colateral abierto en *Helianthus annuus*, girasol

Haz colateral abierto. La mayoría de las Eudicotiledóneas y Gimnospermas tienen haces abiertos, con un meristema vascular persistente entre xilema y floema: el cámbium fascicular, que se forma a partir de un remanente de procambium.

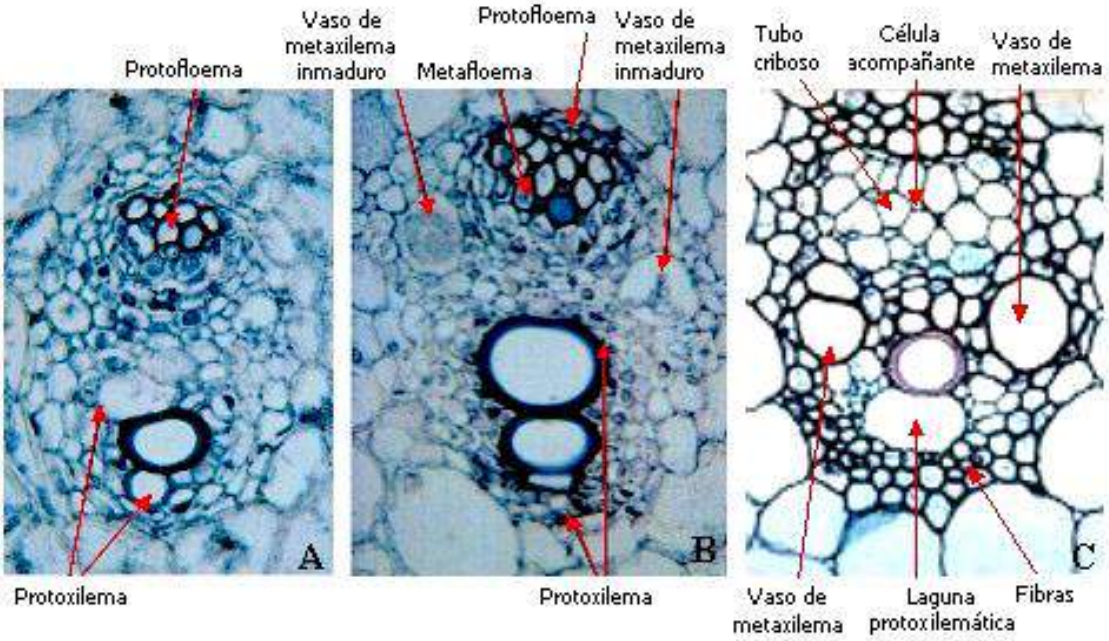




El orden de aparición del proto y el metaxilema y proto y metafloema en relación con el centro del tallo es variable. Se puede estudiar en cortes transversales seriados, razón por la cual se habla de diferenciación transversal de los tejidos vasculares. En los haces colaterales aparece primero el

protofloema en la parte externa del cordón procambial, aunque en corte transversal es muy difícil de reconocer. Luego aparece el protoxilema en la parte interna.

Diferenciación transversal de los tejidos vasculares en transcortes de haces vasculares de *Zea mays,* maíz

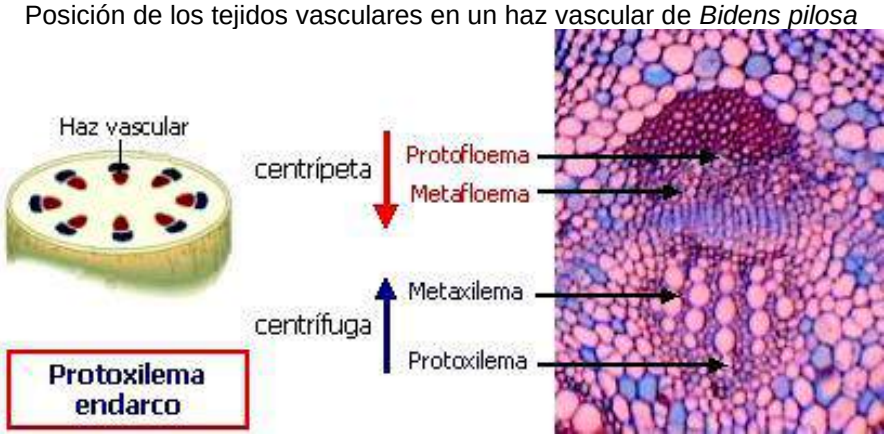


Figs. A y B: Raven 2003

El metafloema se diferencia en forma **centrípeta** con respecto al protofloema, y el metaxilema en forma **centrífuga** con respecto al protoxilema.

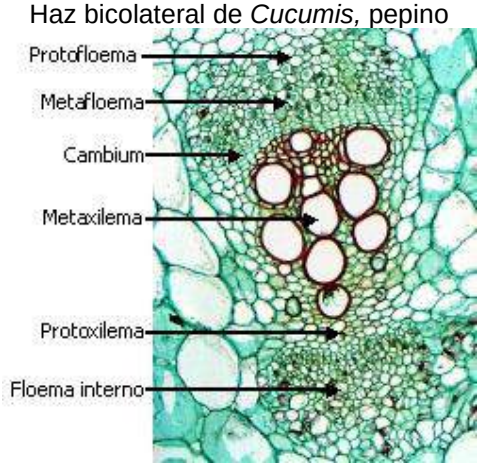
Posición de los tejidos vasculares en un haz vascular de *Bidens pilosa*

En los haces colaterales el protoxilema es **endarco**: ocupa la posición más interna del haz con respecto al centro del tallo.



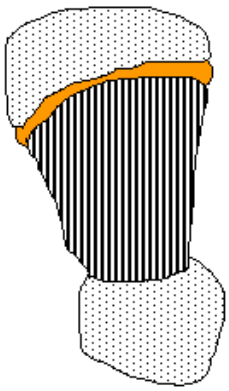
2) HAZ BICOLATERAL. Los haces bicolaterales presentan floema a ambos lados del xilema, hacia afuera y hacia adentro. Se encuentran en especies de algunas familias de Eudicotiledóneas: Convolvuláceas, Apocináceas, Solanáceas, Cucurbitáceas, Asclepiadáceas y de ciertas tribus de Asteráceas (Compuestas). El cámbium fascicular se encuentra entre el xilema y el floema externo; según Strasburger (2004) también hay algún cámbium entre el xilema y el floema interno. En los haces bicolaterales el floema interno se diferencia después que el externo, y su diferenciación es centrífuga.

Haz bicolateral de *Cucumis,* pepino



http://www.uri.edu/artsci/bio/plant_anatomy/

Esquema de haz bicolateral

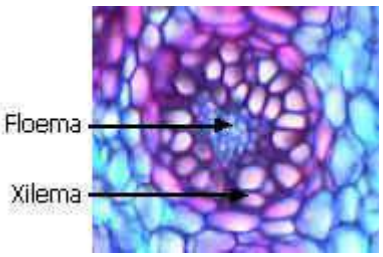


símbolos de Metcalfe & Chalk

3) HACES CONCÉNTRICOS. En los haces concéntricos, uno de los tejidos vasculares rodea completamente al otro. Los haces concéntricos son cerrados.

El haz se denomina **perixilemático o anfivasal** si el xilema rodea al floema; este tipo de haz se encuentra en muchas Monocotiledóneas; los haces medulares de algunas Eudicotiledóneas también son de esta clase.

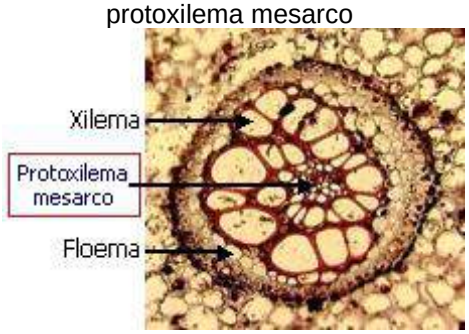
Haz perixilemático de *Dracaena*



Esquema,
símbolos de Metcalfe & Chalk

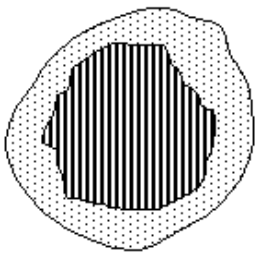


Pteridium: haz perifloemático, con protoxilema mesarco



http://www.ucmp.berkeley.edu/IB181/VPL/

Esquema,
símbolos de Metcalfe & Chalk



Si el floema rodea al xilema, el haz es **perifloemático o anficribal.** Son comunes en Pteridofitas y en flores y frutos de Angiospermas; también son perifloemáticos los haces medulares de *Mesembryanthemum, Begonia* y *Rumex*.

En los haces concéntricos perifloemáticos el protoxilema queda rodeado por el metaxilema, la diferenciación progresa en ambas direcciones, y en este caso el protoxilema es **mesarco**.

17.2. Tallo primario de Pteridófitas

Es imposible dar un esquema general de la estructura primaria de tallo de Pteridófitas, porque hay una enorme diversidad estructural. En muchas especies la capa más interna del córtex se diferencia formando la **endodermis**, igual que en la raíz.

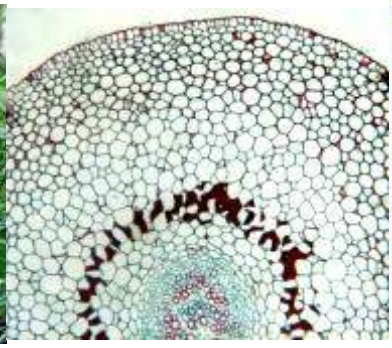
Veremos algunos ejemplos:
1) En *Psilotum* y *Gleichenia* se encuentra un haz central único perifloemático (protostela), limitado por una **endodermis** del córtex parenquimático.

Psilotum nudum (Pteridofita)

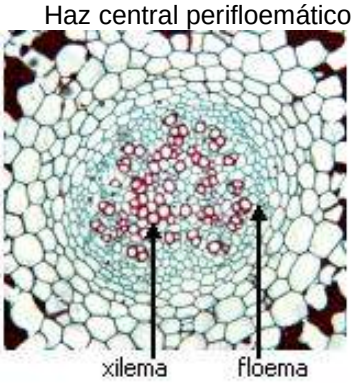
Planta en el Parque Nac. Mburucuyá



Transcorte de rizoma



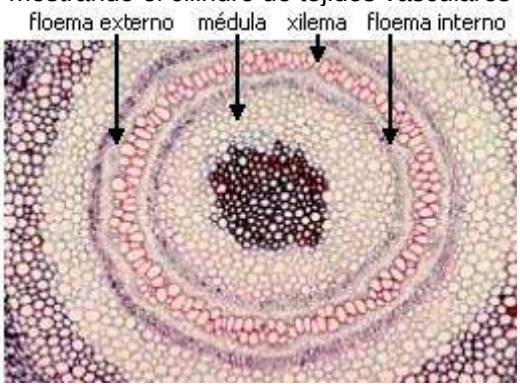
Haz central perifloemático



2) En *Adiantum* (culantrillo), los tejidos vasculares rodean la médula parenquimática (sifonostela). El cilindro de xilema presenta floema a ambos lados, interno y externo. Los tejidos vasculares están separados del córtex y la médula por **endodermis**.

Adiantum, planta y transcorte de tallo mostrando el cilindro de tejidos vasculares





www.stolaf.edu/people/ ceumb/bio252/bio252.html

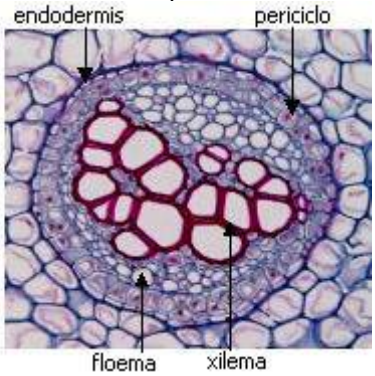
3) El tallo de *Polypodium* presenta varios haces perifloemáticos rodeados de **endodermis**, dispuestos en una circunferencia irregular, en medio de un parénquima homogéneo (dictiostela).

Polypodium: planta

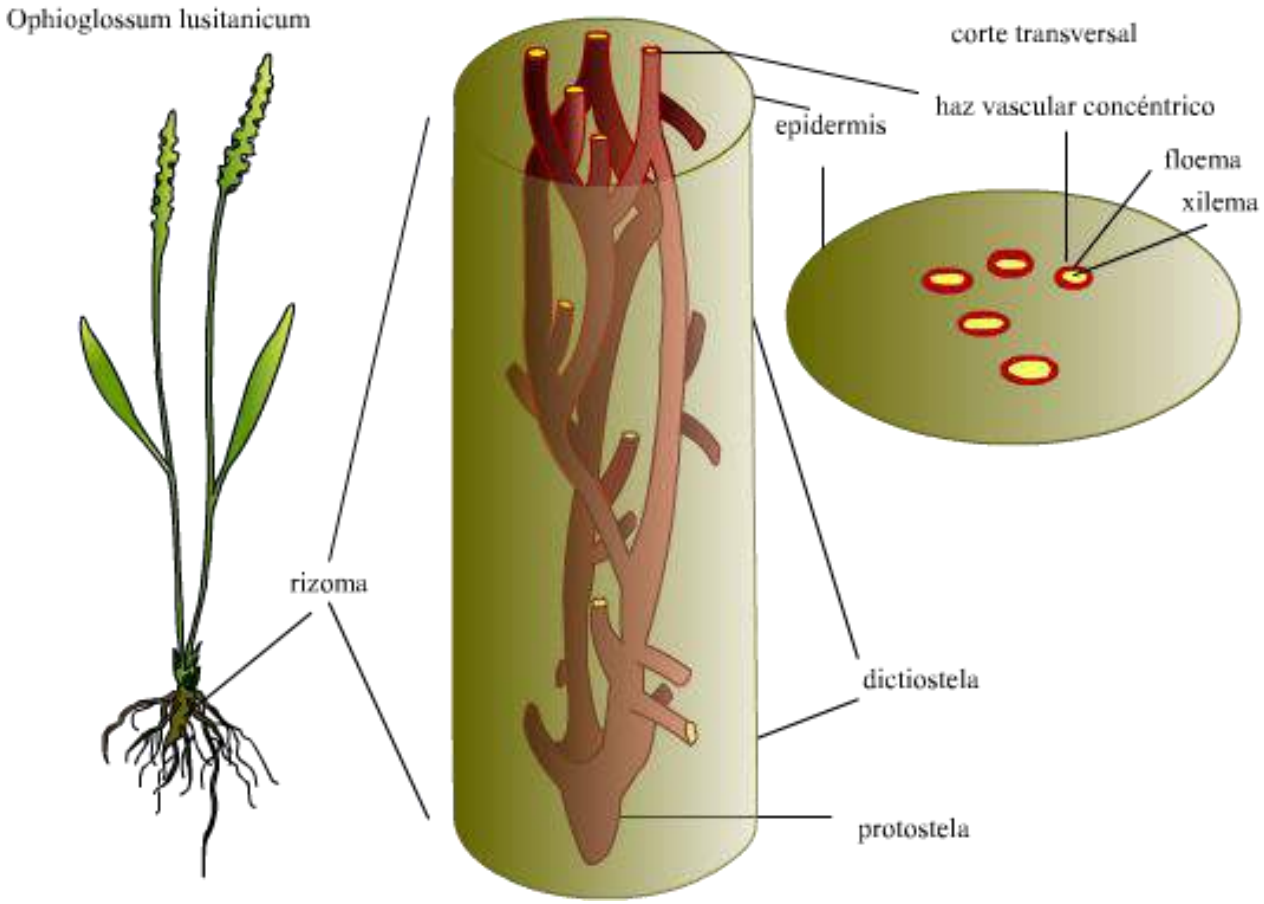


Polypodium: transcorte de tallo y detalle de haz perifloemático





Tallo - http://www.uri.edu; haz vascular - http://www.unlv.edu



En otras Pteridófitas como *Marattia, Pteridium* y *Matonia*, se hallan estructuras muy complejas con varios ciclos de haces vasculares o varios cilindros concéntricos.

Matonia, del sudeste asiático



http://www.fieldmuseum.org

Transcorte de rizoma de *Matonia*

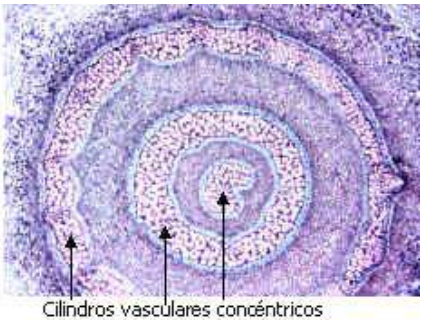
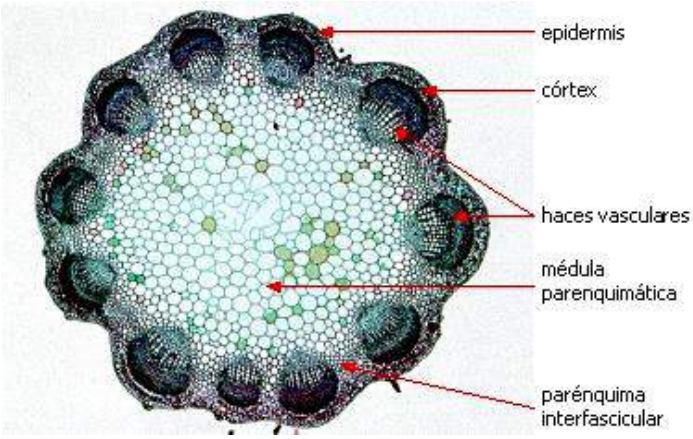


Imagen de http://www.botany.org/PlantImages/

17.3. Tallo de Gimnospermas y Eudicotiledóneas

En corte transversal de tallo de Gimnospermas y Eudicotiledóneas, los haces vasculares aparecen formando un círculo que delimita una región externa y una interna de tejido fundamental: **córtex** y **médula** respectivamente. Los **haces vasculares** están separados entre sí por paneles de **parénquima interfascicular** (eustela).

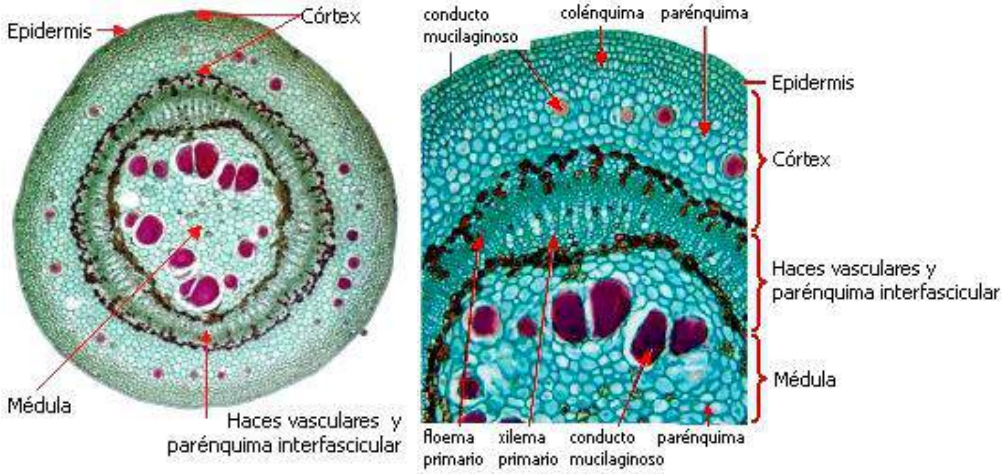
Transcorte de tallo primario de *Trifolium*, trébol, Eudicotiledónea



http://www.uri.edu/artsci/bio/plant_anatomy/index.html

Los **haces vasculares** pueden estar muy próximos unos de otros, como sucede en *Tilia* o *Pelargonium*, semejando un anillo continuo, o pueden estar separados por anchas áreas interfasciculares como sucede en *Aristolochia* y otras especies trepadoras.

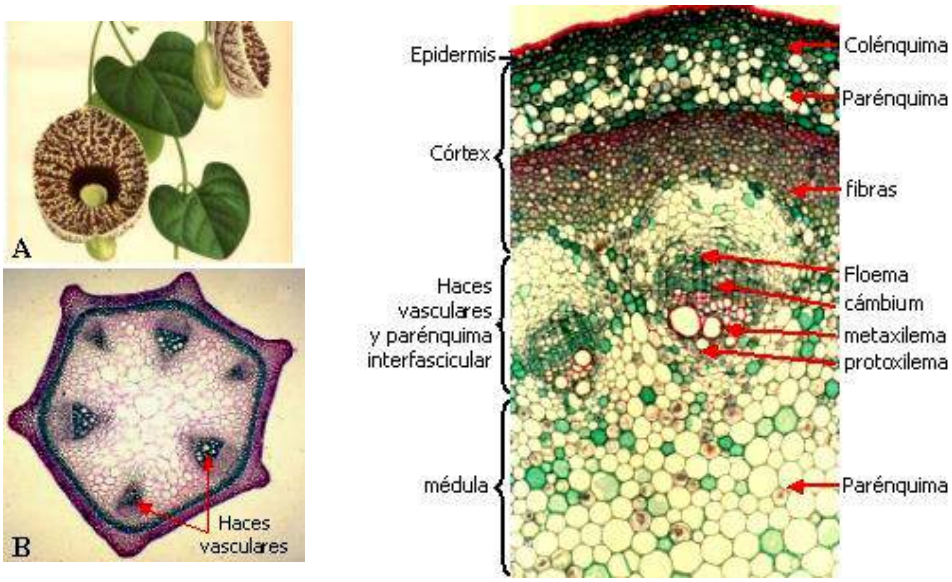
Transcortes de tallo primario de *Tilia* (tilo, Eudicotiledónea): vista general y detalle



Imágenes de http://botit.botany.wisc.edu/ images/

El **córtex** incluye los tejidos situados entre la epidermis y el sistema vascular. Generalmente es delgado, excepto en las plantas en roseta como *Apium, Plantago* y *Taraxacum* y en las Cycadales. Está constituido básicamente por parénquima, pero frecuentemente hay también tejidos de sostén (colénquima y esclerénquima en Eudicotiledóneas) y/o estructuras glandulares como los conductos resiníferos en las Coníferas, y los laticíferos o los conductos mucilaginosos en Eudicotiledóneas.

Aristolochia. A: planta. B: transcorte de tallo primario. C: detalle del transcorte

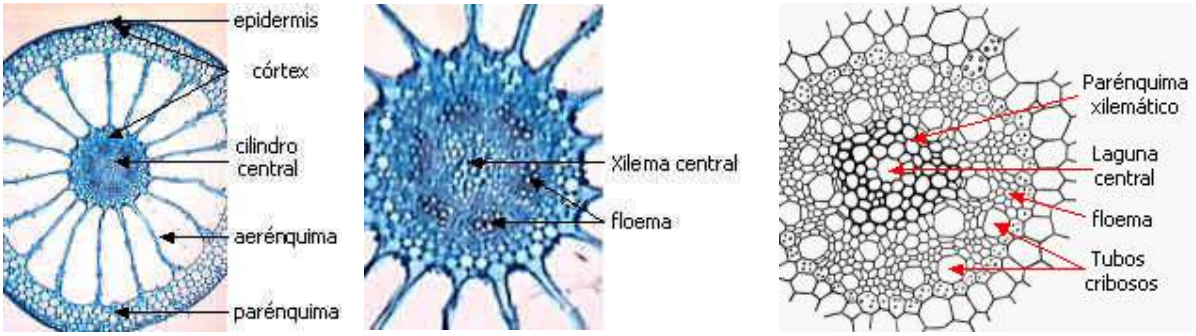


A:www.meemelink.com/ prints%20images/; B:http://www.dipbot.unict.it/tavole/

En los tallos de plantas superiores generalmente no se observa **endodermis**, excepto en algunos ejes florales, tallos subterráneos o acuáticos. Puede haber en cambio una vaina amilífera.
La **epidermis** puede retener la actividad mitótica para compensar el crecimiento en espesor del tallo, especialmente cuando la peridermis, el tejido secundario de protección, se forma tardíamente.
En tallos de hidrófitas sumergidas la epidermis carece de estomas, la cutícula es muy reducida o falta, el córtex es amplio, constituido por aerénquima. El cilindro vascular (protostela) es reducido, el xilema está constituido por unos pocos elementos dispersos en la parte central (*Myriophyllum aquaticum*), a veces parcialmente reemplazado por una laguna (*Ceratophyllum demersum, Egeria najas*), siendo el floema el principal tejido conductor. El xilema puede carecer de elementos traqueales, está formado por parénquima xilemático.
En algunas especies se desarrollan hidropotes, estructuras glandulares que funcionan como "captadores de iones", tomando del agua los minerales necesarios.

Myriophyllum aquaticum, helechito de agua
Transcorte de tallo — Detalle del cilindro central

Ceratophyllum demersum
Transcorte del cilindro central

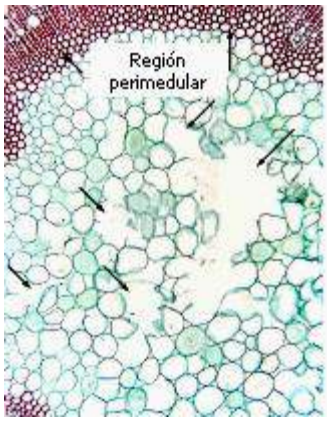


Dibujo de Arber 1920

La **médula** es la porción que queda encerrada por el sistema vascular. Es básicamente parenquimática, a veces puede tener función de almacenamiento, o presentar idioblastos diversos y estructuras glandulares. El contorno de la médula (región perimedular) puede esclerificarse. En algunas especies la médula se destruye, resultando en la formación de un tallo hueco; a veces la

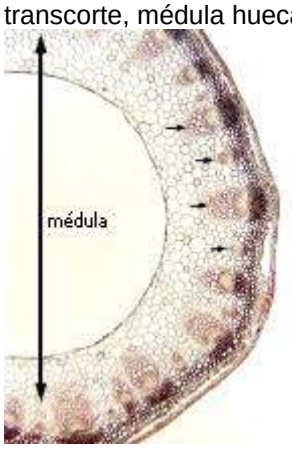
destrucción ocurre sólo en los entrenudos, mientras los nudos retienen la médula formando los diafragmas nodales como en *Phytolacca americana.* En *Cecropia* las cámaras de los entrenudos están habitadas por hormigas del género *Azteca,* que a su vez protegen a la planta contra otros herbívoros.

Hedera helix: médula rasgada en transcorte



www.sbs.utexas.edu/mauseth/

Delphinium ajacis: transcorte, médula hueca



www.sbs.utexas.edu

Cecropia: tallo, diafragmas nodales y cámaras en corte longitudinal



17.4. Tallo Primario de Monocotiledóneas

Se presentan dos tipos básicos.

1. En la mayoría de las monocotiledóneas resulta difícil distinguir un cilindro vascular: el sistema consta de un gran número de haces repartidos irregularmente, en varios ciclos, desde la periferia casi hasta el centro del tallo; no es posible distinguir los límites entre córtex, cilindro vascular y médula (atactostela).

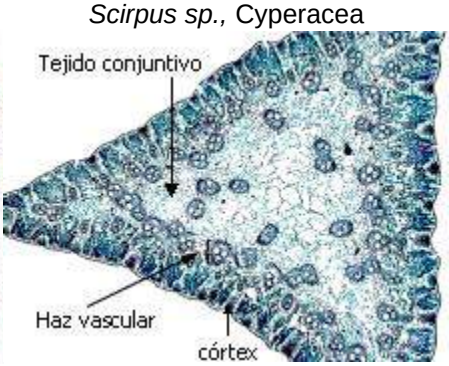
El tejido fundamental, llamado también tejido conjuntivo, puede ser parenquimático o estar fuertemente esclerificado, o presentar numerosos cordones de fibras, como en el tallo de los bambúes (*Bambusa*) y las palmeras. El centro puede ser hueco.

Transcortes de tallo primario de Monocotiledóneas

Setaria geniculata, Gramínea

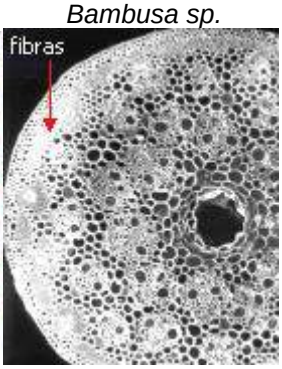


Scirpus sp., Cyperacea



http://www.esu.edu

Bambusa sp.

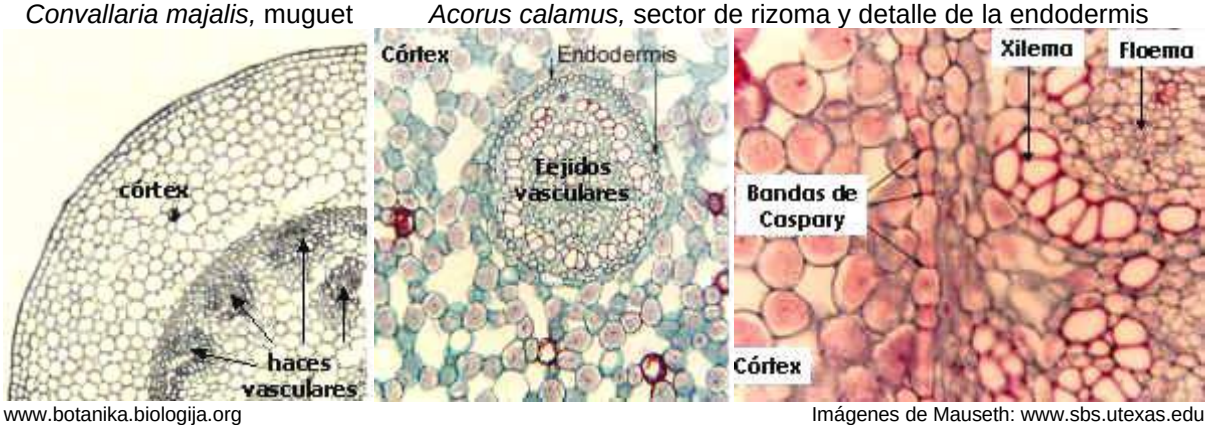


www.quorumtech.com

El córtex es muy angosto en tallos aéreos, pero es muy grueso en tallos subterráneos: rizomas (*Iris, Musa*), cormos (*Gladiolus*) y bulbos (*Allium, Tulipa*). Algunos rizomas como el de *Acorus* presentan endodermis.
Excepcionalmente se encuentra esta organización en algunas especies de eudicotiledóneas (*Podophyllum*: Berberidácea).

Transcortes de rizomas (tallos primarios) de Monocotiledóneas

Convallaria majalis, muguet — *Acorus calamus,* sector de rizoma y detalle de la endodermis

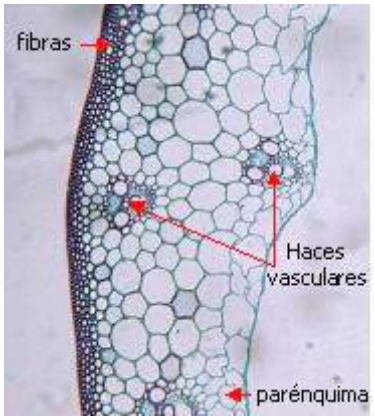


www.botanika.biologija.org — Imágenes de Mauseth: www.sbs.utexas.edu

2. En muchas gramíneas: *Secale* (centeno)*, Hordeum* (cebada)*, Oryza* (arroz)*, Triticum* (trigo)*, Avena* y algunas eudicotiledóneas (Ranunculáceas) o en angiospermas basales (Ninfeáceas) los haces se disponen en dos círculos: el externo con haces pequeños, incluidos en la capa subepidérmica de esclerénquima, y el interno con haces mayores, incluidos en parénquima. Para diferenciar estos cortes es necesario observar los haces vasculares: los elementos del metafloema de los haces de gramíneas son de forma poligonal, y se disponen en forma simétrica y regular;además presentan con frecuencia laguna protoxilemática.

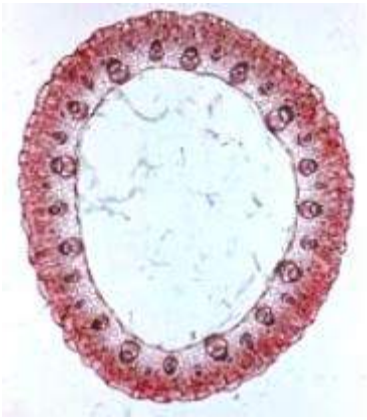
La parte central parenquimática puede ser descripta como médula, y con cierta frecuencia, es hueca; en las Gramíneas la médula se destruye durante el crecimiento sólo en los entrenudos, mientras los nudos la retienen formando los diafragmas nodales.

Triticum, trigo (Monocot.), sector de transcorte de tallo hueco



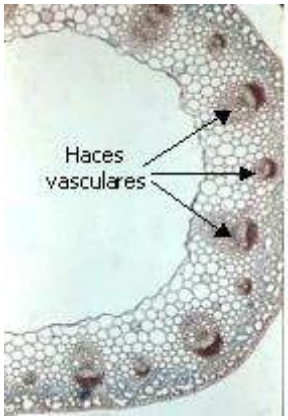
http://www.life.uiuc.edu

Juncus, junco (Monocot.), transcorte de tallo hueco



http://www.stolaf.edu/people/

Ranunculus (Eudicotiled.), sector de transcorte de tallo hueco



http://lifesciences.asu.edu

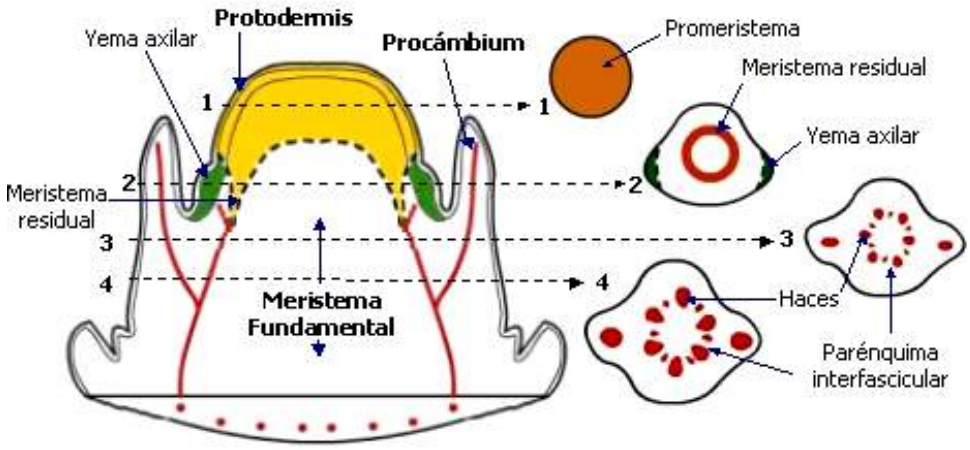
17.5. Sistema Vascular Caulinar y Filotaxis

El cuerpo primario de la planta se origina a partir de los tres meristemas primarios derivados: la **protodermis**, el **procámbium** y el **meristema fundamental**, que originan los tres sistemas de tejidos: dérmico, vascular y fundamental.

En un corte longitudinal, en el ápice mismo se encuentra el protomeristema (1). Por debajo del protomeristema, y por encima de la inserción de los primordios foliares queda un anillo meristemático, el meristema residual (2). En este anillo aparecen los cordones de procámbium (3), por divisiones longitudinales repetidas que forman células alargadas. Las porciones

intermedias, entre los cordones, se diferencian en parénquima interfascicular (4). Un poco más abajo, en el vástago habrá tantos cordones de procámbium como primordios foliares.

Diferenciación del procámbium en corte longitudinal y transcortes de vástago



Se han hecho experimentos eliminando los primordios foliares, y se observó que los cordones de procambium no se diferencian, sino que se formó un anillo continuo de tejido vascular (Rost, 1979).

A medida que los primordios foliares se alargan, también se va diferenciando dentro de ellos el procámbium, en continuidad con el del tallo (corte long.). La diferenciación del procambium es acrópeta en todas las Eudicotiledóneas y Gimnospermas que han sido estudiadas.

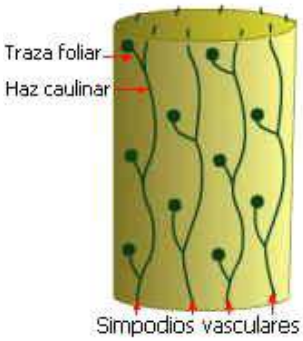
Esto significa que el sistema vascular caulinar se encuentra organizado en relación con las hojas. El número de haces del tallo queda determinado por la **filotaxis**, cuanto más densa es la filotaxis, mayor será el número de haces vasculares en el tallo.
En cada nudo, 1 o más haces vasculares divergen hacia las hojas, a partir de los haces del tallo, formando las trazas foliares. Los haces desde los que nacen las trazas foliares se llaman haces caulinares o axiales. La combinación de haces caulinares y trazas foliares se denomina **simpodio vascular**.

El vástago puede presentar dos tipos de organización vascular:

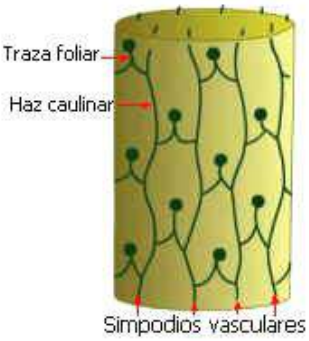
1) **Sistema vascular abierto.** Este tipo de organización se encuentra en las coníferas y en muchas eudicotiledóneas: los simpodios vasculares están libres entre sí, constituyen unidades independientes del sistema, no están interconectados por tejido vascular.

2) **Sistema vascular cerrado**. Se encuentra en algunas Gimnospermas y en muchas eudicotiledoneas; cada traza foliar se conecta con 2 simpodios vasculares, o sea que no hay simpodios libres, sino que están interconectados entre sí.

Sistema vascular abierto



Sistema vascular cerrado



Todas las trazas foliares que nacen sobre un mismo simpodio corresponden a hojas que se encuentran situadas sobre el mismo ortóstico o espiróstico, demostrando la íntima relación que existe entre el sistema vascular del tallo y la disposición de las hojas sobre el mismo.

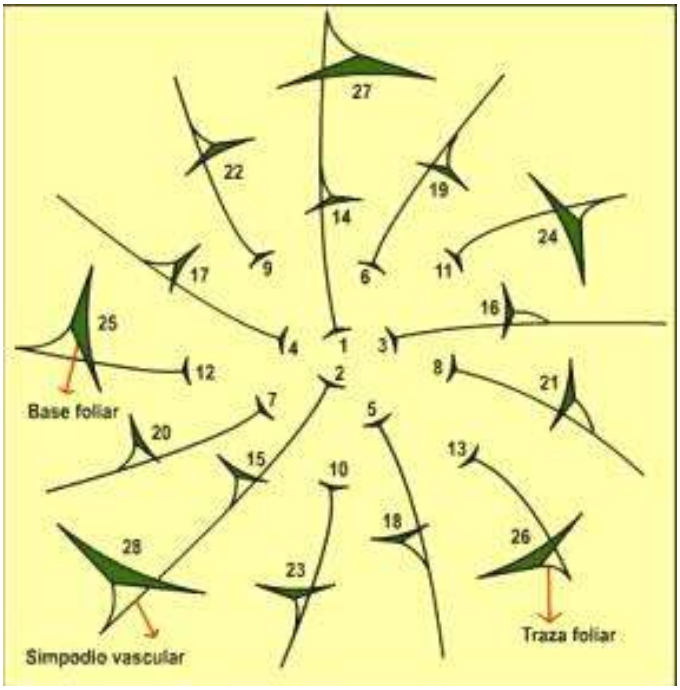
Sequoia sempervirens, secuoya roja

Á

Relación de la filotaxis con los simpodios vasculares





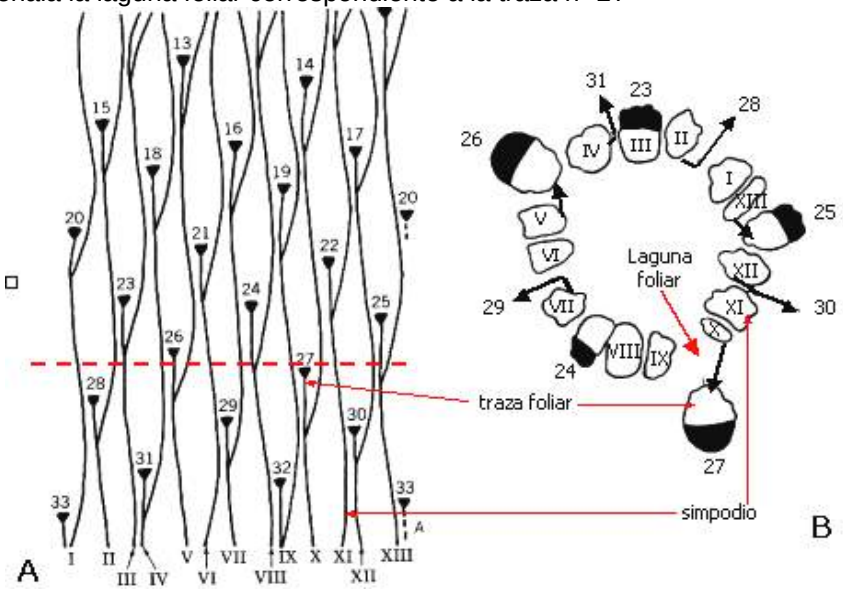


Esquema modificado de Esau, 1965

El denominador de la **fracción filotáctica** indica el número de simpodios en el tallo, y el numerador es el número de simpodios que se cuentan desde el simpodio sobre el que se encuentra una hoja hasta el simpodio en el que se encuentra la próxima hoja siguiendo la **espira generatriz**. Esta relación se mantiene tanto en sistemas vasculares abiertos como en sistemas cerrados. La única excepción entre 100 especies estudiadas fue *Kalanchoe tomentosa* (Kirchoff 1984).

Una **traza foliar** se extiende desde su conexión con un haz caulinar hasta su ingreso en la hoja. Se reconoce en el corte transversal porque el haz vascular tiene más elementos del xilema y éstos son de mayor diámetro; las células del parénquima vascular pueden estar diferenciadas como células de transferencia.

Sistema vascular primario de *Abies concolor*, abeto (Gimnosperma)
A, sistema vascular cortado longitudinalmente y extendido.
B, transcorte a la altura indicada en A con línea quebrada. Las flechas negras indican las conexiones entre los simpodios vasculares y las trazas foliares.
La flecha roja señala la laguna foliar correspondiente a la traza nº 27

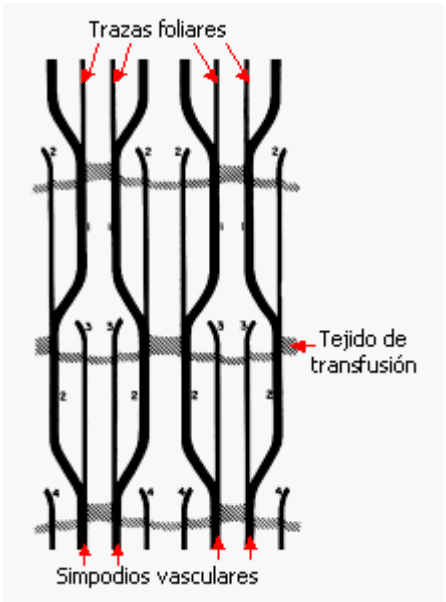


Modificado de Esau 1977

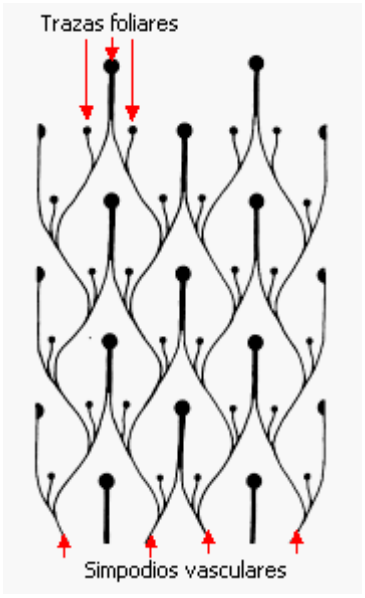
La longitud de las trazas foliares puede variar desde menos de un entrenudo (coníferas) hasta muchos en especies de Eudicotiledóneas. En algunas especies de *Serjania* las trazas recorren el tallo a lo largo de 17 nudos antes de entrar a las hojas. En algunas familias pueden confundirse con haces corticales, y su presencia le da al transcorte de tallo aspecto de Monocotiledónea.

En varias Pteridofitas, en *Ginkgo biloba* y en *Ephedra* (Gimnospermas) y algunas Eudicotiledóneas cada hoja está inervada por dos trazas provenientes de simpodios vasculares diferentes.
En la mayoría de las Eudicotiledóneas cada hoja presenta tres trazas foliares.

Ephedra: sistema vascular abierto, cada hoja con dos trazas foliares.



Cercidiphyllum (Eudicotiledónea): sistema cerrado, c/hoja con tres trazas foliares



Esquemas de Beck 1982

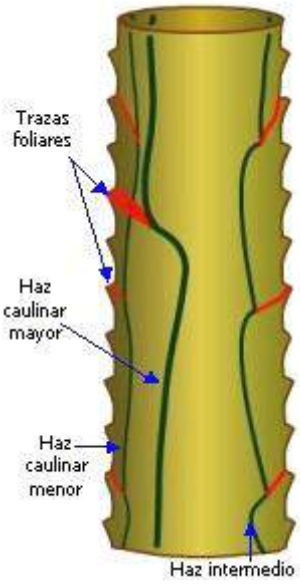
En las monocotiledóneas, que presentan varios ciclos de haces vasculares en corte transversal, también se puede seguir el curso de los haces vasculares en los tallos en corte longitudinal. Hay dos o tres tipos de haces vasculares: los haces caulinares **mayores** o centrales siguen un trayecto sinuoso: cada haz se mueve lentamente hacia el centro del tallo, y al llegar al punto más interno,

se tuerce bruscamente hacia afuera, al tiempo que se divide en dos ramas, una que constituye una traza foliar que entra en la hoja, y otra que se continúa como haz caulinar. La última vuelve a dirigirse lentamente hacia dentro. Como se ve, también constituyen simpodios vasculares. Los haces **menores**, periféricos, originan trazas foliares de menor calibre, y lo hacen más frecuentemente que los mayores.

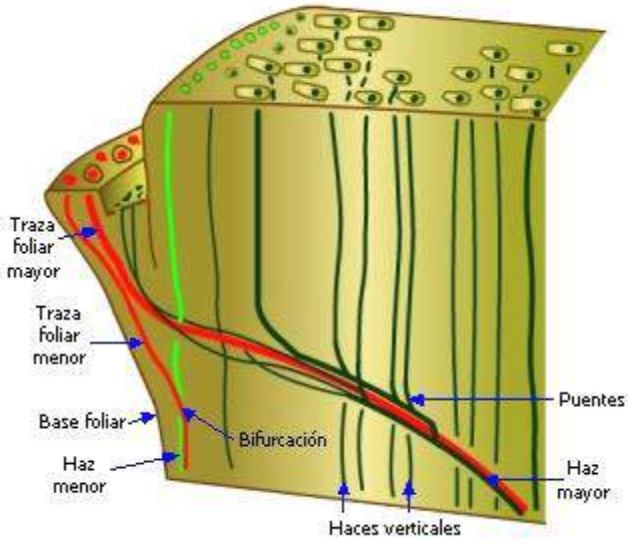
La conexión vascular entre hojas y tallo es muy compleja, cada hoja tiene muchas trazas: las principales provienen de los haces mayores, y las secundarias de los haces menores.
Ciertas gramíneas tienen un tercer tipo de haces, **periféricos**, delgados, de trayecto casi horizontal, llamados puentes, que conectan entre sí los haces foliares a la altura de los nudos. Se originan a partir de los haces caulinares mayores antes de que estos inicien la incurvación.

Sistema vascular caulinar de Monocotiledóneas en *Rhapis excelsa* (Palmae)

Diagrama del curso longitudinal de los haces



Detalle de la separación de las trazas foliares y los haces caulinares

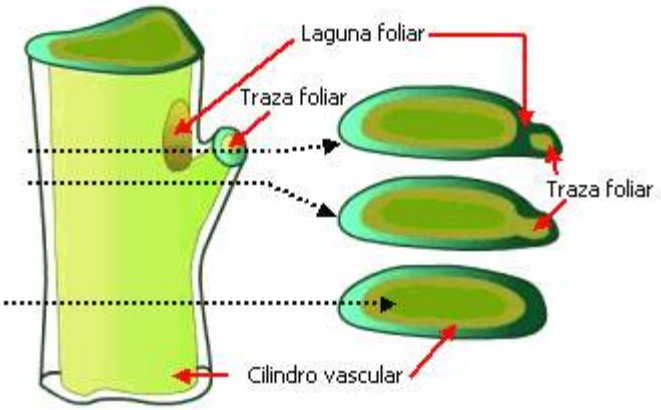


Adaptado de Esau, 1977

17.6. Trazas y Lagunas foliares

En los nudos, donde una traza foliar se aleja del cilindro vascular hacia la hoja, hay una región parenquimatosa inmediatamente por encima de la traza, que recibe el nombre de **laguna foliar.**

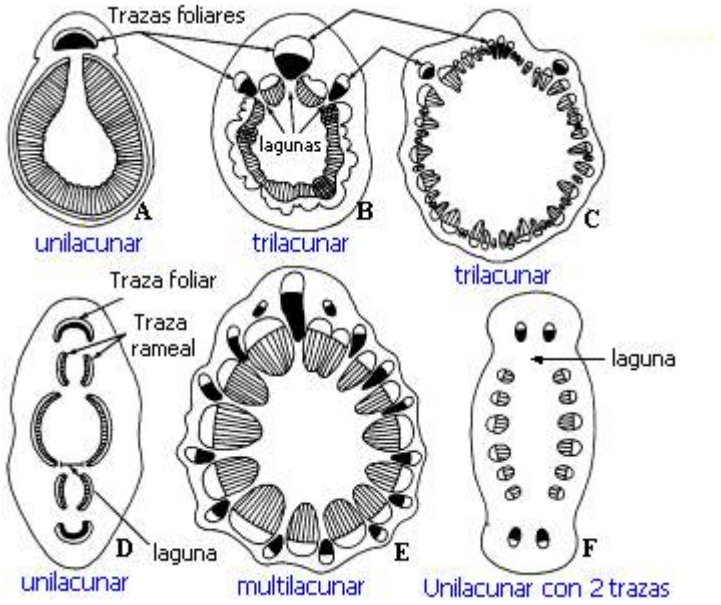
Esquema tridimensional de traza y laguna foliar



Si el sistema vascular es cerrado, las lagunas quedan bien demarcadas, pero si el sistema es abierto, las regiones interfasciculares confluyen con la laguna, y en estos casos su delimitación es arbitraria.

En algunas Pteridofitas hay nudos sin lagunas, en la mayoría de las Espermatófitas hay nudos unilacunares con una sola traza, también hay nudos trilacunares con tres trazas foliares.
Los números de trazas y lagunas varían en diferentes plantas, determinando distintos tipos de estructura nodal. Hay nudos unilacunares (*Linum* y *Spiraea*), trilacunares con 3 trazas, una central y dos laterales (*Salix, Aristolochia*), o multilacunares, con varias lagunas y trazas (*Rumex*, monocotiledóneas).

Estructura nodal de Eudicotiledóneas en transcortes de tallo
A, *Spiraea*. B, *Salix*. C, *Brassica*. D, *Veronica*. E, *Rumex*. F, *Clerodendron*



Esquemas de Esau 1977

17.7. Concepto de Estela

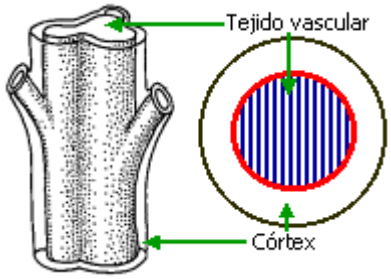
El sistema formado por los tejidos vasculares en el eje de la planta: tallo y raíz se denomina **estela**. Este concepto se elaboró para estudiar las relaciones y homologías en la estructura del vástago de diferentes grupos de plantas.

Hay tres tipos básicos de estela según la distribución relativa del sistema vascular y el sistema fundamental de los ejes en estado primario de desarrollo: protostela, sifonostela y eustela, cada uno con variantes.

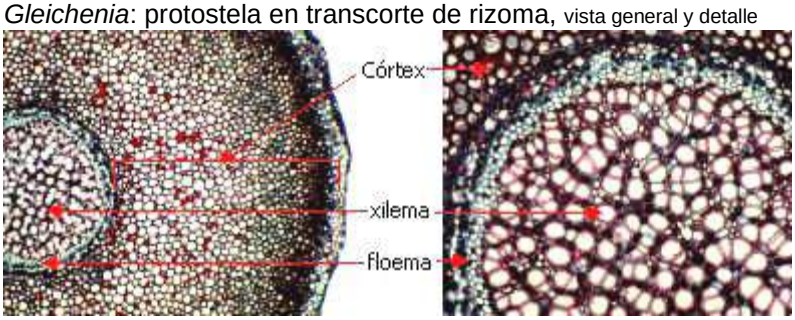
1) PROTOSTELA

Es una columna sólida de tejidos vasculares ubicada en posición central. Es el tipo más simple y el más primitivo filogenéticamente, se la encontró en plantas fósiles como *Psilophyton*, Pteridófita de la era Paleozoica. Se encuentra en algunas Pteridófitas actuales, como *Psilotum*, *Gleichenia*, también en tallos de angiospermas acuáticas (hidrófitas sumergidas) y en raíces primarias de plantas con semillas.

Protostela: esquemas



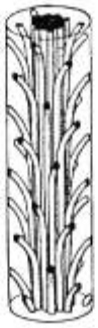
Gleichenia: protostela en transcorte de rizoma, vista general y detalle



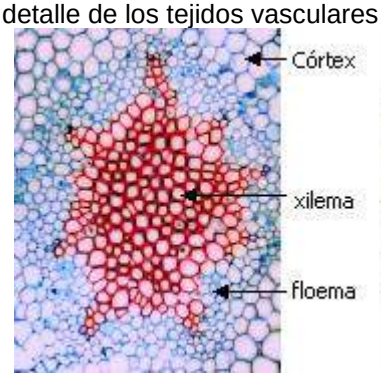
Imágenes de http://www.dipbot.unict.it/tavole/indice.html

Variantes de protostela: cuando la columna de xilema tiene forma estrellada en transcorte, recibe el nombre de **actinostela**. Cuando el xilema está fraccionado en varias placas, se habla de **plectostela**.

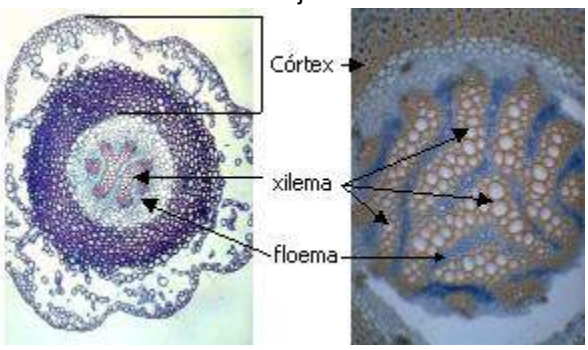
Actinostela: esquema



Actinostela en tallo de *Psilotum* detalle de los tejidos vasculares



Plectostela en *Lycopodium,* transcorte de tallo y detalle de los tejidos vasculares



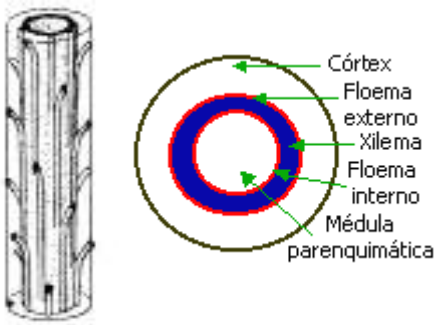
Fotos de http://www.dipbot.unict.it/tavole/indice.html

2) SIFONOSTELA

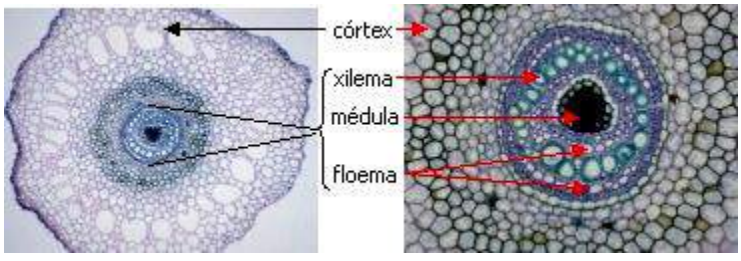
El sistema vascular tiene forma de tubo, envolviendo una médula parenquimática. No presenta lagunas foliares. Según la posición del floema, se distinguen dos tipos:

Sifonostela anfifloica: con floema por fuera y por dentro, sin lagunas foliares. Es exclusiva de Pteridofitas (Gleicheniaceae, Schizaceae, Marsileaceae).

Sifonostela anfifloica:esquemas



Marsilea quadrifolia, trébol de agua: sifonostela anfifloica en transcorte de tallo, vista general y detalle de la estela

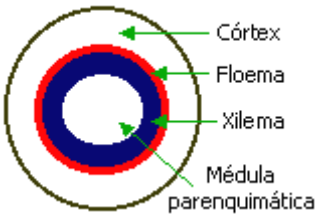


Fotos de http://www.dipbot.unict.it/tavole/indice.html

Sifonostela ectofloica: el floema se encuentra por fuera del xilema, se encuentra en los tallos de algunas Pteridófitas y en raíces de Espermatófitas. En los ejes de algunas angiospermas leñosas

los haces vasculares se encuentran tan próximos entre sí que parecen formar una sifonostela ectofloica, que fue denominada como **pseudosifonostela** (Beck, 1982).

Sifonostela ectofloica: esquema



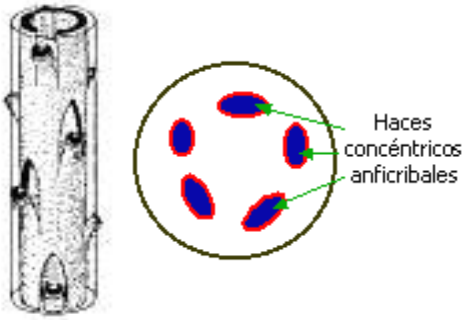
Osmunda regalis, pteridofita nativa: planta y sifonostela ectofloica en transcorte de tallo



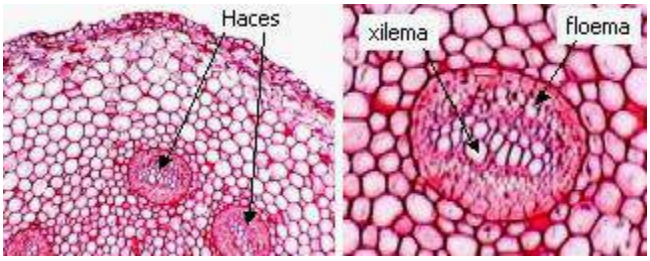
Imágenes: http://www.biologie.uni-hamburg.de; www.dipbot.unict.it/tavole/index.html

Variantes: La **dictiostela** es una sifonostela anfifloica con lagunas foliares muy grandes, que están superpuestas o solapadas. El sistema vascular, visto a lo largo, parece una red cilíndrica. En corte transversal cada segmento es un haz vascular concéntrico perifloemático. Se presenta en *Polypodium, Microgramma, Dryopteris* y otras especies.

Dictiostela: esquemas



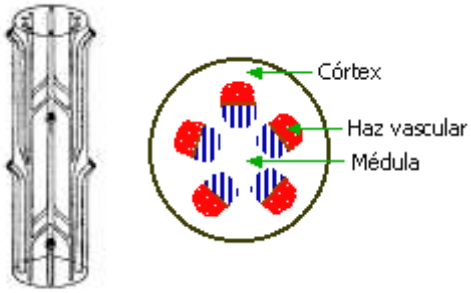
Microgramma vacciniifolia, dictiostela en transcorte de tallo y detalle de haz perifloemático



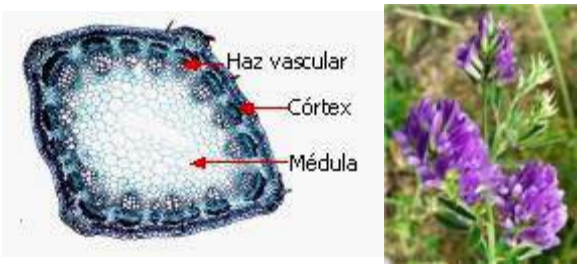
3) EUSTELA

El sistema vascular consta de haces vasculares organizados en simpodios, dispuestos alrededor de una médula. Las lagunas foliares pueden o no estar delimitadas (Gimnospermas, eudicotiledóneas), según que el sistema vascular sea cerrado o abierto. Los haces vasculares son abiertos, con cámbium fascicular, ya que la mayoría de estas plantas presenta crecimiento secundario.

Eustela: esquemas



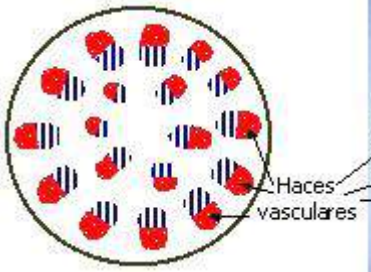
Medicago sativa, alfalfa, estela en transcorte de tallo y foto de la planta



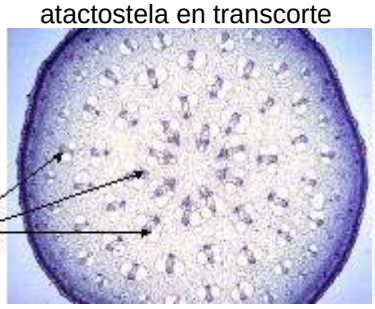
Fotos de http://botit.botany.wisc.edu/courses/ y

3a. Atactostela. Es una variante de la eustela, característica de las Monocotiledóneas, con haces vasculares colaterales o concéntricos esparcidos regularmente en todo el tallo debido a su recorrido longitudinal sinuoso. Los haces vasculares son cerrados, ya que este grupo de plantas no presenta crecimiento secundario.

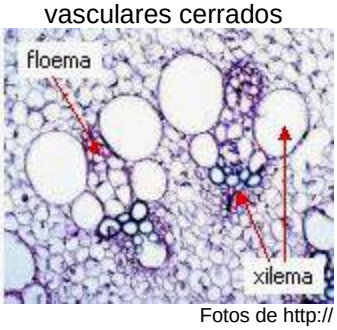
Atactostela: esquema



Asparagus, espárrago: atactostela en transcorte



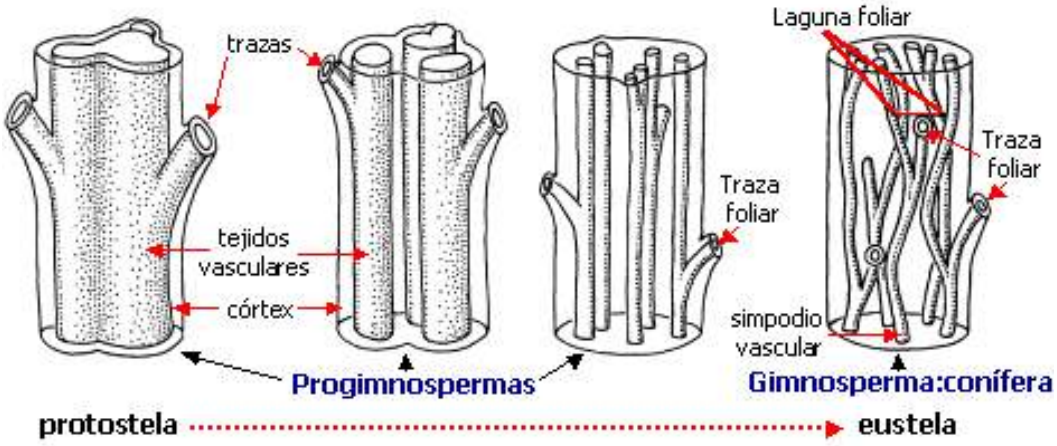
Detalle de los haces vasculares cerrados



Fotos de http://

Actualmente se sabe que la estela de las plantas con semilla (Espermatófitas) no ha evolucionado a partir de la sifonostela de los helechos, sino que se formado por fragmentación de una protostela, del tipo hallado en las primeras plantas con semilla (Progimnospermas) **Eustela

Diagramas de la probable evolución del sistema vascular primario de las plantas con semilla

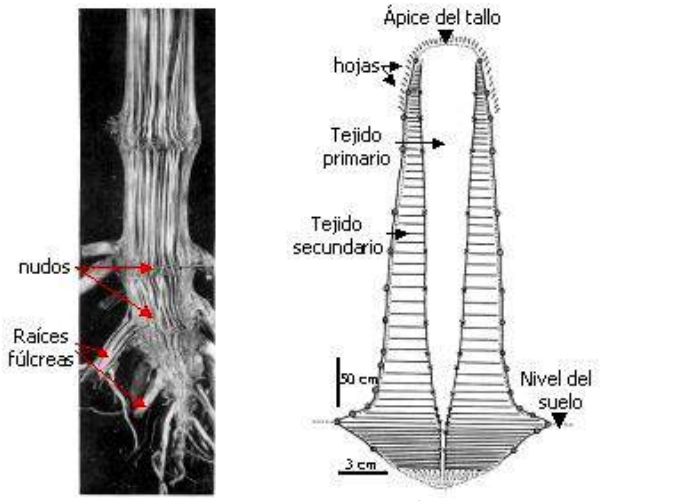


Imágenes de Esau 1977

17.8. Engrosamiento primario

El tallo crece en grosor gracias a dos procesos: engrosamiento primario y engrosamiento secundario.

Estructura del tallo en cortes longitudinales
Tallo de *Zea mays* y esquema de *Cordyline australis*



Imágenes de Esau 1972 y 1977

Durante el engrosamiento primario el tallo adquiere forma obcónica, porque los últimos entrenudos formados son más anchos que los primeros.

En muchas monocotiledóneas como el maíz, por ejemplo, se originan **raíces fúlcreas** en los nudos basales para compensar esa diferencia.

Si este crecimiento continuara indefinidamente, el eje sería muy inestable, y es por eso que en la mayoría de las eudicotiledóneas y en algunas monocotiledóneas como *Cordyline australis* el crecimiento secundario estabiliza al eje por un aumento del grosor que comienza desde la base

MONOCOTILEDONEAS ARBORESCENTES SIN CRECIMIENTO SECUNDARIO

Las monocotiledóneas arborescentes como las palmeras, alcanzan su diámetro definitivo en sus primeros años exclusivamente por engrosamiento primario. El tallo primario temprano, que queda bajo el nivel del suelo, es obcónico, engruesa progresivamente formando entrenudos muy cortos. En el meristema apical, por debajo de la túnica, se localiza un manto meristemático circular, llamado **meristema de engrosamiento primario** que se ensancha debajo de los primordios foliares por continuas divisiones periclinales de sus células. Como consecuencia, el ápice toma la forma de un cráter al cabo de algún tiempo.

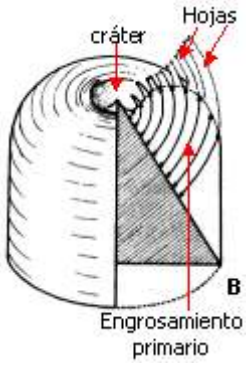
Recién cuando el tallo alcanza su diámetro definitivo comienza a crecer en longitud desarrollando entrenudos largos. Así forman las palmeras su tallo columnar, el estípite, y de la misma forma, en períodos más cortos, se forma el tallo de las gramíneas. Este tipo de crecimiento se da también en Cycadales y Eudicotiledóneas columnares con tallos carnosos (Mauseth) **Esau 15.21 - * Nultsch 81.

Crecimiento primario de palmeras, monocotiledóneas arborescentes

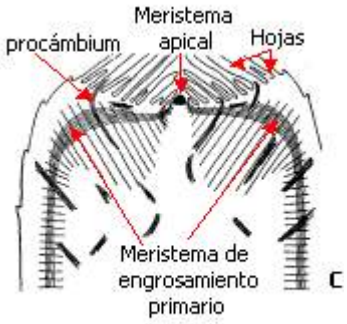
Desarrollo inicial del tallo



Cono vegetativo: esquema tridimensional



Meristema de engrosamiento en corte longitudinal de tallo



Algunas palmeras tienen también engrosamiento secundario difuso por expansión y divisiones lentas de los tejidos fundamentales. En la base aumenta el diámetro por nacimiento de raíces adventicias profundamente asentadas que empujan los tejidos del tallo hacia afuera (Mauseth, 1988).

Glosario

Acrópeta: desarrollo desde la base hasta el ápice.

Córtex: corteza.

Diafragma: tabique divisorio de un espacio hueco.

Endodermis: el estrato celular más interno de la corteza primaria, tanto en los tallos y rizomas como en las raíces.

Filotaxis: ordenación de las hojas sobre el tallo.

Haz vascular: cordón de tejido que contiene xilema primario y floema primario (y procámbium si todavía existe), frecuentemente rodeado por una vaina de parénquima o fibras.

Médula: dícese de la porción central de los tallos de eudicotiledóneas, gimnopermas y en algunas pteridófitas. Está compuesta por parénquima fundamental y ocupa la parte interna del cilindro central, limitada al exterior por los haces vasculares.

Simpodio: tipo de ramificación que consiste en una serie de ramas concrescentes unidas por sus extremos en un solo cuerpo axial.

Traza foliar: extensión de un haz vascular que parte del sistema vascular del tallo para ingresar en la hoja.

Bibliografía

Arber A. 1920. Water Plants. Cambridge Univ.Press

Beck C.B., Schmid R. & Rothwell G.W. 1982. Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants. Bot.Rev. 48: 691-815.

Camefort, M. 1972. Morphologie des Végétaux Vasculaires. 2da ed. Doin, Éditeurs.

Esau K. 1965. Vascular differentiation in plants. Holt, Rinehart & Winston. New York.

Esau K. 1972. Anatomía vegetal. Ed.Omega, S.A. Barcelona.

Esau K. 1977. Anatomy of seed plants. 2nd ed. John Wiley & sons, New York.

Fahn A. 1990. Plant Anatomy 4th ed. Pergamon Press.

Kirchoff B.K. 1984. On the relationship between phyllotaxy and vasculature: a synthesis. Bot.J.Linn.Soc. 89: 37-51

Mauseth J.D. 1988. Plant Anatomy. The Benjamin/Cummings Pub.Co., Inc. Menlo Park, California.

Metcalfe C.R. & Chalk L. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, Clarendon Press.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2003. Biology of Plants. Sixth Ed. Freeman and Co. Worth Pub. New York.

Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E., Stockingy C.R. 1979. Botany. A Brief Introduction To Plant Biology. John Wiley & Sons. New York.

Strasburger. 1994. Tratado de Botánica. 8ª ed. castellana. Ediciones Omega S.A.

Strasburger. 2004. Tratado de Botánica. 35a. ed. Omega. Barcelona.

Enlaces recomendados:

Biology Department, Pacific Union College, Angwin, California: www.puc.edu/Faculty/ Gilbert_Muth/botgloss.htm

Botanical Society of America Online Image Collection. http://images.botany.org/ images.html

Histología vegetal. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Agrícola I.N.E.A. Valladolid. España. http://www.inea.uva.es/servicios/histologia/inicio_real.htm

Mauseth J.D. Plant Anatomy Laboratory. Micrographs of plant cells and tissues, with explanatory text. http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/

Photographic Atlas of Plant Anatomy. Biology Department, University of Wisconsin - Stevens Point. http://botweb.uwsp.edu/anatomy/

Smith College, Department of Biological Sciences. http://www.science.smith.edu/departments/Biology/Bio111/xsmith/plants/

The Ohio State University at Lima. Plant Biology. http://www.lima.ohio-state.edu/academics/biology/

Università di Catania. Dipartimento di Botanica. Tavole di Anatomia dei Vegetali Vascolari. http://www.dipbot.unict.it/tavole/index.html

University of Rhode Island. Plant anatomy BIO 311. Thumbnail image list. http://www.uri.edu/artsci/bio/plant_anatomy/index.html

University of Wisconsin. Biology 130 Lab Images. http://biology.uwsp.edu/courses/botlab/

University of Wisconsin. Madison. Department of Botany. Instructional Technology (BotIT) http://botit.botany.wisc.edu/ images/

Virtual Paleobotany Lab. Introduction to Plant Structure. http://www.ucmp.berkeley.edu/IB181/VPL/Ana/AnaTitle.html

http://www.euita.upv.es/varios/biologia/programa.htm

Tema 18: ESTRUCTURA SECUNDARIA DE TALLO

18.1. Estructura secundaria de tallo

La mayoría de las Pteridofitas y Monocotiledóneas conservan la estructura primaria de tallo durante toda su vida. Muchas Pteridofitas extinguidas tenían estructura secundaria, actualmente sólo los géneros *Isoetes* y *Botrychium* presentan algún crecimiento secundario, bastante anómalo en el primer género.

Entre las Monocotiledóneas la estructura secundaria es excepcional, producida por un cámbium de naturaleza diferente. En cambio las Gimnospermas y Eudicotiledóneas leñosas desarrollan estructura secundaria, es decir que se agregan tejidos vasculares y protectores adicionales en tallo y raíz. En las hojas, el crecimiento secundario se reduce al pecíolo y a la vena media.

Los tejidos secundarios se producen en dos meristemas laterales de forma cilíndrica:
1) **cámbium** que origina tejidos vasculares secundarios, y
2) **felógeno** que origina el tejido de protección secundario.

Algunas Eudicotiledóneas herbáceas (Ranunculaceae) o angiospermas basales (Nelumbonaceae, Nymphaeaceae) no producen tejidos secundarios, y su sistema vascular se parece al de las Monocotiledóneas, ya que tienen haces vasculares cerrados dispuestos en dos o más ciclos.

Corte transversal de tallo de *Ulmus pumila* (olmo)

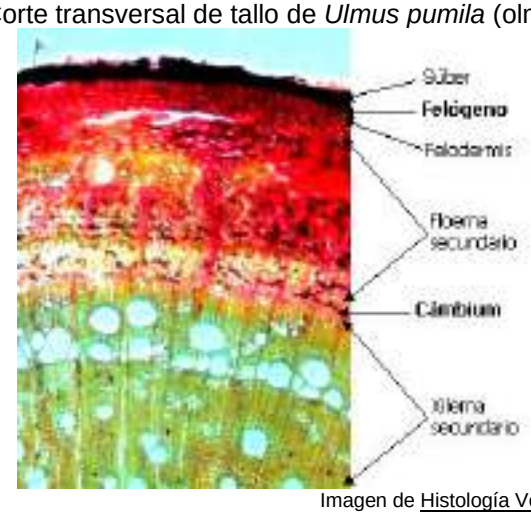
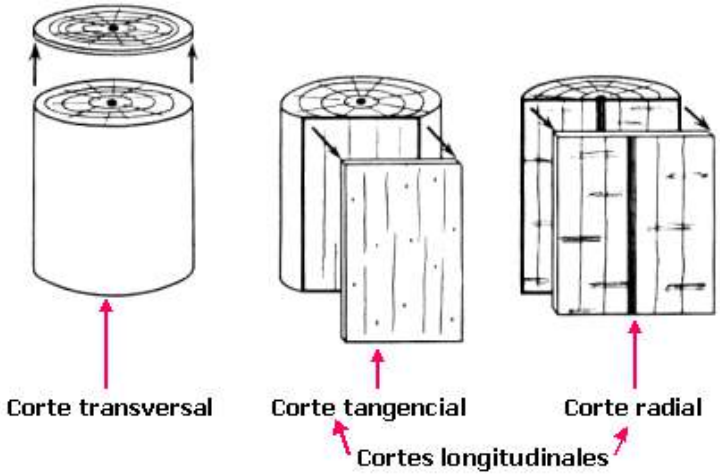


Imagen de Histología Vegetal

La estructura secundaria de tallo se estudia observando el tronco según 3 planos de corte: **transversal**, **longitudinal radial** y **longitudinal tangencial**.

Planos de corte para estudiar la estructura secundaria



Esquemas de Camefort

CÁMBIUM

ORIGEN

Una vez terminado el crecimiento primario de la planta, parte del procámbium permanece en estado meristemático en los haces conductores, y luego se convierte en cámbium. Este cámbium se denomina **fascicular** porque se encuentra en los haces vasculares primarios. Los arcos de cámbium fascicular son luego conectados por el cámbium **interfascicular**, que se forma por desdiferenciación de células del parénquima interfascicular. Esta desdiferenciación comienza cerca de los haces conductores y enseguida se extiende lateralmente hacia el parénquima interfascicular.

Origen del cámbium en el tallo (esquemas de transcortes y detalles)

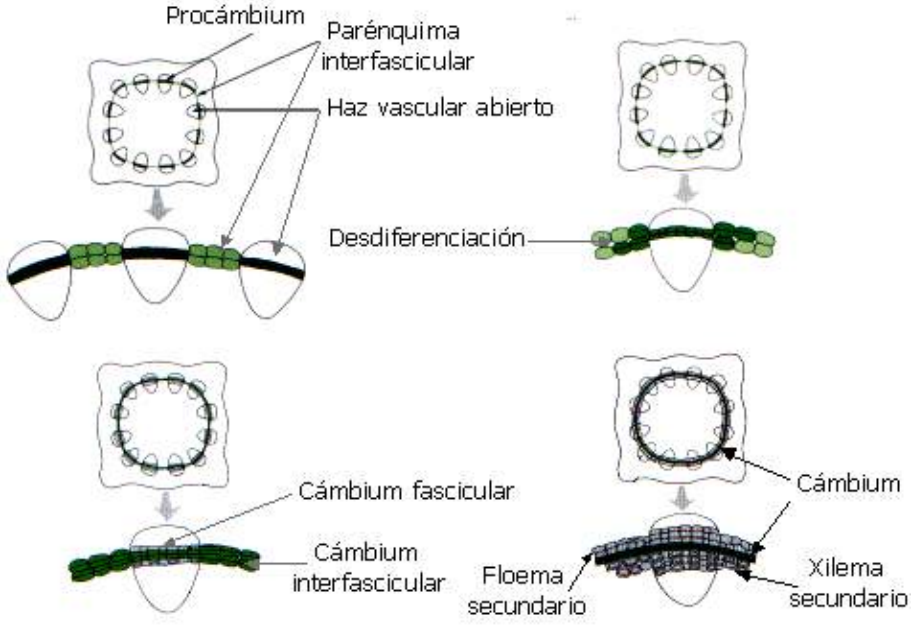


Imagen de Rost 1979

FORMA Y LOCALIZACION

El cámbium se halla localizado entre el floema y el xilema secundario; en tallos y raíces tiene la forma de un cilindro, en las hojas queda reducido a una o varias bandas de células.

Localización del cámbium y los tejidos vasculares en un tronco



Imagen de http://www2.cdepot.net/~walser/worldofscience/index.html

18.2. Tipos de Crecimiento secundario

Se diferencian varios tipos de crecimiento secundario en los tallos, según la morfología del cámbium y el tipo de actividad que desarrolla.

1) **Cámbium cilíndrico**, formado por el desarrollo de cámbium fascicular e interfascicular.

1A) Forma xilema hacia adentro y floema hacia afuera, en toda su extensión . Los tejidos vasculares secundarios forman un cilindro continuo, con radios medulares estrechos. Ej: Gimnospermas: *Pinus*; Eudicotiledóneas leñosas: *Ricinus, Salix, Sambucus, Tilia*; algunas Eudicotiledóneas herbáceas: *Hibiscus cannabinus, Pelargonium, Helianthus*

Tipos de crecimiento secundario en el tallo según la actividad del cámbium

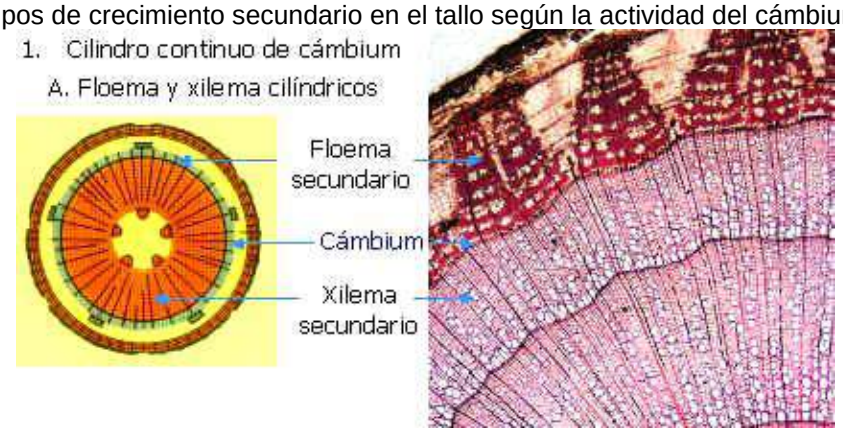


Foto de http://www.uri.edu/.../bio/ plant_anatomy/images/

1B) El cámbium fascicular forma xilema y floema, pero el cámbium interfascicular forma sólo parénquima radiomedular, muy ancho, y por consiguiente los tejidos vasculares secundarios también están divididos en cordones. Es típico de lianas: *Aristolochia, Vitis, Anredera*.

Tipos de crecimiento secundario en el tallo según la actividad del cámbium

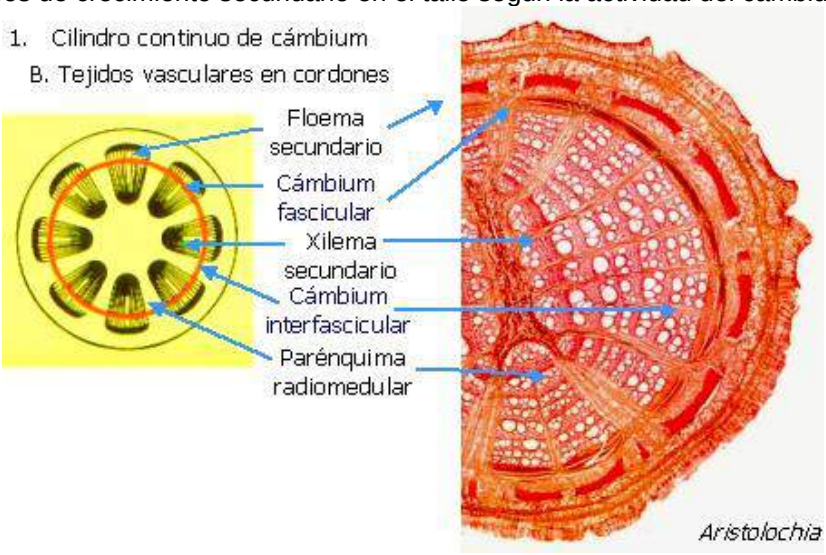
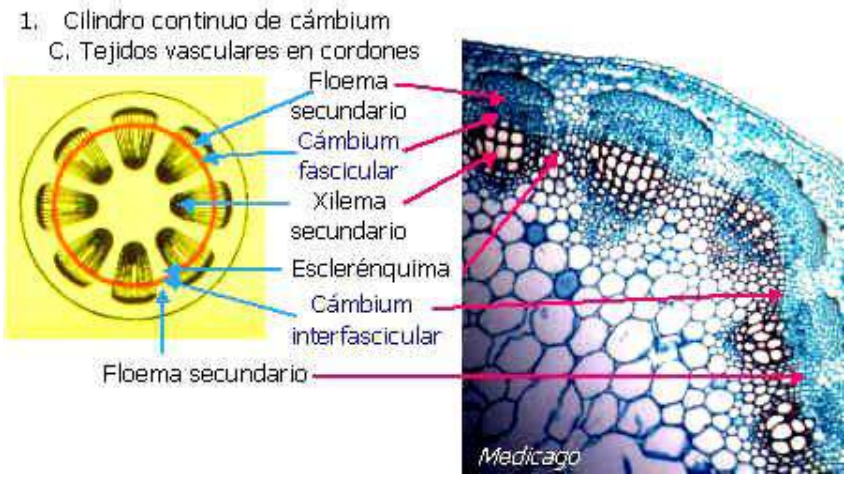


Foto de Marsh Sundberg, http://www.botany.org/PlantImages/

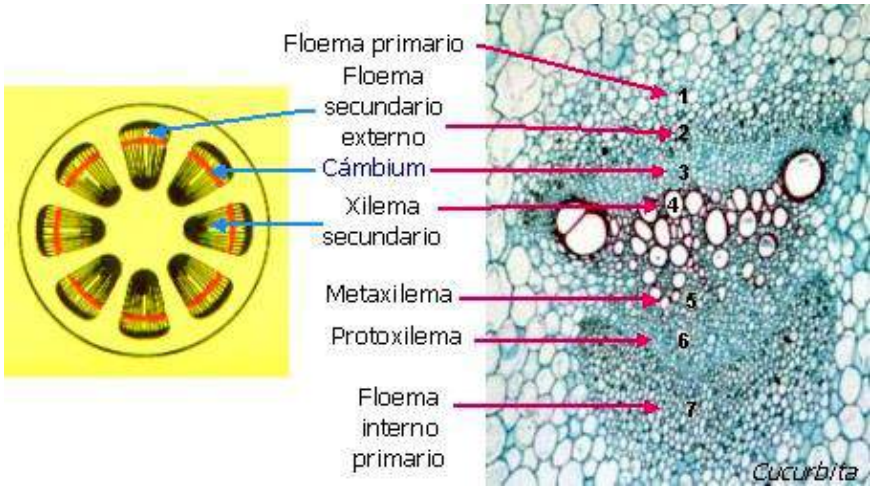
1C) En muchas Leguminosas herbáceas como *Medicago sativa* (alfalfa), *Lotus corniculatus* y Lamiáceas: *Coleus*, el cámbium interfascicular forma principalmente esclerénquima hacia adentro y una pequeña cantidad de floema con escasos elementos cribosos hacia afuera.

Tipos de crecimiento secundario en el tallo según la actividad del cámbium



2) No se forma cámbium interfascicular, solo hay cámbium fascicular; el crecimiento secundario queda limitado a los haces vasculares. Se presenta en algunas eudicotiledóneas herbáceas como *Cucurbita*, en plantas suculentas como las Cactáceas y algunas especies de *Euphorbia*. En *Cucurbita* sólo el floema externo tiene crecimiento secundario.

Tipos de crecimiento secundario en el tallo según la actividad del cámbium
2. Sin cámbium interfascicular: crecimiento secundario limitado a los hacecillos



18.3. Estructura del Cámbium

El cámbium contiene dos tipos de células:

1) **Iniciales fusiformes**: alargadas, aplanadas tangencialmente, aproximadamente prismáticas en su parte media y en forma de cuña en los extremos. El extremo aguzado de la cuña se ve en sección tangencial, y el extremo truncado en sección radial. Originan todas las células del sistema vertical del xilema y floema; su eje mayor se orienta paralelamente al eje mayor del órgano donde se encuentran. En el xilema originan: vasos, traqueidas, fibras y parénquima xilemático. En el floema forman: tubos cribosos, células cribosas, fibras y parénquima floemático.

2) **iniciales radiales**: mucho más cortas, casi isodiamétricas y relativamente pequeñas. Originan las células parenquimáticas de los radios medulares, que componen el sistema horizontal del xilema y el floema.

Tipos de células del cámbium

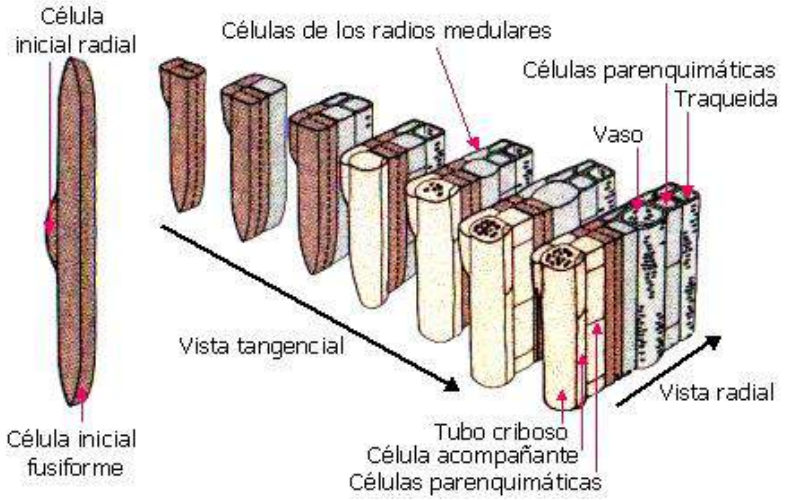


Imagen modificada de Raven 1976

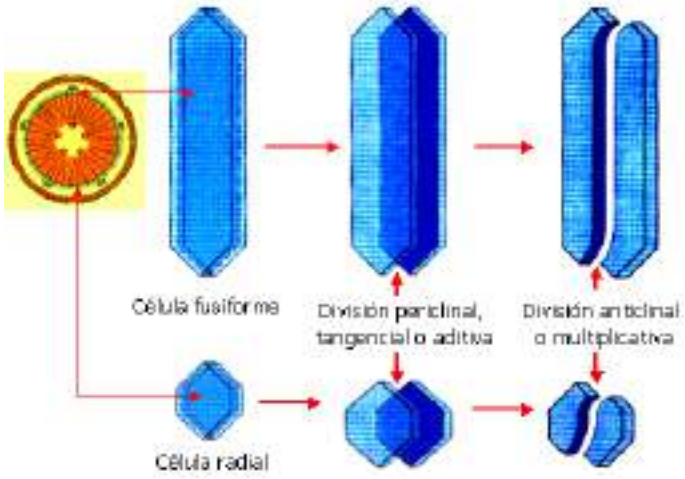
DIVISIÓN DE LAS CÉLULAS INICIALES.

Las células iniciales del cámbium se dividen de dos maneras:

1) **Divisiones aditivas** o periclinales, a lo largo del plano tangencial, para formar células derivadas, que hacia adentro se diferenciarán en células del xilema, y hacia afuera se diferenciarán en células del floema. Estas divisiones son repetidas y ésa es la causa de que las células se dispongan en filas radiales. Pueden ocurrir también en un número variable de células derivadas.
El máximo de divisiones aditivas se alcanza unas pocas semanas después que se reactiva el cámbium.
Tanto en las coníferas como en las eudicotiledóneas el incremento anual de xilema es normalmente más amplio que el correspondiente de floema.

2) **Divisiones multiplicativas**: anticlinales, a lo largo de planos radiales, para aumentar el número de células; como el xilema va creciendo en espesor, el cámbium debe aumentar de circunferencia. En el cámbium estratificado las divisiones son anticlinales radiales (el fragmoplasto y la placa celular van de punta a punta, de modo que las 2 células hijas son de igual longitud). En el cámbium no estratificado las divisiones son anticlinales oblicuas (pseudotransversales, la placa celular va de lado a lado), y las células hijas se alargan por crecimiento apical intrusivo. Las divisiones multiplicativas son más raras en las iniciales radiales que en las iniciales fusiformes.

Tipos de división de las células iniciales del cámbium



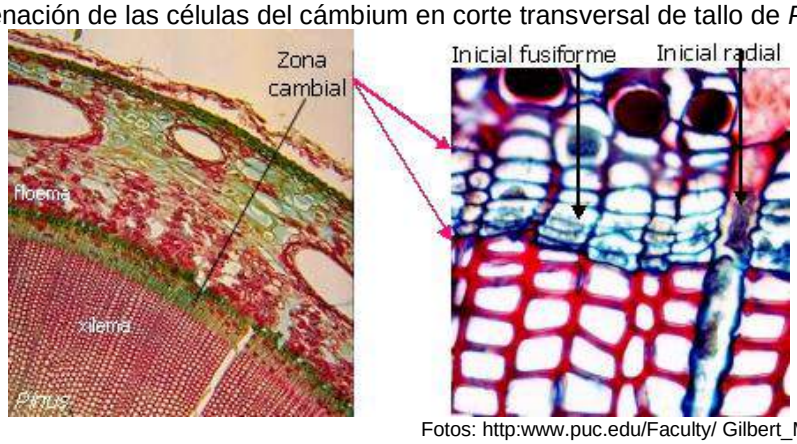
Imágenes modificadas de Raven 2003

Las células iniciales radiales pueden formarse también por divisiones transversales de las iniciales fusiformes. Los radios multiseriados con frecuencia tienen alas uniseriadas, originadas por la conversión de iniciales fusiformes adyacentes en hileras de iniciales radiales. Los radios multiseriados pueden ser partidos por el crecimiento apical intrusivo de las fusiformes.

ORDENACIÓN DE LAS CÉLULAS

El concepto predominante es que las células iniciales se disponen en una sola capa, es decir que en sentido estricto el cámbium es una sola capa de células. Como es muy difícil de establecer cuál es, se prefiere usar la denominación zona cambial, que abarca las células iniciales y sus derivadas indiferenciadas. En sección transversal y en corte longitudinal radial se disponen en series radiales, como pilas de monedas.

Ordenación de las células del cámbium en corte transversal de tallo de *Pinus*

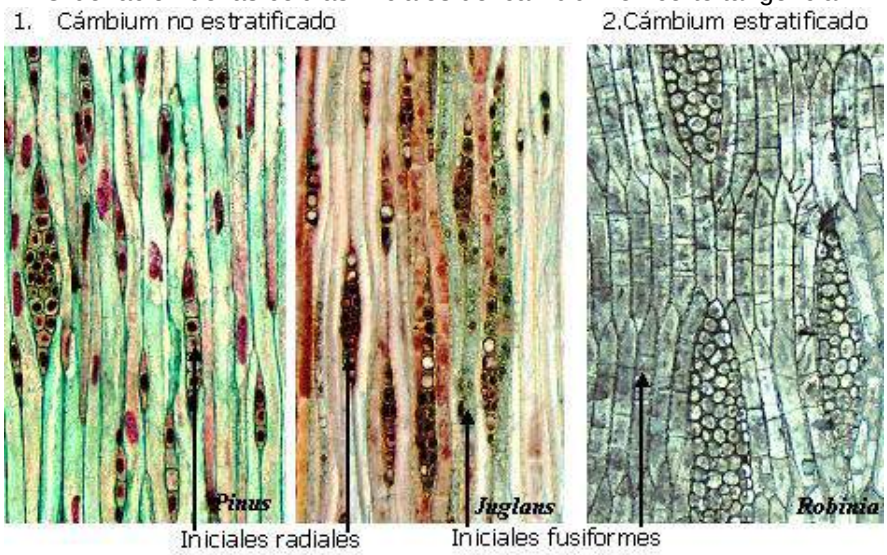


Fotos: http:www.puc.edu/Faculty/ Gilbert_Muth/ y

En sección tangencial las células iniciales muestran dos tipos fundamentales de ordenación:

2) **cámbium estratificado** con células iniciales fusiformes cortas (140-150 µm), y dispuestas en filas horizontales, los extremos de las células de una fila aproximadamente al mismo nivel. Es poco frecuente, se lo considera más evolucionado. Ejs.: *Aeschynomene, Hoheria, Robinia, Scleroxylon*.
1) **cámbium no estratificado** con células iniciales fusiformes largas (320 µm, hasta 8,7 mm en *Pinus*), superpuestas por sus extremos. Filogenéticamente se considera más primitivo

Ordenación de las células iniciales del cámbium en corte tangencial



Fotos de http://www.uri.edu/.../bio/ plant_anatomy/images/

FUNCIONAMIENTO DEL CÁMBIUM

Funcionamiento continuo. Cuando el cámbium tiene funcionamiento continuo, se forma el mismo tipo de leño durante todo el año y en ese caso no hay anillos de crecimiento. La proporción de árboles de este tipo en el bosque húmedo de la India es de 75%, en el Amazonas del 43%. En climas templado-cálidos es menor.
En Amazonas se han hecho controles periódicos del diámetro de árboles marcados y se comprobó que muchas veces no crecen en diámetro durante uno o varios años.

Funcionamiento estacional. En las especies arbóreas que viven en regiones templadas o en climas con estaciones seca y lluviosa marcadas, los períodos de actividad del cámbium alternan con períodos de reposo en el invierno. Durante el reposo invernal, la producción de células nuevas por el cámbium cesa completamente, las células derivadas de xilema y floema maduran y la zona cambial queda reducida a una capa de células, el cámbium en sentido estricto.

Cámbium de *Adansonia digitata* en estado de reposo

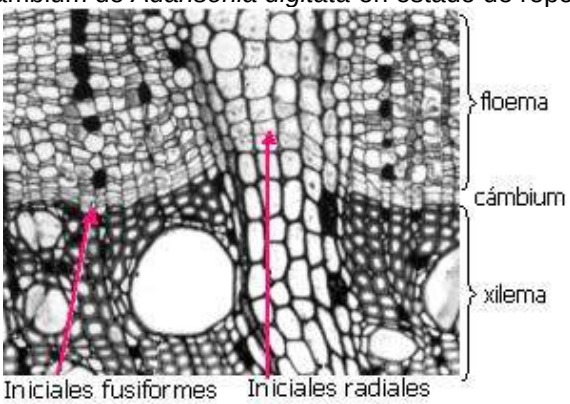


Imagen de Mauseth 1988

CARACTERÍSTICAS CITOLÓGICAS

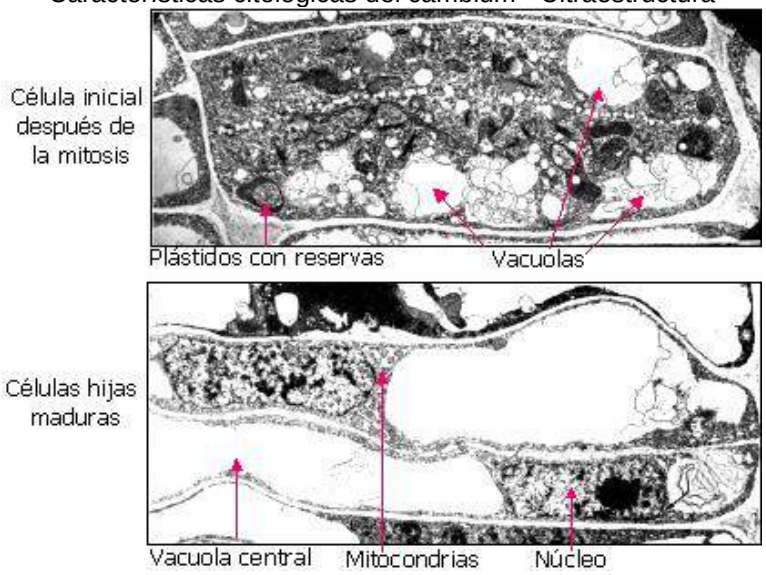
Las células maduras del cámbium son uninucleadas, muy vacuoladas, sus paredes tienen campos primarios de puntuaciones, las paredes radiales son más gruesas que las tangenciales y los campos de puntuaciones son muy notorios; poseen abundantes dictiosomas y retículo endoplasmático rugoso.

Actividad: En primavera, primero se reactiva el metabolismo: se hidrolizan las reservas, se produce la fusión de las vacuolas en una gran vacuola central, se abren los plasmodesmos, se reactiva el transporte simplástico y se recupera la ciclosis. Luego se reinicia la actividad meristemática (Catesson & Lachaud, 1993).
Desde el punto de vista anatómico, la reactivación del cámbium implica: 1) la expansión radial de las células, 2) la ocurrencia de divisiones periclinales. Las divisiones anticlinales tienen lugar al final de la estación, cuando el cámbium alcanzó el espesor mínimo. Aparentemente la hormona auxina, producida en las yemas, estimula la reanudación de la actividad cambial.
Al final del verano, cuando se interrumpen las divisiones mitóticas, los núcleos quedan bloqueados en la fase G1 del ciclo celular, marcando el comienzo de una etapa de metabolismo intenso que dura 2 o 3 meses. Durante esta etapa tienen lugar los siguientes procesos:

a) fragmentación del sistema vacuolar, y disminución de la ciclosis;
b) acumulación de reservas en los plástidos o en las vacuolas; espesamiento de las paredes radiales;
c) disminución de la circulación simplástica, los plasmodesmos se obstruyen con calosa;
d) depósito de nuevas capas de microfibrillas de celulosa y de hemicelulosas, lo que favorece la circulación apoplástica;
e) importante flujo de membranas: el engrosamiento de la pared provoca un aumento de la extensión de la membrana plasmática, lo que se compensa con la formación de acantosomas.

Reposo: Las células parecen inactivas: no hay ciclosis, no hay actividad dictiosómica, no se observa RE rugoso, hay abundantes reservas.

Características citológicas del cámbium - Ultraestructura

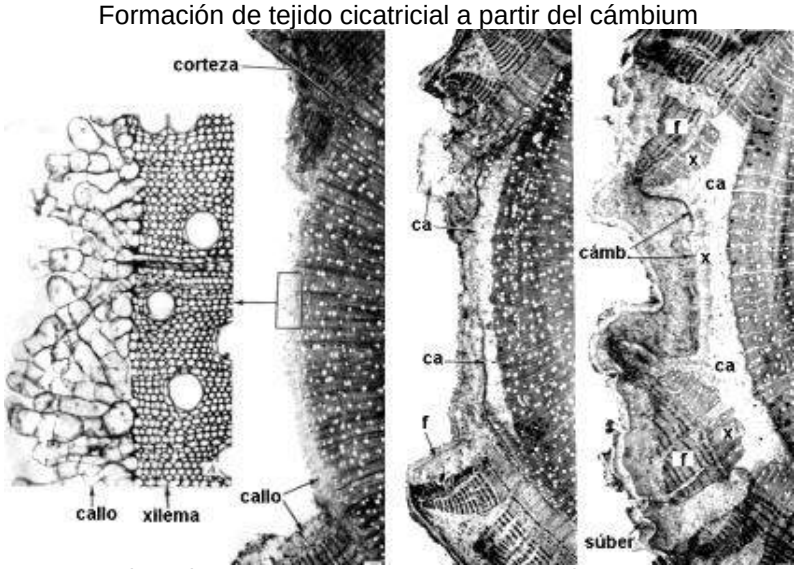


Imágenes de Evert 1970

OTRAS ACTIVIDADES DEL CÁMBIUM

El cámbium es capaz de formar tejido cicatricial en las heridas de los tallos. Se forma una masa parenquimática antiguamente llamada "callo", que se suberifica o desarrolla una peridermis en la superficie.

Formación de tejido cicatricial a partir del cámbium



Refs. ca: callo; cámb: cámbium; f: floema; x: xilema Imágenes de Esau 1972

Aplicaciones. La habilidad del cámbium de sellar heridas se usa ampliamente en las técnicas de injertos. Las dos partes a injertar son "heridas", se abre el eje madre o pie o portainjerto hasta el cámbium, y se prepara el "injerto", que puede ser una yema, o una rama joven. Se las une de manera que el cámbium de la planta madre quede totalmente en contacto con el cámbium del injerto. Cuando las células de ambos cámbiumes comienzan a dividirse forman un callo y se establece así la continuidad entre ambas partes.

Utilidad de la actividad del cámbium en los injertos

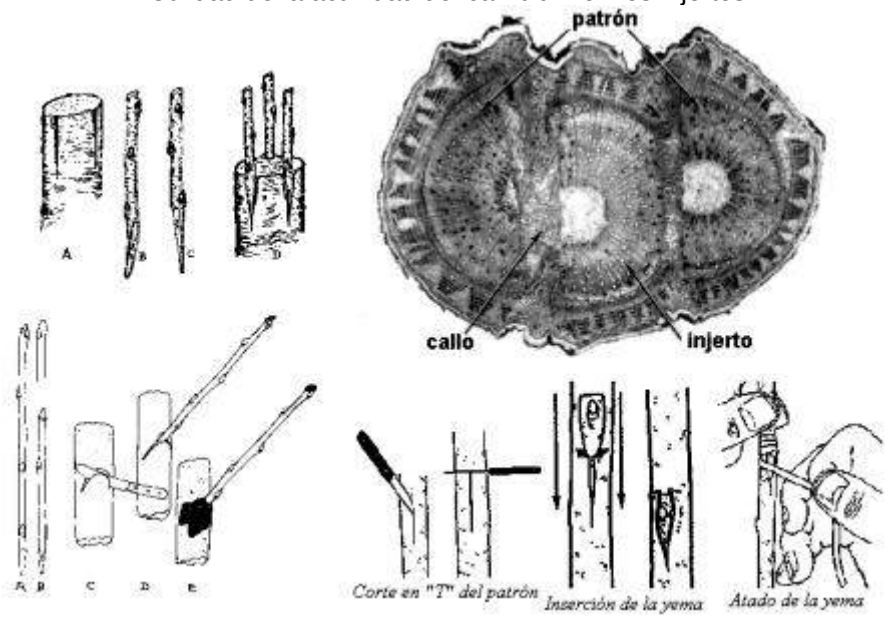


Foto de corte transversal patrón-injerto de Esau 1972

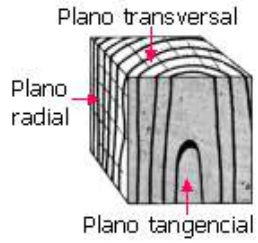
18.4. Estructura del leño

El leño cumple tres funciones: sostén, transporte de agua y almacenamiento de sustancias de reserva. Los nutrientes se mueven de protoplasto a protoplasto a través de los plasmodesmos (**movimiento simplástico**), pasando por los radios medulares del floema secundario a través del cámbium vascular hasta las células vivas del xilema secundario donde se almacenan.

En cambio, el agua pasa básicamente por **movimiento apoplástico** desde el xilema secundario hacia el cámbium y hacia el floema secundario, es decir que se desplaza a través de las cavidades y de las paredes celulares tanto de los radios como de las células muertas.

Una de las características más importantes del leño es la ordenación de sus células en dos sistemas estrechamente relacionados:
1) **sistema vertical** o axial o longitudinal que consta de elementos traqueales muertos y células parenquimáticas vivas, con su eje paralelo al eje del órgano donde se encuentra el xilema.
2) **sistema horizontal** o transversal o radial o radiomedular está formado por los radios medulares. Éstos constan principalmente de células vivas, células parenquimáticas, con sus ejes longitudinales perpendiculares al eje del órgano. Las células vivas de los radios y del sistema axial se encuentran generalmente en conexión formando un sistema continuo, por lo común conectado con las células vivas de médula, floema y córtex. Los radios actúan como centros de almacenamiento de sustancias como almidón y lípidos.

Cubo de leño mostrando los planos de corte

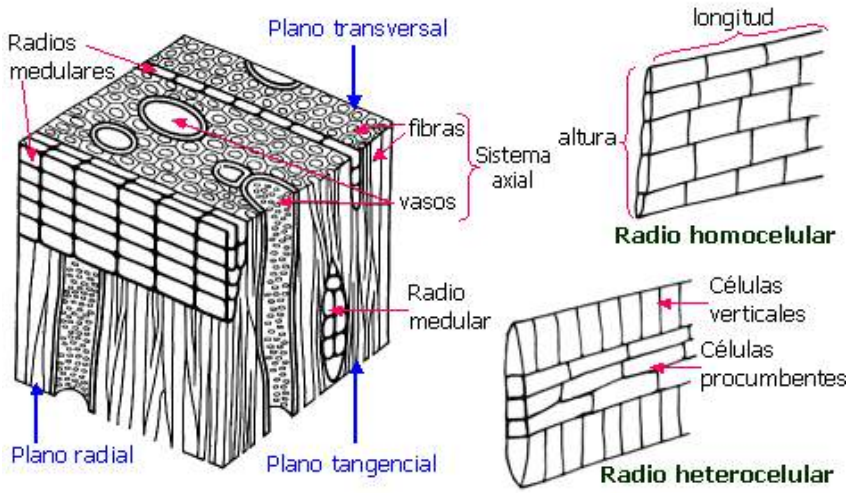


Esquema de Camefort 1972

Las secciones transversales y longitudinales radiales del tallo coinciden con la misma clase de secciones del sistema vertical, pero muestran secciones longitudinales del sistema horizontal.

Si se desea observar el sistema horizontal en corte transversal, se debe hacer un corte tangencial del tallo.

Estructura del leño: sistemas vertical y horizontal



Esquema de Camefort 1972

Las características métricas que se consideran en los radios medulares son: longitud (se mide desde el cámbium hasta el extremo interno), altura (en sentido longitudinal, se observa en corte tangencial y se expresa en número de capas de células o en mm) y anchura (en sentido tangencial, según el número de células).

De acuerdo al número de células en el ancho, los radios pueden ser: uniseriados, biseriados, multiseriados. Los radios multiseriados vistos en corte tangencial de leño (corte transversal de radio) tienen forma fusiforme o lenticular, es decir que se aguzan hacia los extremos.

Según la disposición de los elementos, el leño puede ser **estratificado** y **no estratificado**. El leño estratificado se origina a partir de cámbium estratificado, y el no estratificado a partir de ambos tipos de cámbium, pues la estratificación original puede modificarse por cambios ocurridos durante la diferenciación del xilema. El leño estratificado es característico de muchos árboles tropicales, está asociado con la presencia de vasos cortos.

18.5. Leño de Angiospermas

El leño de Angiospermas es en realidad, el leño de Eudicotiledóneas, pues las Monocotiledóneas no forman un cuerpo sólido de xilema secundario, por lo cual no constituyen fuentes comerciales de madera.

En el **sistema vertical** se observan vasos, fibras y parénquima xilemático. Las traqueidas típicas son escasas. Algunas especies presentan menor número de elementos.

El **sistema horizontal,** los radios medulares, presentan células parenquimáticas.

Leño de Angiospermas = Leño de Eudicotiledóneas en *Cercis siliquastrum*

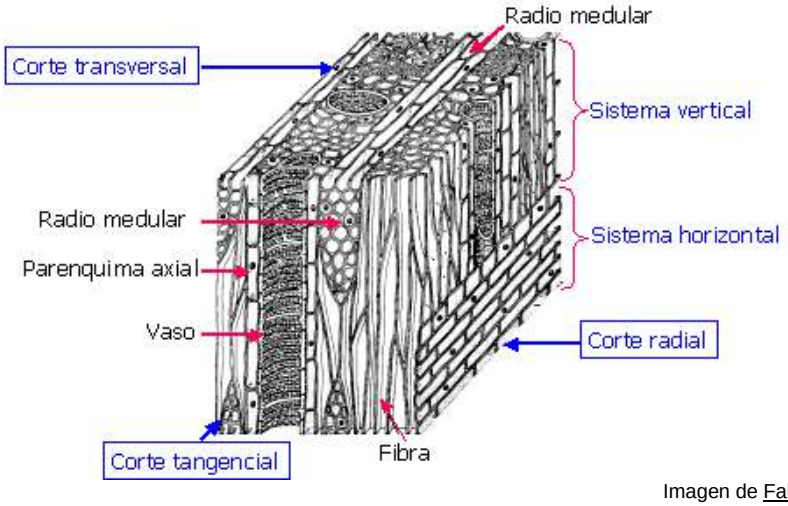
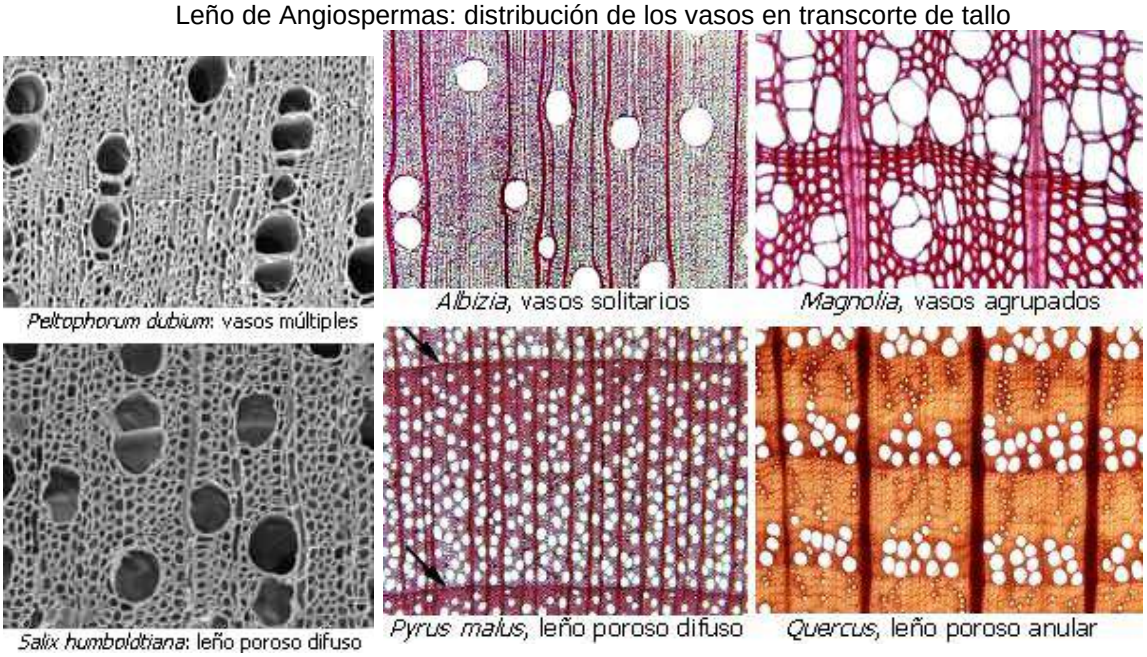


Imagen de Fahn 1990

VASOS

Pueden estar aislados (sección circular o elíptica) o en grupos, múltiples (sección poligonal). Según su disposición, el leño puede ser: **poroso difuso**, con vasos de diámetro similar uniformemente dispuestos en el anillo de crecimiento; **poroso anular**, con vasos de distinto diámetro, los mayores en el leño temprano, más especializado, y muy pequeños o ausentes en el leño tardío.
El transporte de agua ocurre casi exclusivamente en el anillo de crecimiento externo, y es diez veces más rápido que en el leño poroso difuso. Es frecuente que los vasos grandes del leño temprano se ocluyan por tilosis.

Leño de Angiospermas: distribución de los vasos en transcorte de tallo



Fotos MEB: Ana María Gonzalez

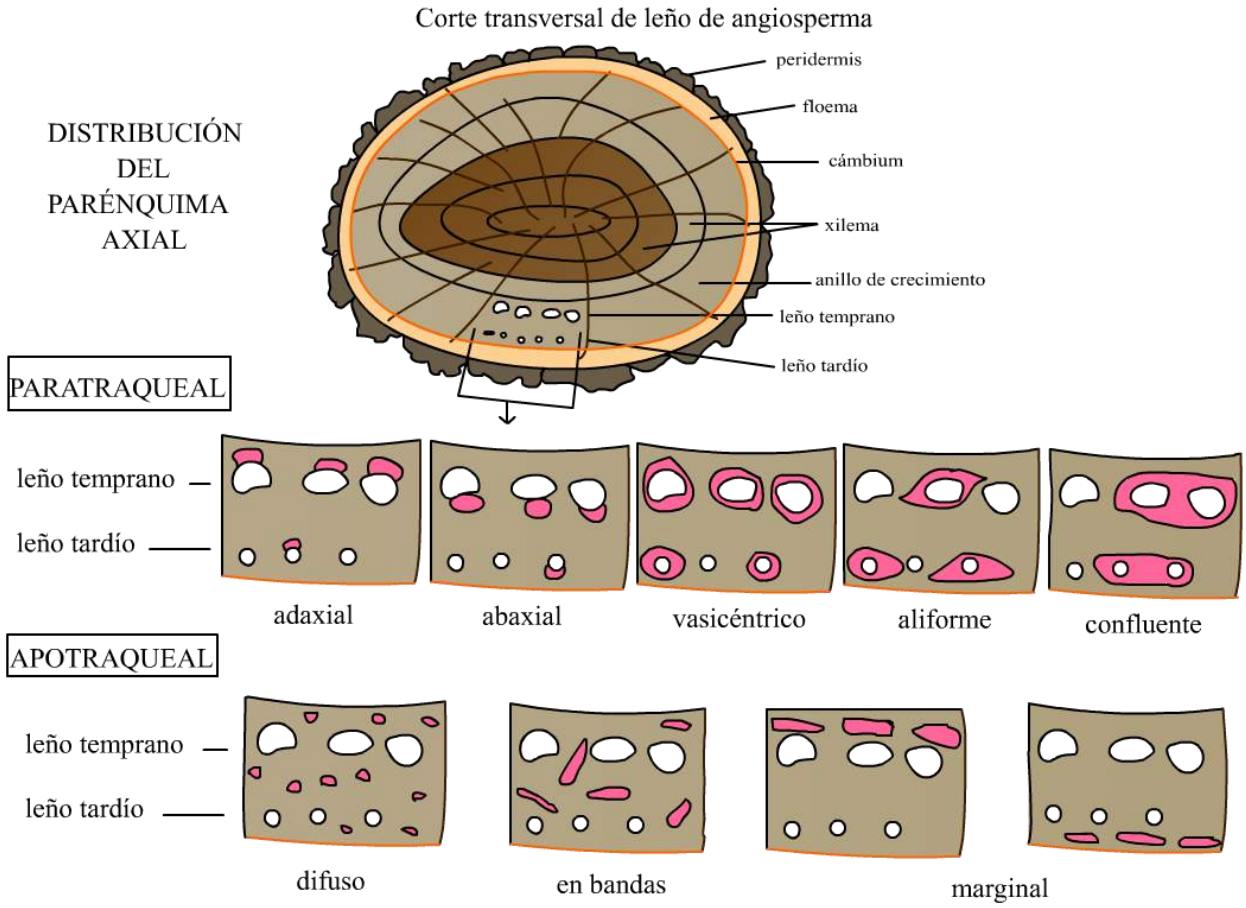
Fotos MO de Mauseth

Algunas especies presentan elementos vasculares fibriformes, con tamaño y forma intermedios entre traqueidas y elementos de vasos: delgados, fusiformes, la placa de perforación es subterminal. Se encuentran especialmente en lianas con vasos dimorfos (unos cortos y muy anchos y otros largos y delgados), aunque también están presentes en las Hydrophyllaceas, familia sin lianas (Carlquist, 1984).

PARÉNQUIMA XILEMÁTICO AXIAL

Es el parénquima presente en el sistema vertical, y puede ser desde nulo a muy abundante. Se denomina **apotraqueal** cuando es independiente de los vasos; según su disposición puede ser difuso, en bandas, marginal inicial o marginal terminal. Si está asociado a los vasos se llama **paratraqueal**, y puede ser unilateral, abaxial o externo, adaxial o interno, vasicéntrico, aliforme, confluente.

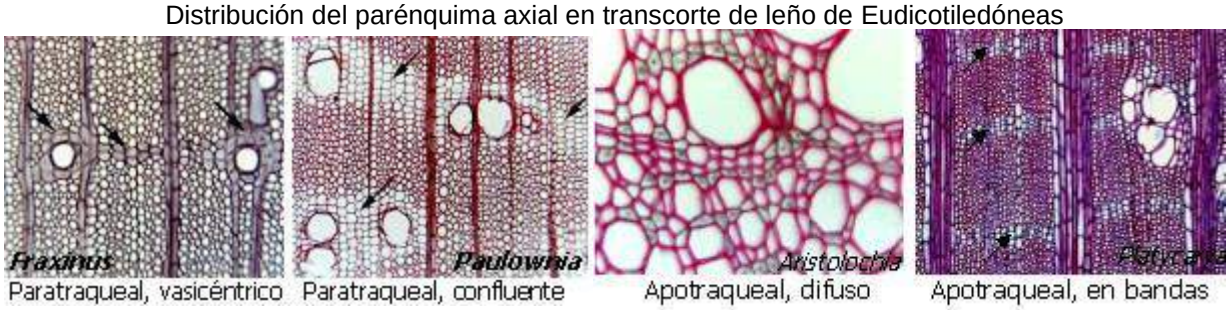
Parénquima axial de leño de Eudicotiledóneas - esquemas en transcorte



Vasos: blanco; parénquima: rosa

Se considera que el parénquima apotraqueal difuso es el más primitivo, a partir del cual se originaron los demás tipos.

Distribución del parénquima axial en transcorte de leño de Eudicotiledóneas



Imágenes de *Fraxinus, Paulownia* y *Aristolochia*: Mauseth; *Platycarya*: f030091.ffpri.affrc.go.jp/. ../search_ex23.html

El parénquima paratraqueal muestra diferencias fisiológicas con el parénquima disperso entre las fibras. Durante la movilización de los carbohidratos almacenados en la primavera, el almidón se disuelve primero en las células paratraqueales que en las dispersas. Las células parenquimáticas paratraqueales tienen una clara relación fisiológica con los vasos.

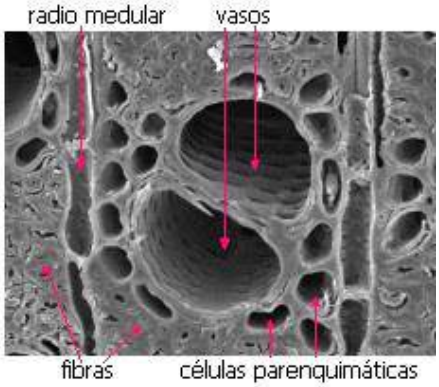
Parénquima paratraqueal en transcorte de leño, fotos MEB

Patagonula americana, guayaibí





Tabebuia heptaphylla, lapacho



TRAQUEIDAS

Las traqueidas típicas son escasas en el leño de eudicotiledóneas.
Las **traqueidas vasculares** son propias del leño tardío de arbustos deciduos por sequía; tienen la misma longitud que los elementos de los vasos del leño donde ocurren, y sus puntuaciones son similares a las de los vasos. Cuando están presentes generalmente no hay fibrotraqueidas, sino fibras libriformes en el leño. Ocurren en familias muy especializadas: Asteráceas, Cactáceas, Elatináceas, Escrofulariáceas.
Las **traqueidas vasicéntricas** aparecen en leño temprano o tardío, siempre están asociadas con los vasos; son amplias, más cortas y con puntuaciones iguales a las de los vasos y más densas que las de las fibrotraqueidas o fibras libriformes que pueden acompañarlas. Se encuentran en árboles o arbustos siempreverdes o deciduos invernales, por ejemplo en algunas Elatináceas (Carlquist, 1984)

RADIOS MEDULARES.

Los radios medulares están formados por células parenquimáticas.

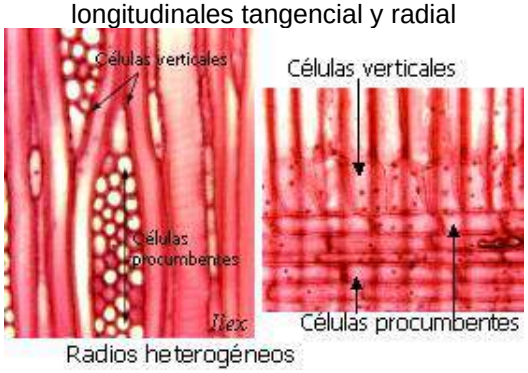
Según la posición del eje mayor de la célula en relación con el eje del tallo, pueden ser **verticales** (si están erguidas) o **procumbentes** (si están horizontales).

Los radios con un solo tipo de células se llaman **homogéneos** u **homocelulares**, mientras los que tienen ambos tipos son **heterogéneos** o **heterocelulares**.

Los radios homogéneos se consideran más evolucionados que los heterogéneos.

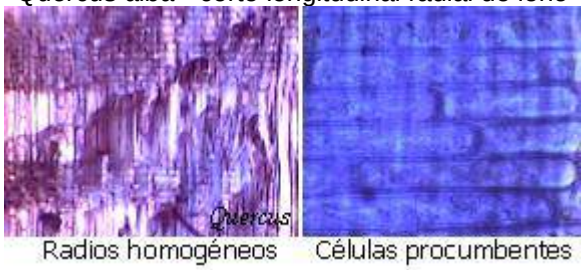
Ambos tipos de radios pueden ser **uniseriados** o **pluriseriados,** según el número de filas de células que presentan en corte tangencial.

Ilex -radios medulares multiseriados en cortes longitudinales tangencial y radial



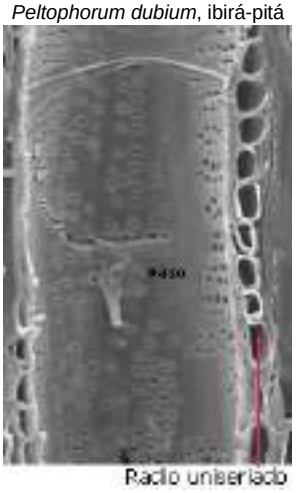
Imágenes de Mauseth

Quercus alba - corte longitudinal radial de leño

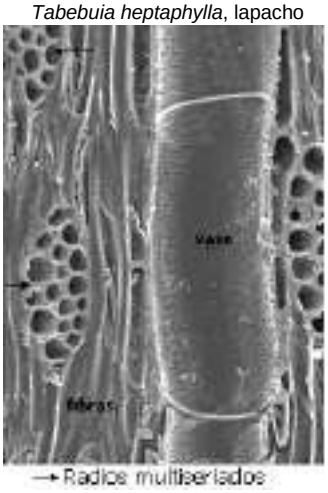


Radios medulares uniseriados y pluriseriados en cortes tangenciales de leño

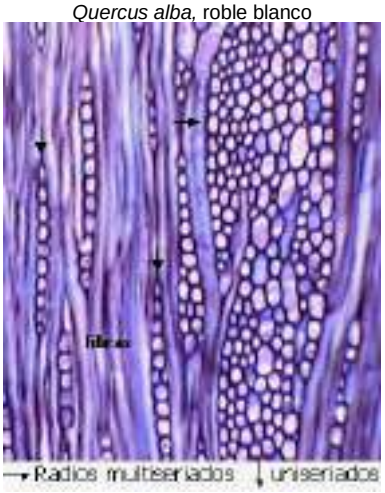
Peltophorum dubium, ibirá-pitá



Tabebuia heptaphylla, lapacho



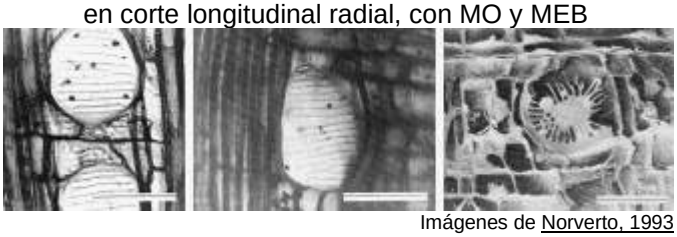
Quercus alba, roble blanco



Algunas células radiales presentan placas de perforación; son células que conectan vasos situados a uno y otro lado del radio.

En *Symplocos uniflora* están confinadas a radios medulares que poseen extensiones largas, uniseriadas. Las placas de perforación pueden ser escalariformes o radiales, y muestran restos de paredes primarias.

Células radiales perforadas de *Symplocos uniflora,* en corte longitudinal radial, con MO y MEB



Imágenes de Norverto, 1993

Radios medulares en transcorte de tallo

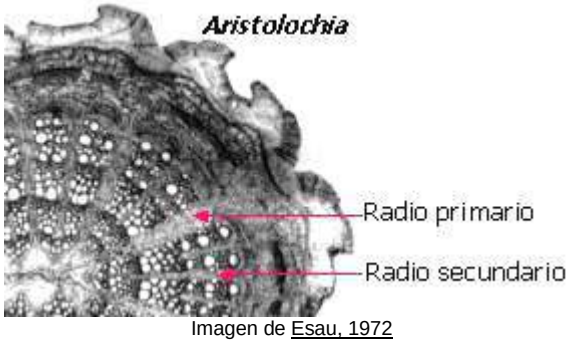


Imagen de Esau, 1972

Los radios xilemáticos primarios van desde la médula a la corteza, éstos son propiamente radios medulares.

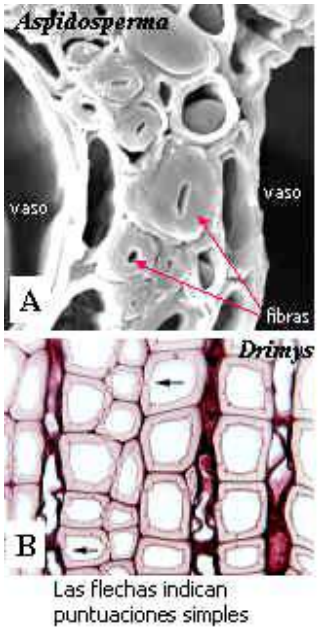
Luego se forman los radios xilemáticos secundarios, que comienzan ciegos en el xilema cuando el diámetro del tronco aumenta y la distancia entre los radios primarios sobrepasa un valor determinado, propio de cada especie.

FIBRAS

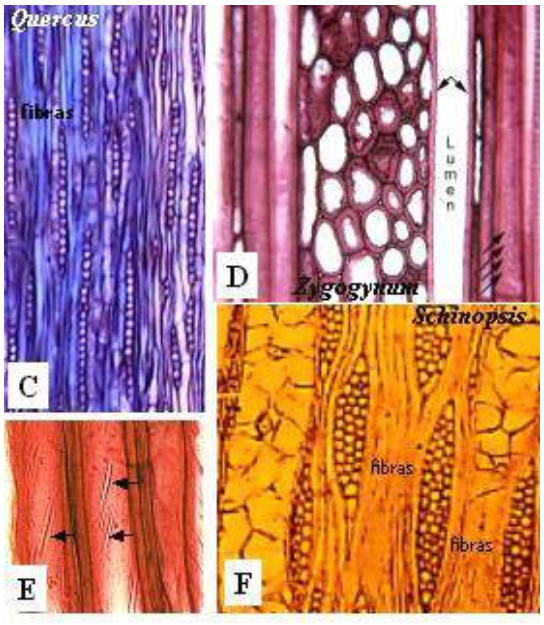
Las fibras son alargadas, con paredes secundarias gruesas comúnmente lignificadas (Fig.D). Se reconocen dos tipos de fibras xilemáticas: **fibrotraqueidas** y **fibras libriformes**.

Las fibrotraqueidas tienen puntuaciones areoladas con cámaras más pequeñas que las puntuaciones de las traqueidas de la misma madera.
Las fibras libriformes presentan puntuaciones simples (Fig. B);
el canal de la puntuación puede tener la forma de un embudo aplanado, de manera que la apertura interna tiene forma elíptica en vista superficial (Fig. E).

Fibras: transcortes de leño



Fibras en cortes tangenciales de leño



Fotos B y D: Mauseth; E: http://www.uri.edu/artsci/ bio/plant_anatomy/47.html

Las fibras también pueden ser septadas. Las **fibras septadas** retienen su protoplasto en el leño maduro, e intervienen en el almacenamiento de sustancias de reserva.
La dureza de la madera está relacionada con la cantidad de fibras presentes. El lapacho (*Tabebuia heptaphylla*), el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) y el ibirá-pitá (*Peltophorum dubium*) son árboles nativos con madera dura. La madera de *Schinopsis balansae*, el quebracho colorado, con gran cantidad de fibras, es una de las más duras que existen (Fig. F).

Conductos secretores

El leño de eudicotiledóneas puede tener conductos secretores esquizógenos o lisígenos, conteniendo resinas, aceites, gomas o mucílagos. Los conductos pueden estar presentes tanto en el sistema vertical como en el horizontal.
En algunos casos las cavidades pueden ser pequeñas y tener origen traumático; los agentes que inducen a su formación son muy variados. Los conductos gomíferos están asociados a la **gomosis**, degeneración celular debida a la formación de complejas y variadas sustancias.

18.6. Leño de Gimnospermas

El leño de las Gimnospermas es más simple y homogéneo que el de Angiospermas. El leño no es poroso, faltan los vasos excepto en las Gnetales.

Sistema vertical. El sistema vertical está constituido por **traqueidas** y **fibrotraqueidas**, no presenta fibras libriformes ni vasos.

El parénquima axial es escaso, está presente en *Sequoia* y *Taxodium*, donde tiene distribución homogénea; en *Pinus* está reducido a los conductos resiníferos, y en *Araucaria* está totalmente ausente.

Leño de Gimnospermas en *Sequoia sempervirens*

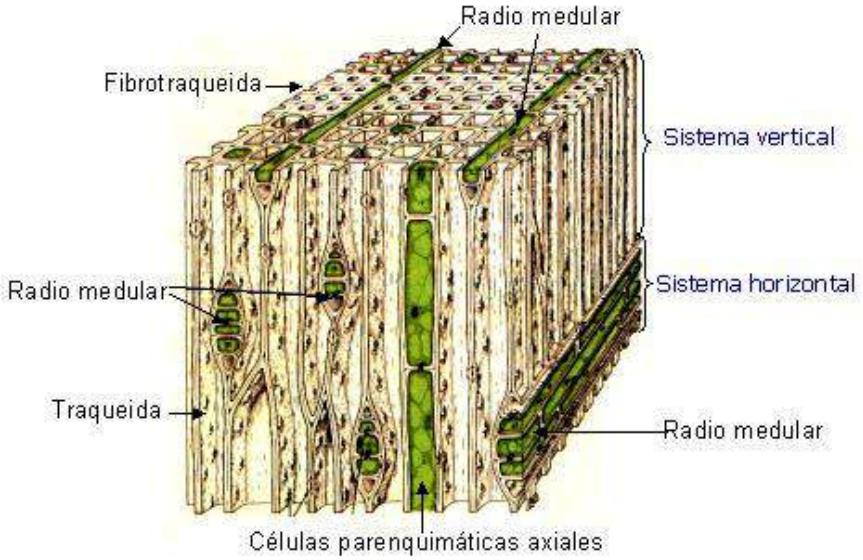
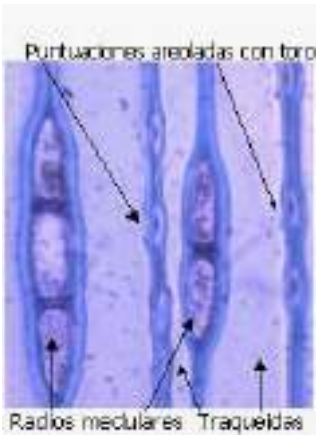


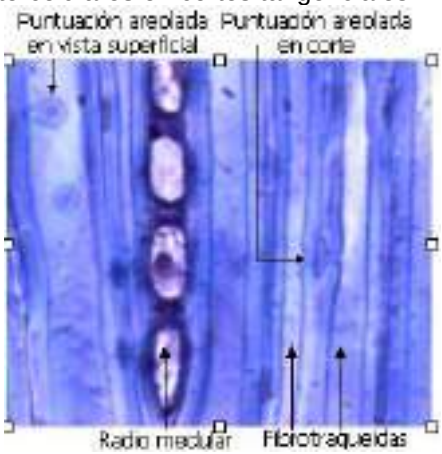
Imagen de Rost 1979

El leño temprano está formado por traqueidas con puntuaciones areoladas de reborde amplio situadas en las paredes radiales. El leño tardío está constituido por fibrotraqueidas con puntuaciones areoladas de reborde angosto situadas en las paredes tangenciales.

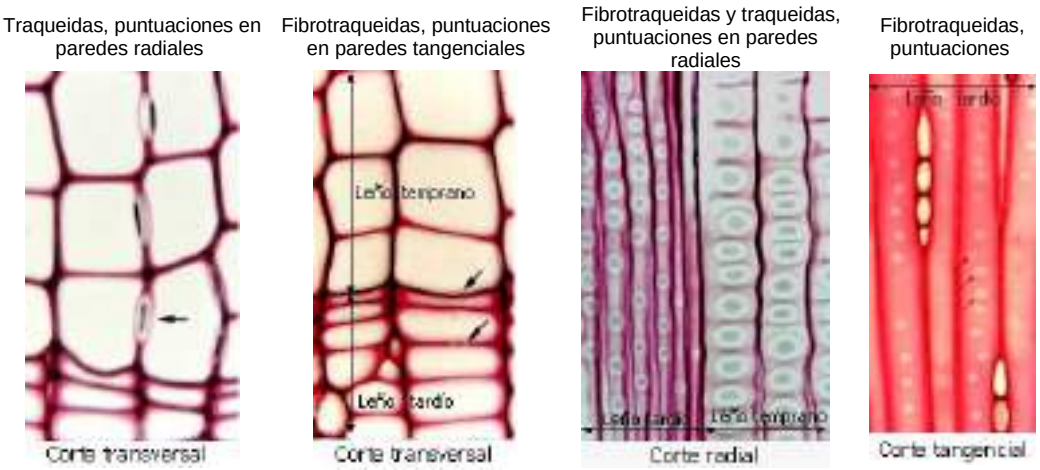
Las traqueidas miden de 0,1 a 11 mm de longitud, y en ese caso entran en contacto con uno o más radios. El número de puntuaciones por traqueida oscila entre 50 y 300. *Ginkgo*, las Gnetales y la mayoría de las Coniferales presentan puntuaciones con toro.

Leño de *Sequoia sempervirens:* leño temprano y leño tardío
Sistema vertical, comunicaciones intercelulares en cortes tangenciales





Leño de *Pinus:* Sistema vertical, comunicaciones intercelulares

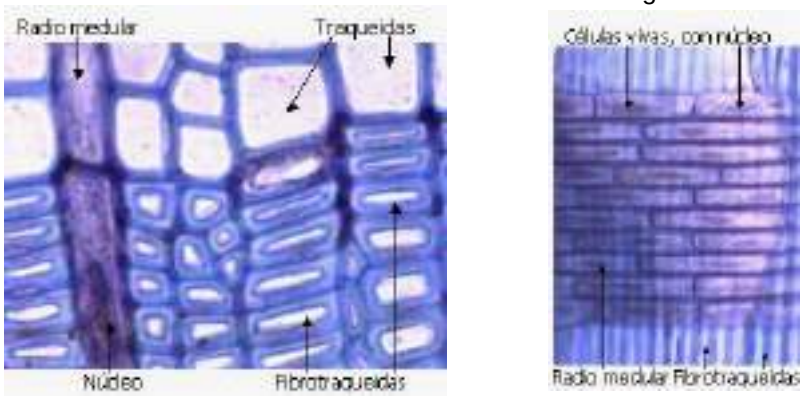


Imágenes de Mauseth

Sistema horizontal.

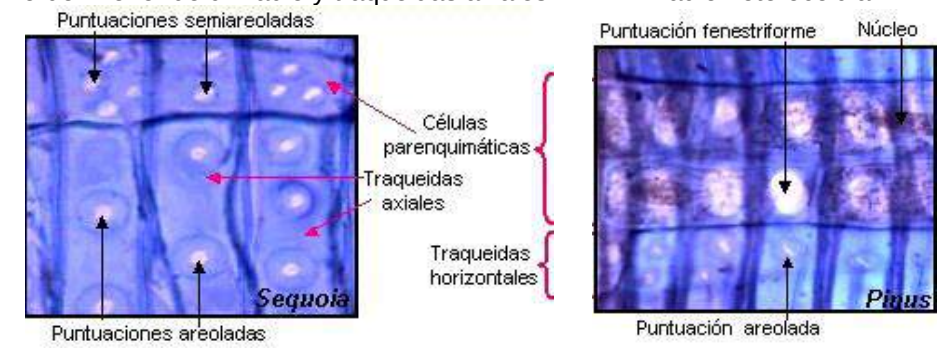
Los radios de coníferas son uniseriados, pueden tener 1-20 células de altura, pueden alcanzar hasta 60 células. Solamente son pluriseriados si llevan conductos resiníferos.
Los **radios homocelulares** u homogéneos están compuestos sólo de células parenquimáticas, como los de *Sequoia*. En el leño de algunas coníferas como *Pinus*, por ejemplo, hay **radios heterocelulares** o heterogéneos compuestos de células parenquimáticas y traqueidas horizontales.

Sequoia sempervirens, radios medulares uniseriados homocelulares



Las células del parénquima radial contienen protoplasma vivo, con núcleo, en la albura, y resinas coloreadas en el duramen.
El área de contacto entre una célula radial y una traqueida axial, tal como se ve en un corte radial, se denomina "campo de cruzamiento". El número, tipo y ubicación de las puntuaciones presentes en esos campos es un carácter diagnóstico útil para identificar maderas.
En algunas especies de *Pinus* en cada campo de cruzamiento entre una célula parenquimática y una traqueida axial se presenta una puntuación fenestriforme; dichas puntuaciones son muy amplias, ocupan casi toda la anchura de la célula, y poseen reborde muy estrecho. En cambio, en el campo de cruzamiento entre una traqueida axial y una traqueida horizontal, se pueden hallar una o dos puntuaciones areoladas.

Radios medulares en cortes radiales de leño de Gimnospermas



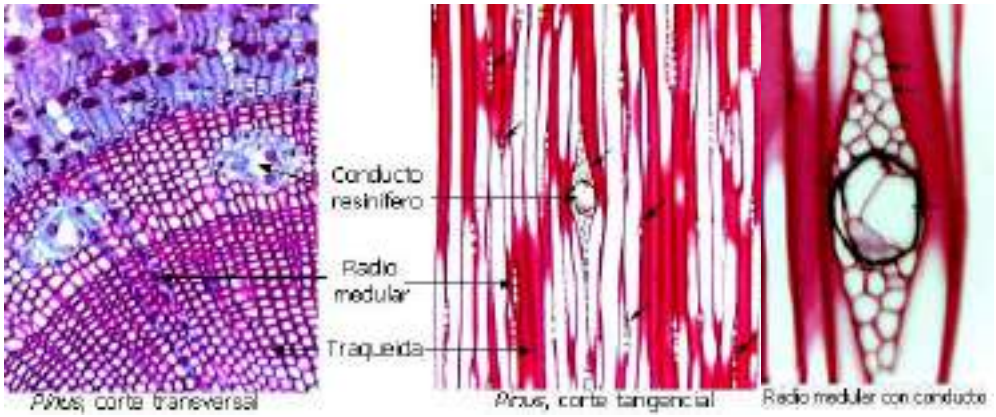
Las traqueidas radiales tienen paredes gruesas, con engrosamientos irregulares, como dientes. Pueden estar solas o en filas, en la parte superior o inferior de los radios o distribuidas sin orden en el parénquima radial.

Conductos resiníferos

Los conductos resiníferos atraviesan ambos sistemas, vertical y horizontal, formando un sistema continuo; son conductos esquizógenos, contienen resinas.

En *Pinus*, cuando los conductos resiníferos se extienden a lo largo de los radios medulares, éstos se vuelven pluriseriados (ver corte tangencial de leño); las células secretoras tienen pared delgada, no lignificada.

Conductos resiníferos en *Pinus*



Cortes tangenciales de Mauseth

Los conductos resiníferos pueden ser normales o traumáticos. En *Pinus, Picea, Larix* y *Pseudotsuga*, se presentan regularmente; en *Pinus* las células epiteliales del conducto resinífero poseen paredes delgadas, mientras en los otros géneros presentan paredes gruesas.
Los conductos son traumáticos en otros géneros de coníferas (*Abies, Sequoia, Taxodium*), se desarrollan como consecuencia de lesiones, heridas producidas por corte y presión, o por la acción de las heladas y el viento.

18.7. Anillos de crecimiento

El xilema producido durante un período de crecimiento forma una capa cilíndrica, que en corte transversal de tallo se llama anillo de crecimiento. Estos anillos generalmente se ven a ojo desnudo en un tallo de varios años: tienen una parte clara y una obscura. En especies de regiones templadas, con estaciones bien diferenciadas, la parte clara es el leño temprano o de primavera, menos denso, con células de mayor diámetro; la parte oscura es el leño tardío o de verano. En

especies que viven en las regiones tropicales esta alternancia corresponde a las estaciones lluviosa y seca respectivamente.

En Gimnospermas el leño tardío tiene traqueidas de lumen más reducido, fibrotraqueidas; en Eudicotiledóneas las células son más estrechas y suelen tener pared más gruesa, los vasos son de menor diámetro o faltan.

El leño temprano se mezcla gradualmente con el tardío del mismo período; solamente se marca una línea neta entre el leño tardío de un período y el temprano del siguiente período.

Anillos de crecimiento en el leño secundario

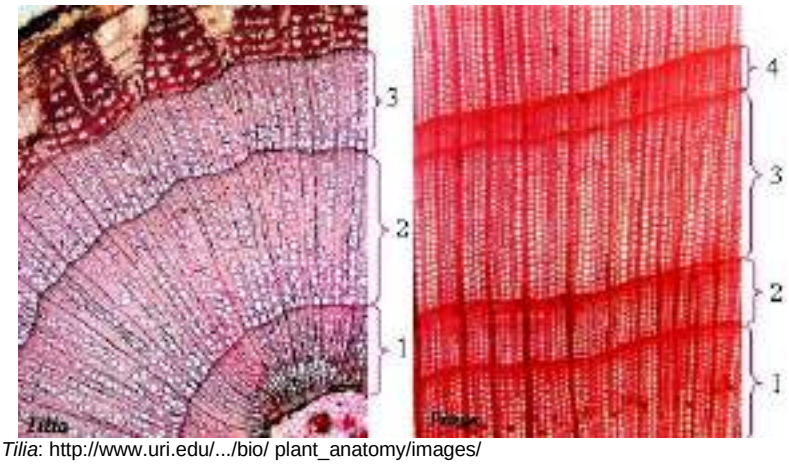


Foto de *Tilia*: http://www.uri.edu/.../bio/ plant_anatomy/images/

ALBURA Y DURAMEN

En la mayoría de los árboles la parte interna del leño cesa en su actividad conductora y sus células vivas (parénquima y fibras) mueren. Los cambios principales que sufre el leño son:

- Emigración de las sustancias de reserva
- Reforzamiento de la pared con más lignina
- Acumulación en el lumen, o impregnación de las paredes con sustancias orgánicas o inorgánicas: taninos, aceites, gomas, resinas, colorantes, compuestos aromáticos, carbonato de calcio, sílice.
- Bloqueo de vasos con tìlides
- Desintegración del protoplasma

El leño que ha sufrido estos cambios es el **duramen**, inactivo y más oscuro. El desarrollo del color es un proceso lento, que depende de la oxidación de fenoles precedida de la desaparición de almidón.
La porción clara, externa, activa, con células vivas es la **albura**. En algunos árboles con formación tardía de duramen (roble, fresno, castaño), la albura tiene dos partes: una conductora, y otra reservante, cuyos vasos están obstruidos por tilosis cumpliendo sólo funciones de sostén. Permanecen vivas las células parenquimáticas que cumplen funciones de reserva.

Esquema tridimensional del leño

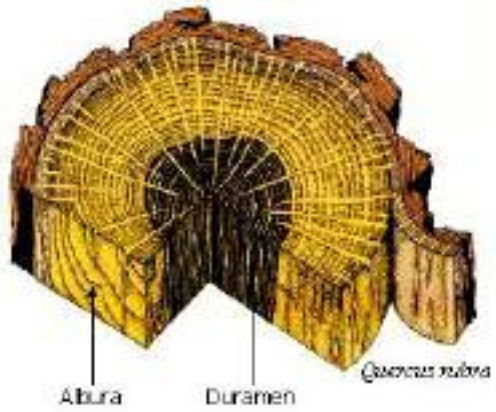


Imagen de Raven 2003

Corte transversal de corteza y leño



Imagen de www.asturtalla.com

La proporción albura-duramen varía en diferentes especies, también varía el grado de diferenciación entre ambas. En los árboles con duramen varía la cantidad y la coloración.

Árboles con duramen valioso son: el quebracho, *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) exclusivo del bosque chaqueño de Sudamérica; el ébano, *Diospyros spp*. (Ebenaceae) de madera negra y la teca, *Tectona grandis* (Verbenaceae) del Archipiélago indomalayo; la caoba, *Swietenia mahogani* (Meliaceae), de América Central y Antillas.

En los árboles de albura no se diferencia el duramen: aliso, *Alnus spp.* (Betulaceae); álamo, *Populus spp.* (Salicaceae).

TILOSIS

En muchas especies de eudicotiledóneas, cuando los vasos se vuelven inactivos, son invadidos por las células parenquimáticas axiales o radiales próximas a ellos. Se forman protuberancias que pasan al lumen de los vasos a través de las puntuaciones, por degradación enzimática de la pared primaria en la puntuación. Estos crecimientos reciben el nombre de **tílides**.

En las células parenquimáticas que formarán tílides, en la pared de contacto con el vaso, se forma por dentro una pared adicional o capa protectora que tiene una estructura fibrilar laxa y consiste de polisacáridos y pectinas.

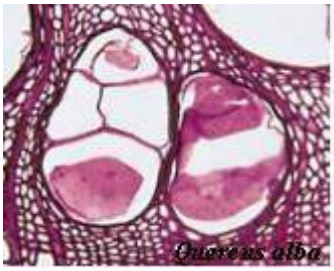
El núcleo y el citoplasma comúnmente emigran a la tílide; ésta puede almacenar sustancias ergásticas y puede desarrollar paredes secundarias o diferenciarse en esclereidas.

C



Diagrama de Esau 1977

Tílides en cortes transversales de leño - MO y MEB



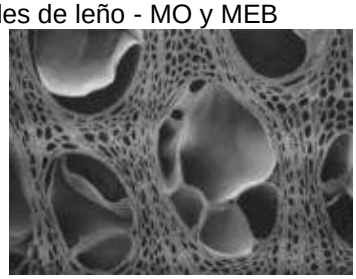


Imagen de Raven http://biology.uwsp.edu/courses/botlab/

Las tílides bloquean los vasos del duramen.

También se pueden formar en la albura como respuesta a heridas o enfermedades infecciosas.

Su presencia es un elemento diagnóstico para el reconocimiento y la identificación de maderas.

Tílides en cortes longitudinales radiales de leño- MO y MEB





Imagen de Raven Foto MEB: A.M. Gonzalez

18.8. Importancia económica de la madera en relación con su composición citológica

Los caracteres macroscópicos más importantes de la madera son: **color, fibra, textura** y **veteado**. Sirven para la identificación de las maderas y determinan su calidad.

- La "**fibra**" se refiere a la alineación de los elementos del sistema vertical del leño (vasos, fibras, traqueidas). Se dice que una madera tiene:
  - ***Fibra recta***: cuando los elementos están alineados paralelamente al eje longitudinal del tronco.
  - ***Fibra sesgada***: cuando los elementos no están dispuestos paralelamente.
  - ***Fibra revirada***: cuando los elementos se disponen en espiral a lo largo del tronco.
- La "**textura**" indica el tamaño y la variación en tamaño de los elementos en los anillos anuales.
  - ***Textura irregular***: cuando se presentan bandas anchas con grandes vasos y radios gruesos (leño poroso anular).
  - ***Textura regular***: cuando los elementos están distribuidos regularmente (leño poroso difuso).
- El "**veteado**" existe sólo cuando el leño presenta anillos de crecimiento, y depende del tipo de aserrado (tangencial o radial) así como de la fibra y la textura.
- El "**grano**" es un término general que describe condiciones estructurales así como la forma en que la madera reacciona cuando es trabajada con herramientas. Incluye la disposición, el tamaño, la apariencia, la alineación de las células y los anillos de crecimiento. Se habla de ***grano fino*** o ***grueso***, ***parejo*** o ***desparejo***, ***suave*** o ***áspero***, ***recto*** o ***espiralado***, etc.
  La disposición del grano en un panel de madera permite reconocer el ángulo de corte y la sección de tronco del cual proviene.

Caracteres histológicos que afectan las propiedades de la madera

Resistencia:
Vasos: son elementos débiles por su gran diámetro y sus paredes relativamente delgadas. Su número y distribución influyen en la resistencia del leño, el leño poroso anular es menos resistente que el leño poroso difuso.
El leño de gimnospermas, por ser homoxilo, sin vasos, es decir con elementos de igual resistencia, es fácil de manejar y apto para la fabricación de papel.
Parénquima axial: puede alcanzar el 23% del volumen total del leño. La distribución es importante, es menos resistente el leño con parénquima en bandas.
Fibras: la presencia de masas densas de fibras hace más resistente al leño
Radios medulares: si son abundantes y de gran volumen disminuyen la resistencia del leño

Durabilidad:
es la capacidad del leño para soportar la pudrición, resultado del ataque de bacterias y hongos. La durabilidad de la madera depende de su composición química: es más durable el leño que tiene mayor cantidad de taninos, resinas, aceites, tanto en las paredes como en el lumen celular. Cuanto mayor es la impregnación, mayor es la resistencia a los microorganismos que provocan la pudrición. Los árboles donde el duramen no se impregna se vuelven huecos a la vejez como consecuencia de ataques de hongos e insectos.
Las tílides dificultan el paso de las hifas fúngicas, así como la circulación de agua y oxígeno a través de los vasos.

Densidad:
El peso específico de las sustancias que forman las paredes celulares del xilema es aproximadamente igual en todas las plantas: 1,53. Por lo tanto, las diferencias en densidad dependen de la proporción ocupada por paredes y lúmenes. En la "madera balsa" (*Ochroma lagopus*), una de las más livianas, la densidad es de 0.1, debido a que el leño posee células parenquimáticas en cantidad, con lúmenes grandes y paredes delgadas. En el leño del "ombú" (*Phytolacca dioica*) y del "mamonero" (*Carica papaya)*, los únicos elementos lignificados son los vasos y algunas fibras asociadas con ellos

Fortaleza: depende de la cantidad de fibras o fibrotraqueidas. Las maderas pesadas son fuertes.

MODIFICACIONES DEL LEÑO POR TENSIONES DE CRECIMIENTO

En troncos o ramas inclinados se produce un leño con estructura y propiedades peculiares, llamado **leño de reacción**.

Se forma como respuesta a estímulos gravitacionales, la gravedad afecta la distribución de hormonas y produce crecimiento radial excéntrico.

Leño de reacción en ramas oblicuas

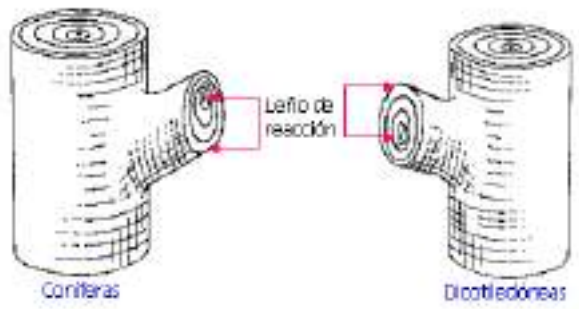


Imagen modificada de Camefort

Hay dos tipos:

Leño de compresión: se forma en Coníferas, se produce un incremento de la actividad cambial en la parte abaxial de la rama, que resulta en la formación de anillos anuales desiguales, más gruesos en la cara abaxial.
Es más denso y más frágil que el leño normal, la transición entre leño temprano y tardío es más

suave, las traqueidas son más cortas, con espacios intercelulares por su sección circular y su pared está densamente lignificada.

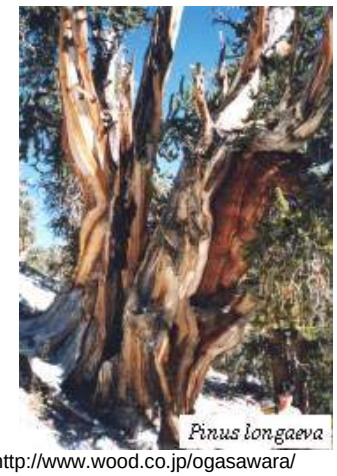
Leño de tensión: se forma en las Eudicotiledóneas, el incremento de la actividad cambial produce anillos excéntricos, más gruesos en la parte adaxial de la rama. Los vasos están reducidos en diámetro y número. Presenta fibras mucilaginosas, con pared secundaria compuesta de celulosa pura, la capa interna rica en alfa-celulosa que absorbe mucha agua. Cuando se asierra el leño de tensión la superficie cortada tiene aspecto lanoso debido al desgarro de las fibras mucilaginosas. Hay de dos tipos, el leño de tensión compacto con fibras mucilaginosas dispuestas en regiones continuas, y leño de tensión difuso: fibras mucilaginosas esparcidas entre las normales.

Datos interesantes

* Árboles vivientes más viejos: *Cryptomeria japonica*, cedro japonés, 5.200 años (Gentry, 1985) y *Pinus longaeva*, de las montañas de California, 4.600 años (Raven, 2003)

* Árbol más grande: El árbol del General Sherman, en el Sequoia National Park, California, *Sequoiadendron giganteum* (redwood), 84 m de altura, 24 m de circunferencia, peso estimado en 2.000 toneladas.

* Árboles vivientes más altos: *Sequoia sempervirens*, California, 108 m; *Eucalyptus regnans*, Tasmania, Australia, 97,5 metros.



http://www.wood.co.jp/ogasawara/

* Maderas más pesadas: *Olea laurifolia*, South Africa, peso específico 1.5; *Schinopsis balansae*, Sudamérica, peso específico 1.3.

Glosario

Albura: (de albor: blancura) parte viva del leño de un árbol.

Anillo de crecimiento: Marcas circulares que indican la posición del cámbium vascular al finalizar el crecimiento de cada año sucesivo.

Apotraqueal: parénquima xilemático axial que no se encuentra en contacto con los vasos.

Areolada: puntuación en la que la pared secundaria forma un reborde sobre la cavidad de la puntuación. Vista de frente se aprecian dos círculos concéntricos correspondientes a las aberturas externa e interna de la puntuación. Común en las traqueidas.

Axial: relativo al eje.

Cámbium: (del latín *cambium* = intercambio, *vasculum* = pequeño vaso) En las plantas leñosas, meristema secundario ubicado entre el xilema y el floema, cuyas células se dividen por mitosis produciendo floema secundario hacia fuera y xilema secundario hacia adentro.

Cilindro vascular (estela): Columna central formada por los tejidos vasculares, rodeada por tejido parenquimático.

Corteza: La capa más externa del tronco de las plantas leñosas, compuesta por una región externa de células muertas (peridermis) y una interna de floema secundario.

Córtex: la región del tallo o raíz limitada externamente por la epidermis e internamente por el cilindro de tejido vascular.

Crecimiento secundario: incremento periférico de tallo y raíz de las plantas leñosas debido a la acción de los meristemas laterales (cámbium vascular y felógeno).

Duramen: (latín *durare*: endurecer) parte muerta del leño de un árbol, de mayor consistencia y color más oscuro.

Epitelio: estrato de células secretoras que rodean la cavidad de un conducto resinífero.

Esquizógeno: cavidad o conducto originado por separación de las paredes de células contiguas.

Felógeno: meristema lateral secundario que origina el súber hacia fuera y la felodermis hacia adentro

Fibras libriformes: fibras del leño.

Fibras tabicadas o septadas: fibras de paredes poco engrosadas, citoplasma vivo dividido por finos septos.

Heteroxilo: leño heterogéneo, con elementos diferentes en el sistema vertical.

Homoxilo: leño homogéneo con un solo tipo de elementos en el sistema vertical.

Leño: (del latín, *lignum*: madera) conjunto de elementos que forman el xilema secundario. / Tejido secundario producido por el cámbium hacia el interior del mismo.

Lignina: sustancia incrustante que acompaña a la celulosa en las paredes celulares del xilema y esclerénquima. Forma hasta un 25 % de la madera seca.

Paratraqueal: parénquima xilemático axial que está en contacto con los vasos.

Peridermis: conjunto de tejidos de protección secundarios formados por el felógeno que substituyen a la epidermis en el cuerpo secundario de la planta.

Peso específico: número de gramos que pesa un centímetro cúbico.

Protoplasma: materia viva propiamente dicha, incluye citoplasma y núcleo.

Radios medulares: bandas radiales de tejido parenquimático, formadas por el cámbium, están dispuestas horizontalmente y se extienden a través del xilema y el floema secundarios || **R. uniseriado**: radio de una sola célula de ancho. || **R. multiseriado**: consta de varias células de anchura.

Tílides: excrecencias de las células parenquimáticas que se encuentran en contacto con un vaso; penetran por las puntuaciones y cuando son numerosas terminan por obstruir el lumen del mismo.

Xilema: uno de los tejidos conductores, encargado de transportar agua y sustancias disueltas. Caracterizado por la presencia de elementos traqueales (traqueidas y vasos), células parenquimáticas y fibras.

Bibliografía

Camefort, M. 1972. Morphologie des Végétaux Vasculaires. 2da ed. Doin, Éditeurs.

Carlquist S. 1984. Wood and stem anatomy of Lardizabalaceae, with comments on the vining habit, ecology and systematics. Bot.J.Linnean Soc. 88: 257-277.

Catesson A.M. & Lachaud S. 1993. Le cambium, structure, fonctionnement et controle de l'activité saissonniere. Acta Botanica Gallica 140: 337-350.

Cutler D.F. 1978. Applied Plant Anatomy. Longman. London and New York.

Esau K. 1972. Anatomía vegetal. Ed.Omega, S.A. Barcelona.

Esau K. 1977. Anatomy of seed plants. 2nd ed. John Wiley & sons, New York.

Evert R.F. & Deshpande B.P. 1970. An ultrastructural study of cell division in the cambium. Amer.J.Bot. 57: 942-961.

Fahn A. 1990. Plant Anatomy 4th ed. Pergamon Press.

Gentry, A. 1985. The biosphere catalog: Plants

Mauseth J.D. 1988. Plant Anatomy. The Benjamin/Cummings Pub.Co., Inc. Menlo Park, California.

Norverto C.A. 1993. Perforated ray cells and primary wall remnants in vessel elementsperforations of Symplocos uniflora. IAWA Bull. 14: 187-190.

Raven P.H., Evert R.F. & Curtiss H. 1976. Biology of Plants. 2nd. Ed. Worth Pub. Inc. New York.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2003. Biology of Plants. Sixth Ed. Freeman and Co. Worth Pub. New York.

Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E., Stockingy C.R. 1979. Botany. A Brief Introduction to Plant Biology. John Wiley & Sons. New York.

Strasburger. 2004. Tratado de Botánica. 35a. ed. Omega. Barcelona.

Enlaces recomendados

Asturtalla. Escuela de artesanía en madera. http://www.asturtalla.com

Biology Department, Pacific Union College, Angwin, California: www.puc.edu/Faculty/ Gilbert_Muth/botgloss.htm

Botanical Society of America Online Image Collection. http://images.botany.org/ images.html

Histología vegetal. Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Agrícola I.N.E.A. Valladolid. España. http://www.inea.uva.es/servicios/histologia/inicio_real.htm

Mauseth J.D. Plant Anatomy Laboratory. Micrographs of plant cells and tissues, with explanatory text. http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/

University of Rhode Island. Plant anatomy BIO 311. Thumbnail image list. http://www.uri.edu/artsci/bio/plant_anatomy/thumbnails.html#lab_12

University of Wisconsin. Biology 130 Lab Images. http://biology.uwsp.edu/courses/botlab/

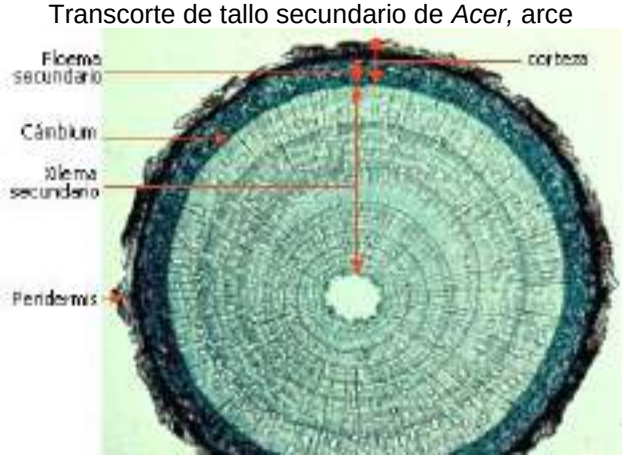
Tema19: ESTRUCTURA SECUNDARIA DE TALLO II

19.1. Floema secundario

En el tallo secundario, los tejidos localizados por fuera del cámbium vascular, reciben colectivamente el nombre de **corteza**. Esta región incluye el floema secundario (corteza interna), y la peridermis o corteza externa (conjunto de tejidos de protección formados por el felógeno).

La cantidad de floema secundario producida por el cámbium es usualmente menor que la cantidad de xilema secundario.
El floema funcional es el que participa en la conducción, y el no funcional, cesa de conducir pero cumple funciones de almacenamiento y protección.
El floema viejo colapsa, y las porciones externas pasan a formar parte de la corteza externa.

Transcorte de tallo secundario de *Acer,* arce



El floema secundario se origina a partir del cámbium, y al igual que el xilema secundario, está compuesto de un sistema axial o vertical, y uno radial.

El sistema vertical es producido por las células iniciales fusiformes.

El sistema radial, constituido por los radios floemáticos, es originado por las células iniciales radiales.

Sector de transcorte de tallo secundario de *Tilia*

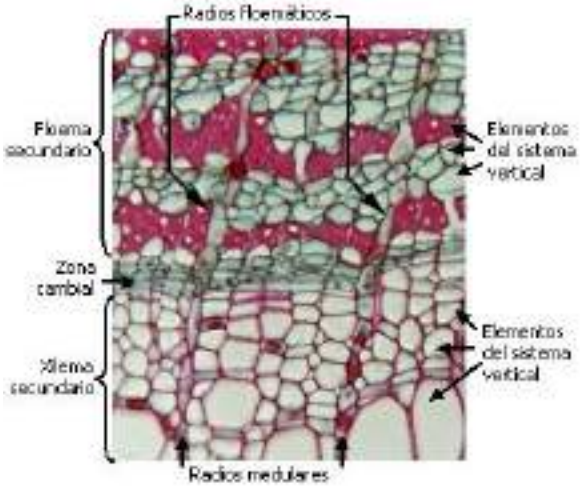


Imagen de Mauseth weblab

FLOEMA DE CONÍFERAS

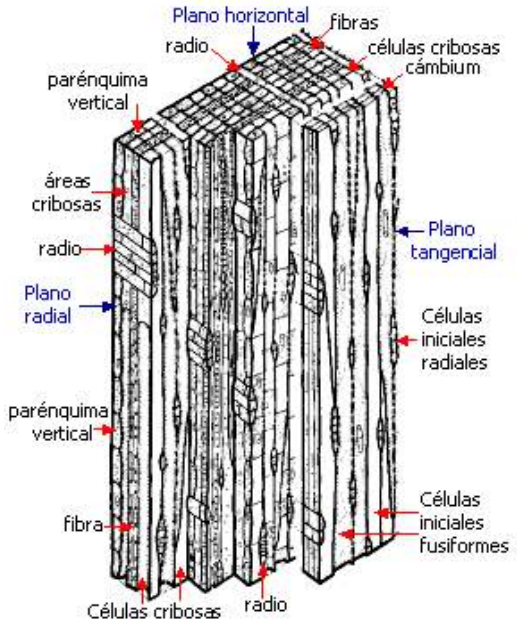
El grupo de Gimnospermas que tiene crecimiento secundario bien marcado es el de las Coníferas. El floema secundario de estas plantas generalmente es más simple y menos variable entre especies que el de Eudicotiledóneas.

El sistema vertical o axial contiene:
1) células cribosas con áreas cribosas notorias en las caras radiales;
2) células parenquimáticas aisladas o en filas, algunas de ellas pueden estar diferenciadas en células albuminosas.
3) Las fibras y/o esclereidas pueden estar presentes o no. Las fibras son llamativas en Taxaceae, Taxodiaceae y Cupressaceae, donde forman bandas tangenciales uniseriadas que alternan con bandas similares de células cribosas y células parenquimáticas. Están ausentes en *Pinus*.

El sistema radial u horizontal está formado por radios uniseriados, que tienen células parenquimáticas y a veces células albuminosas. Estas últimas generalmente se ubican en los extremos de los radios.

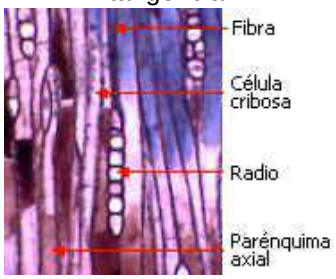
Cuando hay conductos resiníferos están presentes en ambos sistemas.

Thuja occidentalis (Gimnosperma) bloque esquemático de floema secundario y cámbium



Esquema de Esau 1977

Sequoia, floema en corte tangencial



Pinus, floema en corte radial

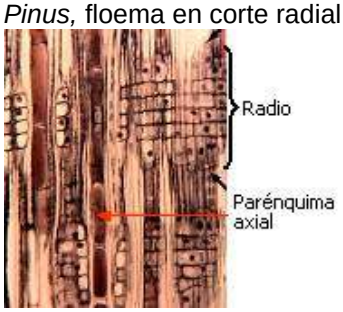
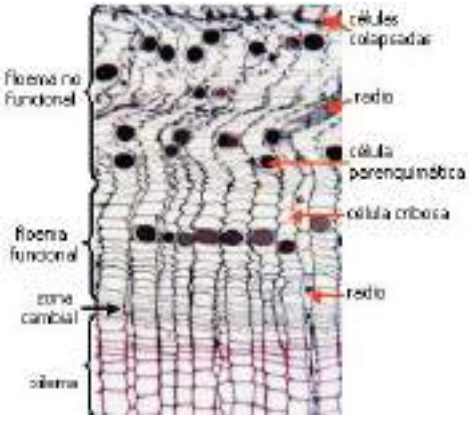


Foto de Mauseth weblab

El floema funcional dura una o dos estaciones. En el floema no funcional las células cribosas y las albuminosas colapsan, las células parenquimáticas se agrandan y los radios se vuelven sinuosos.

Pinus: floema secundario en transcorte



Sequoia: floema secundario funcional, corte radial

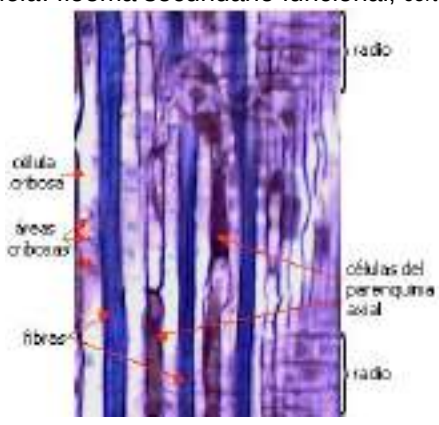
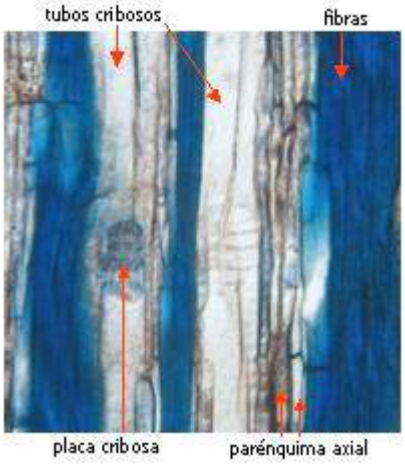


Foto de Mauseth weblab

19.2. Floema de Eudicotiledóneas

El floema secundario de eudicotiledóneas varía en composición, disposición y tamaño de las células, así como en las características del floema no funcional.
El **sistema axial o vertical** siempre presenta tubos cribosos, células acompañantes y células parenquimáticas.

Tilia, floema en corte radial



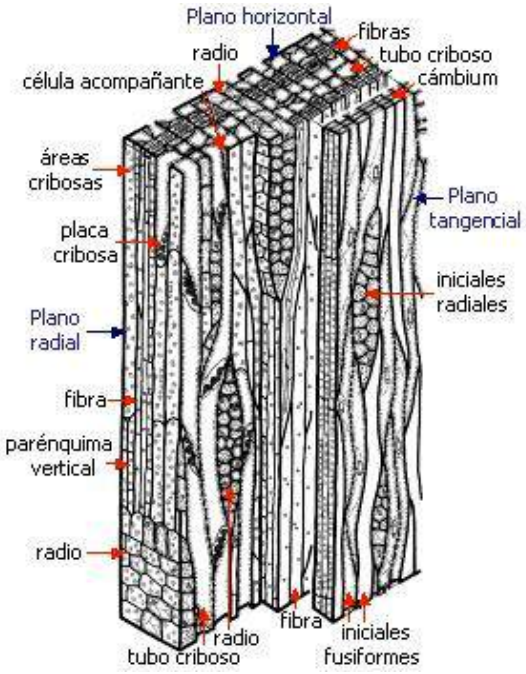
El **sistema radial u horizontal** es la continuación del sistema radial del xilema. Está formado por los radios floemáticos.

Pueden ser uniseriados o multiseriados, altos o bajos, pueden haber distintos tipos de radios en la misma planta (ej: *Tilia*).

Están compuestos por parénquima, y a veces esclereidas o células con cristales.

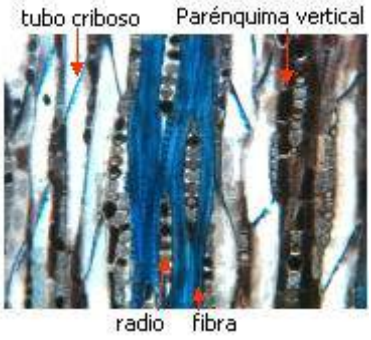
En ambos sistemas pueden haber laticíferos, cavidades secretoras, idioblastos cristalíferos.

Liriodendron tulipifera (Eudicotiledónea): bloque esquemático de floema secundario y cámbium

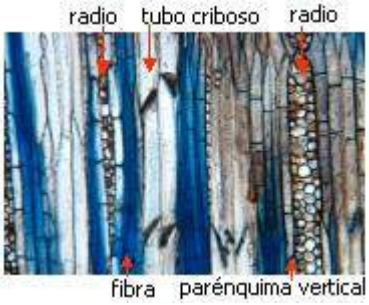


Esquema de Esau 1977

Salix, floema secundario en corte tangencial

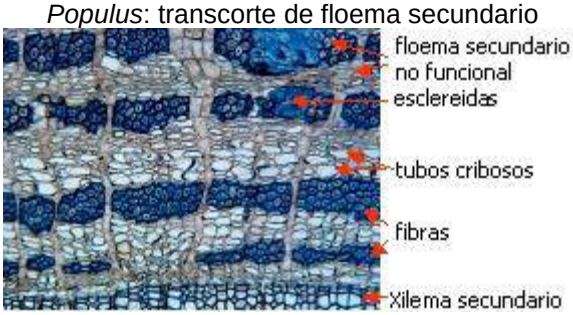


Tilia, floema - corte tangencial



Las fibras pueden estar en bandas tangenciales paralelas (*Liriodendron, Vitis, Tilia, Fraxinus, Populus*), o dispersas (*Campsis, Tecoma*), o faltan (*Aristolochia*); a veces son tan abundantes que los otros elementos forman apenas pequeños grupos (*Carya pecan*). En *Vitis* hay fibras septadas que almacenan almidón.

Populus: transcorte de floema secundario



Aristolochia: floema secundario - transcorte

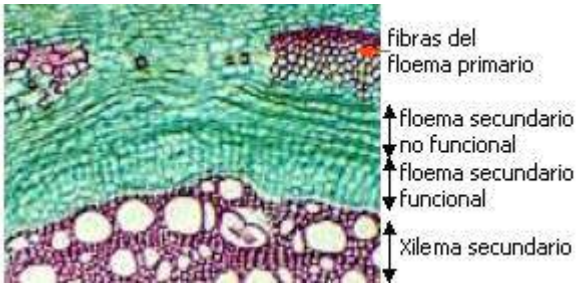


Foto de http://www.dipbot.unict.it/tavole/index.html

El floema secundario puede ser: 1) **No estratificado** (por ejemplo en *Liriodendron, Vitis, Quercus, Populus, Salix, Tilia*), en el cual las paredes terminales de los tubos cribosos son muy inclinadas, con placas cribosas compuestas. 2) **Estratificado** como en *Robinia*, las paredes terminales son poco inclinadas o casi transversales, con placas cribosas simples.

Robinia: floema estratificado en corte tangencial

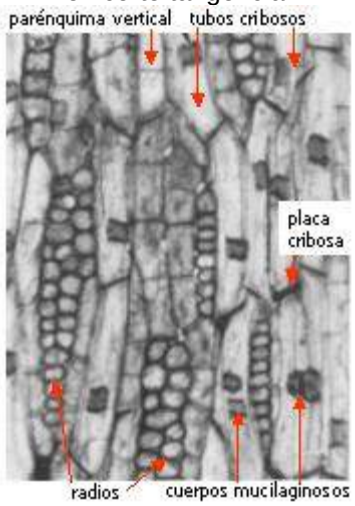
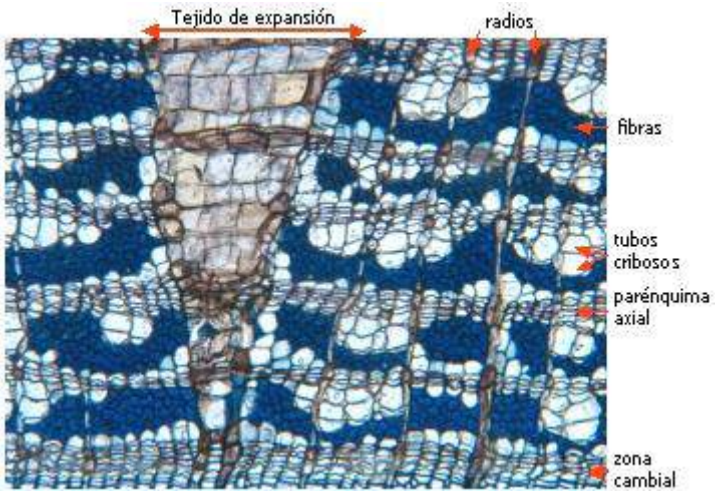


Foto de Esau 1972

Tilia: floema funcional en transcorte - tejido de expansión



El floema funcional tiene escaso espesor, desde unas décimas de mm a pocos mm. En el floema no funcional los tubos cribosos presentan calosa definitiva, se aplastan o esclerifican, el recorrido de los radios puede ser sinuoso (*Prunus*). Las células parenquimáticas permanecen vivas y almacenan almidón hasta que son separadas del eje por la peridermis. En algunas especies se diferencian esclereidas o fibroesclereidas (*Populus*).

La porción periférica del floema debe aumentar su circunferencia con cada incremento producido por el cámbium. Esta dilatación se logra de dos maneras:

1) **Tejido proliferativo**, cuando las células del parénquima axial se dividen anticlinalmente, o

2) **Tejido de expansión**, cuando las células radiales sufren divisiones anticlinales y luego se expanden tangencialmente. Este último es mucho más notable, como se ve en *Aristolochia*, *Gossypium* o *Tilia*.
La duración del floema varía, en eudicotiledóneas de hoja caduca cada incremento funciona una estación; en las hojas persistentes duran dos estaciones; en algunas plantas como *Tilia, Vitis* dura varios años.

19.3. Peridermis

La peridermis es el tejido de protección secundario que reemplaza a la epidermis en tallos y raíces que tienen crecimiento secundario. Ocurre también en eudicotiledóneas herbáceas, en las partes más viejas de tallos y raíces. Es la corteza externa.

Robinia: transcorte de un sector de la corteza

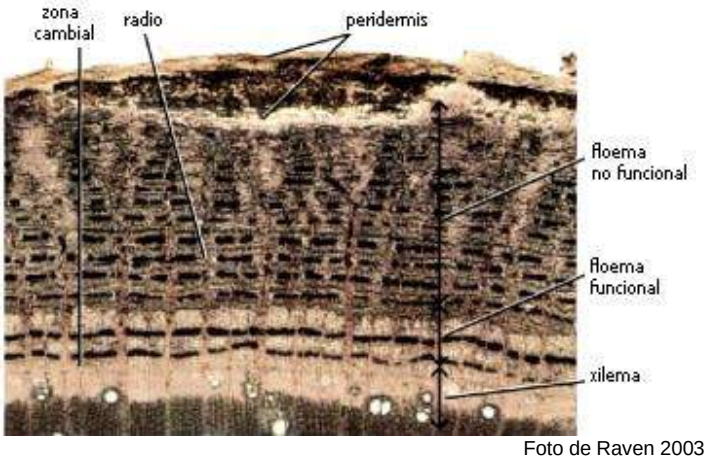
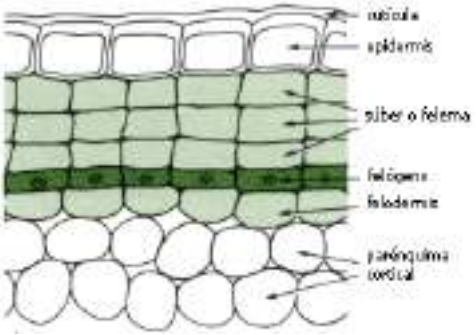


Foto de Raven 2003

La excepción son algunas especies de *Acacia, Acer, Citrus, Eucalyptus* e *Ilex*, en las cuales la epidermis y el córtex duran toda la vida, no se forma peridermis (Mauseth, 1989).

Esquema de la primera peridermis en transcorte



Esquema de Rost

La peridermis es el conjunto de:

1) el **felógeno,** el meristema secundario también llamado cámbium suberógeno,

2) el **súber** o corcho o **felema**, tejido protector formado por el felógeno hacia afuera, con células muertas a su madurez,

3) la **felodermis**, tejido parenquimático vivo formado por el felógeno hacia adentro.

Las hojas usualmente no tienen peridermis, salvo las pérulas. En algunos frutos como la manzana, y en tubérculos como los de la papa, se forma una peridermis muy delgada con lenticelas. Existe en algunas Monocotiledóneas, pero otras tienen tejidos de protección diferentes.

FELÓGENO

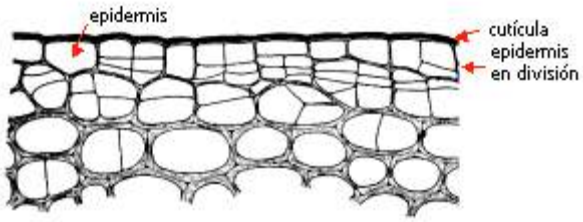
Su nombre viene del griego *phellos*, corcho y *genos*, engendrar. Es uno de los meristemas laterales o secundarios.

Origen: generalmente es más tardío que el cámbium, se forman totalmente por desdiferenciación (re-embrionalización) de células. Las divisiones pueden iniciarse en células con cloroplastos, con almidón, taninos e incluso con paredes primarias gruesas. Luego los cloroplastos se transforman en leucoplastos y el almidón, los taninos y las paredes gruesas desaparecen.

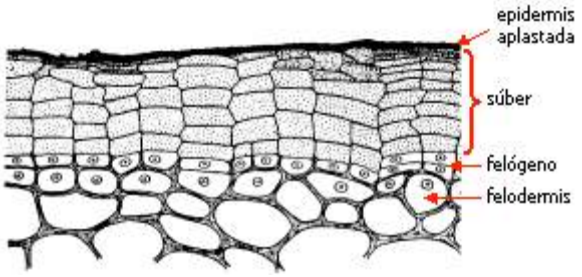
Lugar. El primer felógeno puede originarse en:

1) **la epidermis**, como sucede en *Pyrus communis*, *Nerium oleander, Quercus suber* y en los cactos.

Pyrus communis: origen del felógeno en la epidermis y capa subyacente



Pyrus communis: primera peridermis

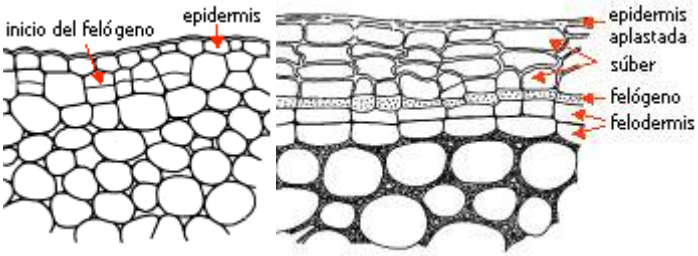


Dibujos de Esau 1972

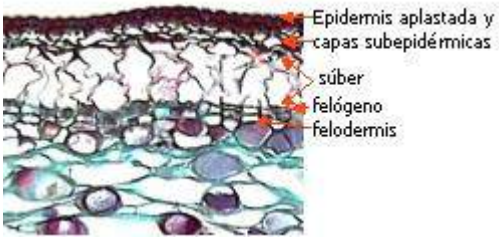
2) **La capa subepidérmica** (colénquima o parénquima), como ocurre en *Pelargonium*, *Populus, Prunus, Ulmus, Juglans, Solanum tuberosum.*

3) **La 2ª o 3ª capa cortical**, como se observa en *Aristolochia, Robinia, Pinus*.

Pelargonium, felógeno subepidérmico y primera peridermis



Pinus, primera peridermis en córtex



Dibujos de Esau 1972

Clematis: felógeno iniciado en el floema primario

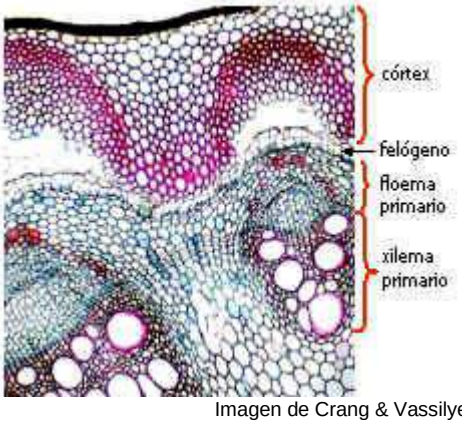


Imagen de Crang & Vassilyev

4) **En el floema primario**, como sucede en *Thuja, Ribes, Clematis, Vitis, Punica*. En ese caso, todos los tejidos del córtex quedarán separados por el súber y mueren

5) **En las células vivas del xilema secundario**, como se ha comprobado en el tallo de *Achillea*, una plantas del desierto, cuando el córtex y el cámbium han muerto.

Los felógenos subsiguientes se originan cada vez más profundamente, primero en el córtex y luego en el floema secundario.

Constitución: está integrado por un sólo tipo de células, en sección transversal y longitudinal radial, rectangulares, y en sección tangencial rectangulares o poligonales, a veces irregulares. No dejan espacios intercelulares entre sí. Pueden presentar cloroplastos, la cantidad de vacuolas es variable, pueden contener taninos.

Tilia: peridermis en corte longitudinal radial

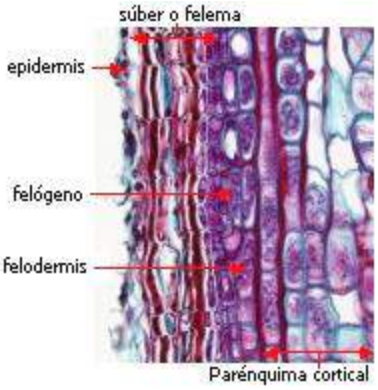
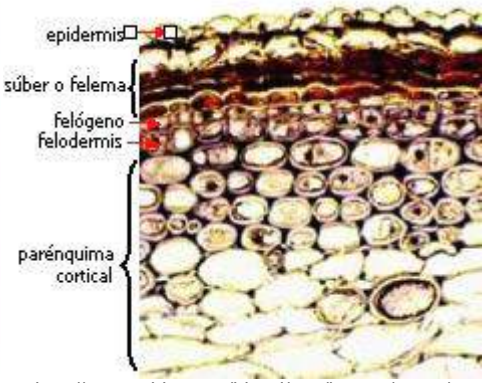


Imagen de Schulte Atlas

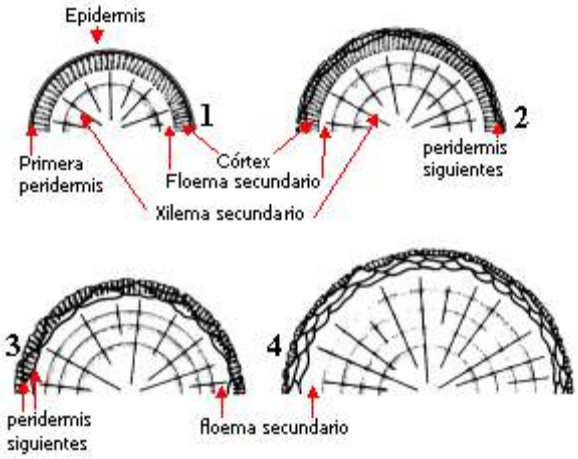
Tilia: peridermis en transcorte



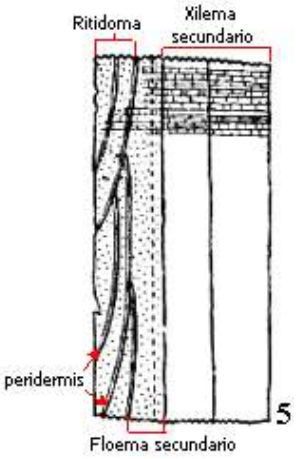
http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/crang/

Forma general del meristema: El primer felógeno puede iniciarse uniformemente alrededor del tallo, o en áreas localizadas en forma de escamas o bandas, y volverse continuo por expansión lateral de la actividad meristemática hasta formar un cilindro de varios metros altura. Cuando el primer felógeno se forma superficialmente (como sucede en *Pinus)*, usualmente los siguientes tienen forma de escamas o parches de forma y tamaño diverso, discontinuas pero solapadas, con la concavidad orientada hacia afuera. En la figura 1 se muestra la posición de la primera peridermis, subepidérmica y de forma cilíndrica; las figuras 2-4 muestran la posición de las siguientes peridermis, y cómo los tejidos externos - con respecto a las que primero se formaron - se van separando del tallo. La figura 5 es un esquema de un corte longitudinal radial de la parte externa de un tallo, mostrando la ubicación de las sucesivas peridermis.

Peridermis en transcortes de tallo secundario



En corte longitudinal radial



Esquemas de Fahn 1990 Esquema de Esau 1972

Cuando el primer felógeno se forma profundamente, como sucede en *Clematis* o *Vitis*, usualmente los siguientes son cilíndricos. Se forman a partir de las células del floema secundario.

Ritidoma de *Vitis* en transcorte

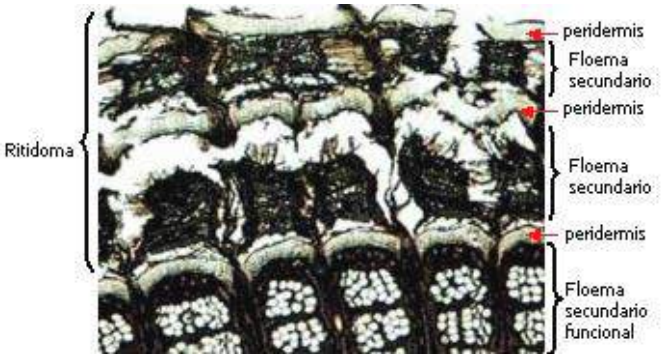
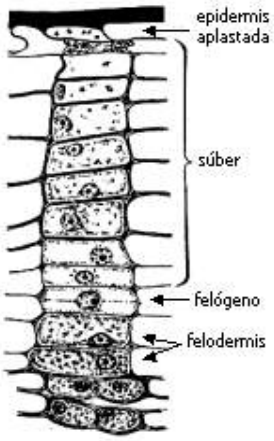


Imagen de http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/crang/

División. Las células del felógeno se dividen periclinalmente. Las células derivadas se disponen en filas radiales, ordenadas como pilas de monedas. Como resultado de la primera división se forma una célula del súber o felema; como resultado de la segunda, una de la felodermis (si existe); el producto de la tercera es nuevamente una célula del súber o felema.
Ocasionalmente hay divisiones anticlinales en el felógeno para aumentar el número de células iniciales.

Primera peridermis de *Prunus*



Dibujo de Esau 1972

Actividad del felógeno: generalmente es unifacial, o sea que da sólo súber hacia afuera. Si es bifacial, forma también 1-4 capas de felodermis hacia adentro.
El espesor del súber es muy variable, desde unas pocas capas hasta varios centímetros en el alcornoque, *Quercus suber*.

Funcionamiento: Generalmente el felógeno es activo sólo una vez, pero a veces presenta actividad estacional como el cámbium (*Quercus suber, Q. itaburensis, Q. infectoria* y *Phytolacca dioica*). En otros casos como en *Robinia,* tiene 2 períodos de actividad por año.

Duración. Hay dos alternativas:
1) Felógeno no persistente. Puede ser
1A) Anual, reemplazado por nuevos felógenos cada año, que se forman cada vez más profundamente.
1B) Longevo: A veces los felógenos subsiguientes tardan muchos años en iniciarse, como ocurre en especies de *Abies, Carpinus, Fagus, Quercus*; demora 20 años en *Pyrus malus*, 20-30 años en *Populus, Prunus, Punica*, 40 años en *Ceratonia*.
2) Felógeno persistente, dura toda la vida de la planta, como sucede en los cactos, y en los géneros *Fagus, Anabasis, Haloxylon y Pachycormus*

19.4. Peridermis: Súber y Felodermis

Recordemos que la peridermis es el conjunto de:

- **felógeno,** el meristema secundario
- el **súber** o corcho o **felema**, tejido protector formado por el felógeno *hacia afuera*, con células muertas a su madurez,
- la **felodermis**, tejido parenquimático vivo formado por el felógeno *hacia adentro*.

Veremos ahora los dos tejidos derivados del Felógeno:

FELODERMIS

La felodermis está formada por células vivas, parenquimáticas, que se distinguen del parénquima cortical por su posición en las mismas filas radiales en las que se encuentran las células del súber.
En general es una capa de células (*Tilia*) o unas pocas (dos en *Pelargonium* y *Prunus*), pero en algunas Cucurbitaceae está integrada por muchas capas de células.

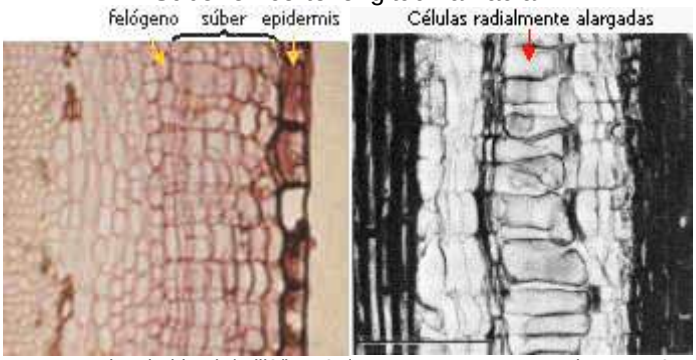
Casos excepcionales: en *Pachycormus* la felodermis está formada por clorénquima; en *Pinus palustris* almacena almidón, en *Libocedrus* está constituida por esclerénquima.

SÚBER o FELEMA

El súber o corcho o felema es un tejido elástico, comprimible, impermeable al agua, resistente a la acción de enzimas, liviano y buen aislante térmico. Las células del súber mueren a la madurez, pero pueden tener contenidos fluidos o sólidos, incoloros o pigmentados.

Forma de las células: prismáticas, irregulares en corte tangencial, pueden ser alargadas en sentido radial. No dejan espacios intercelulares entre sí.

Súber en corte longitudinal radial



www.humboldt.edu/~dll2/bot105/ Foto de Esau 1977

Súber en corte tangencial

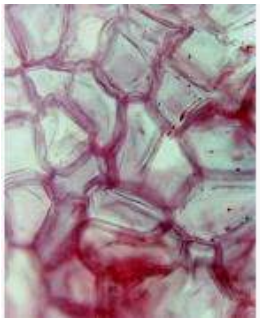
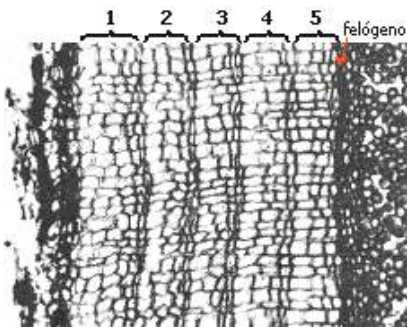


Foto de Mauseth weblab

Disposición: en corte transversal y en corte longitudinal radial las células del súber se ordenan en filas radiales, como consecuencia de las divisiones periclinales del felógeno. Cuando el felógeno es persistente y muestra funcionamiento estacional, su actividad se refleja en la alternación de capas de células anchas y angostas

Las capas de crecimiento se observan claramente en los cortes radial y transversal. En el corcho comercial se pueden observar a simple vista.

Rhus typina: súber (corte radial) con cinco capas de crecimiento



Corcho comercial, transcorte

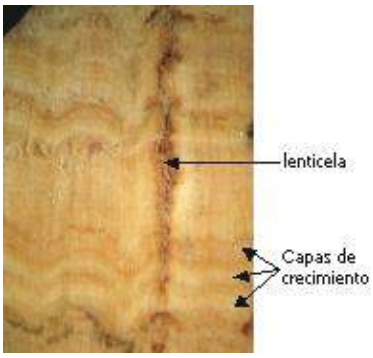
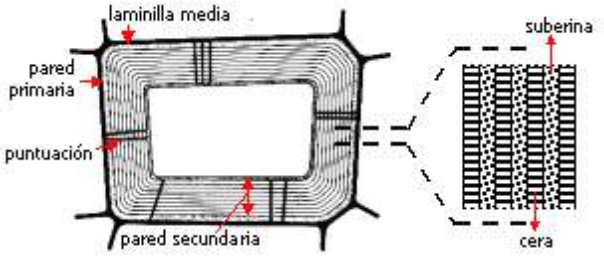


Foto de Esau 1977

Tipos: En algunas especies el súber o felema está constituido solamente por células suberizadas, pero en otras, presenta también células no suberizadas denominadas feloides.

I) Células suberizadas. Las paredes celulares secundarias presentan suberina, depositada por adcrustación por dentro de la pared primaria celulósica, que puede estar lignificada. El RE juega un papel importante en el depósito de suberina, dispuesta en laminillas que alternan con capas de cera.

Célula del súber esquematizada



Dibujo modificado de Nultsch 1966

Las células suberizadas son heterogéneas, algunas tienen paredes finas, son huecas a la madurez, y en corte radial se ven dilatadas; otras presentan paredes gruesas, el lumen está lleno de compuestos tánicos y resinosos coloreados, amarillos o marrones, y se muestran comprimidas en sentido radial.
En las células con paredes gruesas, por dentro de la suberina se deposita una capa de celulosa y ésta puede lignificarse como en los géneros *Haloxylon* y *Anabasis* (Fahn, 1990).
Al final de la diferenciación mueren, el protoplasto desaparece y se llenan de aire o quedan cargadas de sustancias oscuras taníferas o resiníferas.

En *Betula* (abedul), con capas de crecimiento conspicuas, alternan capas de células con paredes finas y capas de células con paredes gruesas.

Betula, súber en corte radial

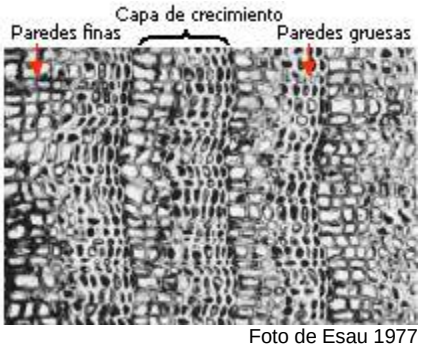


Foto de Esau 1977

Acanthocereus, súber heterogéneo

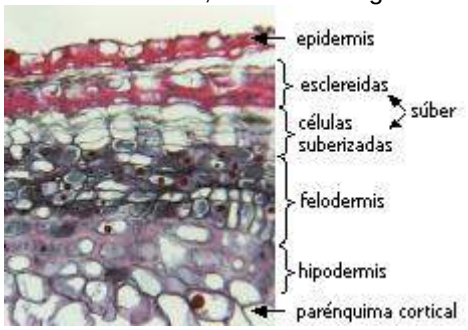


Foto de Mauseth weblab

II) Células feloides: sus paredes no están suberizadas, son delgadas o gruesas, celulósicas, pécticas o esclerificadas, pueden contener cristales.

En *Rhododendron* y en *Abies* alternan capas de células suberizadas con paredes delgadas y capas de feloides esclerificadas.

Rhododendron, súber, corte radial

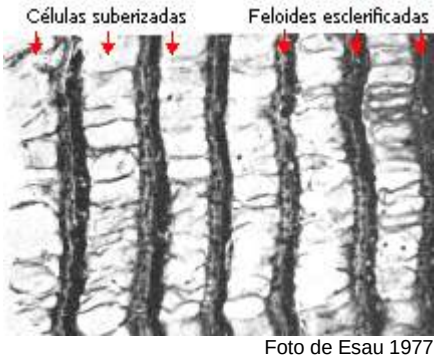


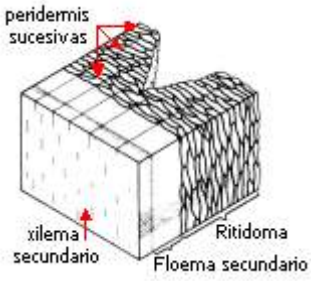
Foto de Esau 1977

19.5. Ritidoma

A medida que un árbol crece, se van formando nuevas peridermis más adentro, que se originan a partir del floema secundario. Cuando el felógeno produce el súber, los tejidos que quedan por fuera del mismo mueren, por la inserción de una capa de células muertas, impermeables, entre dichos tejidos y los tejidos vivos del eje caulinar.

El conjunto de tejidos muertos por fuera del súber más interno es el **ritidoma**. Constituye la parte externa de la corteza, muy bien desarrollada en los tallos y raíces más viejos de los árboles.
La figura es un diagrama tridimensional de una porción externa de un tallo de varios años, mostrando una porción del leño o xilema secundario y la corteza, que incluye una angosta banda de floema secundario, y un grueso ritidoma, con surcos profundos.

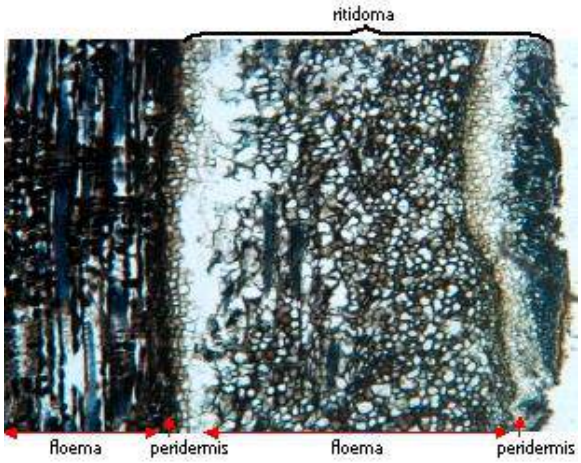
Ritidoma: diagrama



Dibujo de Fahn 1990

En las siguientes figuras vemos una porción de tallo de *Salix*, sauce, con un ritidoma compuesto de dos peridermis y una sección de un tallo de *Cephalantus occidentalis* de 11 años de edad, mostrando un ritidoma con 9 peridermis sucesivas discontinuas y solapadas; el espesor real del ritidoma de *Cephalanthus* era de 4,5 mm.

Salix, ritidoma en corte longitudinal radial



Cephalantus: ritidoma en transcorte con 9 peridermis sucesivas

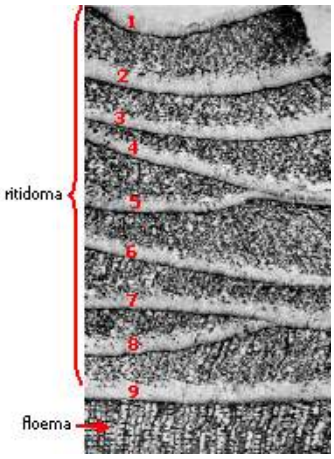


Foto de Esau 1977

El aspecto externo de la corteza varía según que el felógeno sea persistente o no, según la forma en que crecen las peridermis, la estructura del súber y la cantidad y naturaleza de los tejidos que la peridermis separa del tejido vivo. Su naturaleza varía en distintas partes de la planta, y además el aspecto de la corteza puede ser dramáticamente diferente en tallos jóvenes y en troncos viejos de la misma especie.
1) En *Lonicera tartarica*, *Vitis, Clematis*, *Aloysia* la corteza es anular: hay varias peridermis sucesivas aproximadamente concéntricas que alternan con capas delgadas de floema secundario con grupos densos de fibras. El ritidoma se desprende en franjas longitudinales que corresponden a los sectores fibrosos del floema secundario, la separación ocurre al nivel de las células parenquimáticas.
2) En *Betula,* el abedul, el felógeno es continuo y el floema uniforme, sin fibras; el ritidoma se desprende en láminas; en *Ceiba* las láminas son tan delgadas y suaves que los mayas y aztecas las usaban como papel.

Lonicera tartarica: transcorte

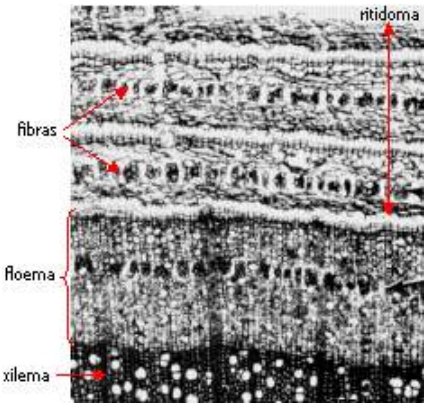


Foto de Esau 1977

Aloysia: corteza



Betula papyrifera:ritidoma



Foto http://www.mntca.org/

3) En *Phytolacca dioica,* el ombú, el súber es grueso y agrietado en la superficie.
4) *Euonymus alatus* presenta súber alado, debido a la actividad inicialmente localizada del felógeno; *Ulmus alata*, también presenta súber alado, en este caso por rajaduras simétricas longitudinales del ritidoma en relación con la expansión despareja de sectores del tallo. En el súber alado de *Aristolochia* se notan las capas de crecimiento, debido al felógeno persistente.
5) En *Fraxinus* (fresno), *Tilia*(tilo) y *Bumelia,* la corteza es fibrosa, el floema secundario es muy esclerificado. Se forma un ritidoma fuerte que no se desprende fácilmente, y como el tronco crece en diámetro, se fisura longitudinalmente en un esquema reticulado. La superficie se desgasta gradualmente.

Aspecto externo de la corteza

Phytolacca dioica, ombú



Aristolochia



Fraxinus americana, fresno



6) Los géneros *Pinus* y *Pyrus* presentan corteza escamosa, debido a que las peridermis se desarrollan en pequeños parches y al floema secundario con pocas fibras; como consecuencia el ritidoma se desprende en pequeñas escamas. El urunday, *Astronium balansae* y el tatané, *Pithecellobium escalare*, presentan escamas gruesas y grandes.
7) En *Eucalyptus* las peridermis se forman en parches grandes; el ritidoma se desprende en porciones amplias o tiras largas, a la altura de las células parenquimáticas del floema.
8) En algunos árboles como el álamo (*Populus*), la superficie del tronco es lisa. En este caso el súber es delgado. Estos árboles tienen menor protección contra cambios bruscos de temperatura que los de súber grueso, y por eso la corteza es de colores claros, que reflejan las ondas infrarrojas. La ventaja que presentan es que durante las tormentas, el agua corre libremente sobre la superficie, se mojan menos, y tienen menor probabilidad de ser alcanzados por rayos.

Aspecto externo de la corteza

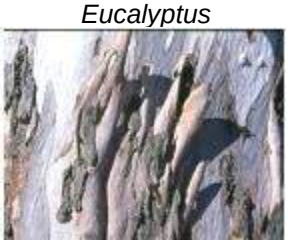
Pinus



Astronium



Eucalyptus



Populus



La naturaleza química de la corteza determina la carga de epífitas que tiene un árbol: en el género *Citrus*, el naranjo tiene epífitas, mientras el limonero no. Sobre *Quercus castanea* crecen orquídeas, bromeliáceas, musgos y líquenes; sobre *Quercus scytophylla* no crecen orquídeas, aunque sí otras epífitas; sobre *Q. magnoliaefolia* cuya corteza contiene ácidos gállico y elágico sólo crecen algunos líquenes. También pueden contener compuestos que ahuyentan o detienen a los insectos que se alimentan de la madera (Ingrouille, 1992).

19.6. Corcho comercial

El corcho comercial se obtiene de la corteza de un árbol nativo de España, Portugal y Marruecos, el alcornoque (***Quercus suber***).

El primer felógeno de este árbol es persistente, produce capas anuales de súber duro, llamado corcho bornizo o virgen. Este súber se arranca en el primer descorche, se desprende a la altura del felógeno, aproximadamente a los 35 años de vida del árbol, cuando el tronco tiene unos 60 cm de circunferencia, medida a 1,30 m del suelo.

El árbol forma un segundo felógeno más profundamente; éste origina el corcho segundero que se extrae en el segundo descorche, a los 9 o 10 años del primero.
El corcho alcanza calidad máxima a partir del 3º o 4º descorche, unos **75** años después de implantado el árbol.

Como cada felógeno dura varios años, en el corcho comercial se observan capas anuales de crecimiento, obteniéndose capas de 3-6 cm de espesor. Los crecimientos de los primeros años son mayores que los de los últimos, pero la calidad de los últimos es mejor. Un árbol permanece en producción 150 años o más (Montero & Cañelas, 1999).

Quercus suber, alcornoque



www.planfor.fr

Corteza



gecko.gc.maricopa.edu

Descorche



www.brownmillerpr.com/

Corcho comercial



www.ecohaus.com

19.7. Lenticelas

El súber es un tejido impermeable que aísla los tejidos internos. Las lenticelas son estructuras que aseguran la entrada de oxígeno, el intercambio gaseoso entre los tejidos internos y el exterior.

Son porciones de la peridermis con ordenación celular floja y menor suberificación. Superficialmente, su forma es lenticular, pueden ser longitudinales, como en *Ligustrum*, o transversales como en *Betula*, hasta de más de 1 cm de longitud.

Ubicación. Las lenticelas se encuentran en ramas jóvenes, en raíces pueden disponerse por pares, una a cada lado de las raíces laterales. También en algunos frutos como la manzana y la palta.
En las cortezas lisas como la de *Rapanea*, sobresalen como una masa de células sueltas que

aparecen por fisuras de la peridermis; en las de ritidoma escamoso se desarrollan en la superficie que queda descubierta a la caída de las escamas; en los ritidomas en surcos se encuentran en el fondo de las fisuras. En los tejidos suberosos masivos se continúan a través de todo el tejido. En el corcho comercial, las lenticelas se observan en corte transversal o corte radial como largos canales rellenos de polvo parduzco.

Lenticelas

Ligustrum, rama



Rapanea, canelón: corteza



Betula, abedul: corteza



www.consult-eco.ndirect.co.uk

Malus sylvestris, manzana: fruta y detalle



Foto de http://res2.agr.ca

Origen. En las peridermis iniciadas en capas subepidérmicas, las primeras lenticelas se forman con frecuencia debajo de los estomas. Las células parenquimáticas que rodean la cámara subestomática se dividen activamente y forman el felógeno de la lenticela, que produce felodermis hacia adentro y células de relleno hacia afuera. Estas últimas se acumulan en cantidad, rompen la epidermis y sobresalen hacia afuera.
Muchas veces las lenticelas se forman antes de que se inicie el desarrollo de la peridermis, como ocurre en los tallos de *Aristolochia* y *Menispermum*. Las manzanas presentan lenticelas, pero el fruto está protegido por epidermis, nunca forma una peridermis.

Sambucus: inicio de una lenticela

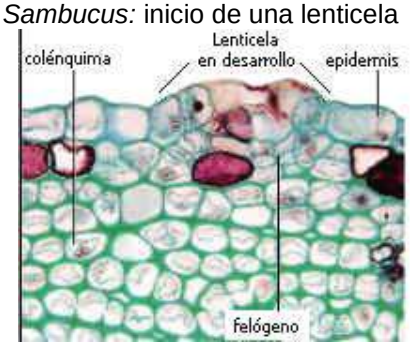
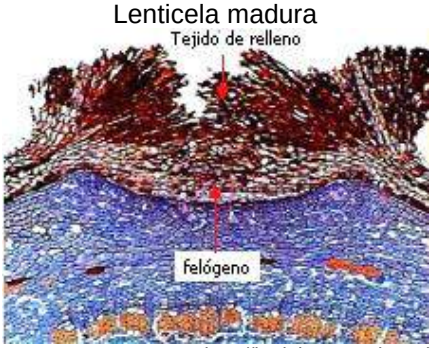


Foto de Raven 2003

Lenticela madura



http://botit.botany.wisc.edu

En otros casos las lenticelas son independientes de los estomas, igual que en las peridermis iniciadas en capas profundas del tallo; una porción del felógeno deja de producir súber, y forma tejido de relleno hacia afuera, como en *Hedera helix*

Menispermum canadensis, lenticela formada antes que la peridermis

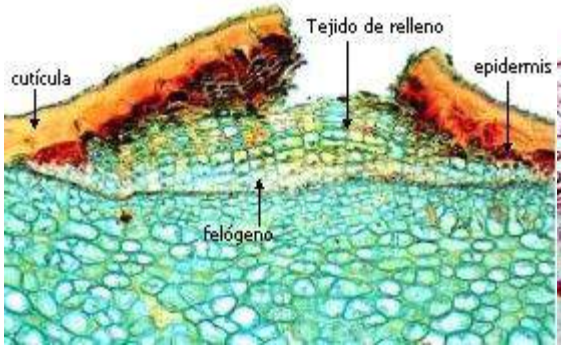


Foto http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/crang/

Hedera helix, hiedra: lenticela



Foto de Mauseth weblab

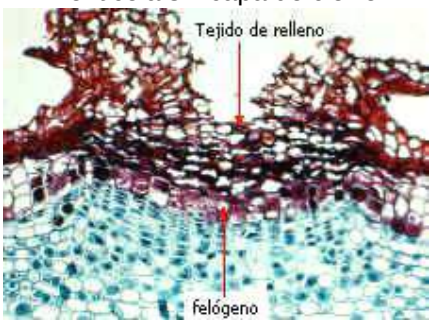
Gimnospermas. El tejido de relleno de las lenticelas es similar al súber, son células alargadas radialmente, con espacios intercelulares y paredes delgadas.

Eudicotiledóneas. Las lenticelas de las eudicotiledóneas pueden ser de tres tipos:

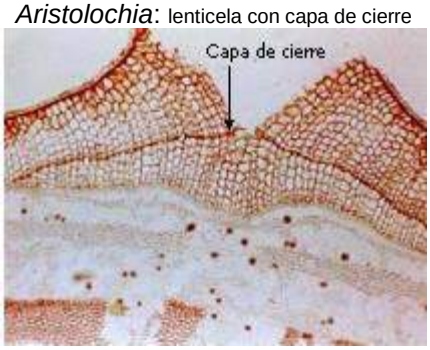
1) Sin capa de cierre, el tejido de relleno está formado por células suberizadas, bastante compactas, con espacios intercelulares. Pueden tener capas anuales de crecimiento. Ejemplos: *Persea*, *Liriodendron, Magnolia, Salix*.

2) Con una capa de cierre. Esta capa, suberizada, se forma al final de la estación; el tejido de relleno está formado por una masa laxa de células. Ejemplos: *Fraxinus, Quercus, Tilia, Sambucus*.

Lenticela sin capa de cierre



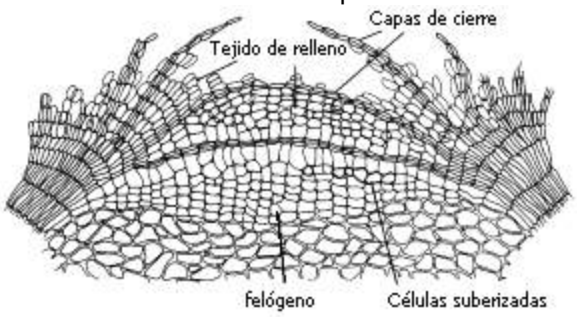
Aristolochia: lenticela con capa de cierre



http://botweb.uwsp.edu/Anatomy/images/

3) Con varias capas de cierre. Dichas capas, producidas anualmente, son suberizadas, y alternan con tejido laxo no suberizado. Las capas de cierre pueden tener una a varias células de espesor, y sujetan el tejido de relleno, de varias células de espesor. Ejemplos: *Betula, Fagus, Prunus, Robinia.*
Son las lenticelas más especializadas.

Prunus: lenticela con varias capas de cierre



Esquema de Fahn 1990

Tejido protector en Pteridofitas

Las Pteridofitas que viven varios años no desarrollan un tejido secundario de protección, pero la epidermis del tallo se esclerifica. Los helechos arborescentes presentan el tallo cubierto por las bases de las frondes persistentes, o por pelos o escamas densas; en las Cyatheaceae el tronco se encuentra cubierto por un denso manto de raíces adventicias, de las cuales sólo las inferiores llegan al suelo (Ingrouille, 1992).

19.8. Crecimiento secundario atípico

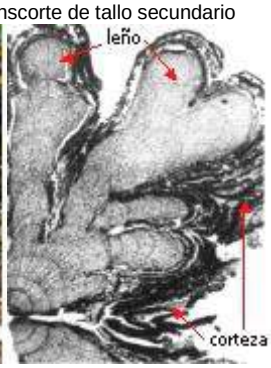
En muchas plantas la estructura del tallo es atípica, y la misma puede desarrollarse a partir del tipo común de cámbium vascular, o a partir de cámbiumes nuevos

TIPOS DESARROLLADOS A PARTIR DEL TIPO COMÚN DE CAMBIUM

Hay varias alternativas:
Muerte de porciones de cámbium: ocurre en plantas del desierto, de suelos pobres y rocosos como por ejemplo *Artemisia* y *Fumana thymifolia*. Porciones del cilindro de cámbium mueren por falta de agua, y las restantes sobreviven y permanecen activas durante años formando arcos de tejidos secundarios. El resultado es un leño extremadamente irregular (Mauseth, 1988).
Funcionamiento desigual del cámbium: En *Passiflora* ciertas porciones del cámbium producen gran cantidad de xilema, y otra gran cantidad de floema; el resultado es una masa central de xilema muy irregular y el cámbium adquiere forma más o menos estrellada (Mauseth, 1988).

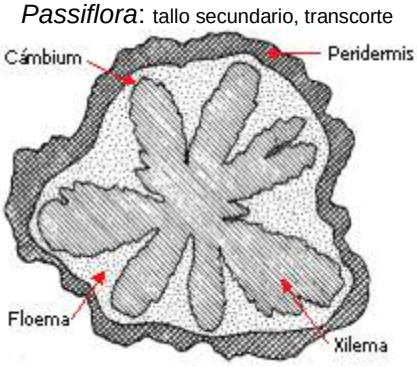
Fumana thymifolia, planta y transcorte de tallo secundario





http://www.botanic.co.il Foto de Mauseth 1988

Passiflora: tallo secundario, transcorte



En lianas del género *Bauhinia,* la escalera de mono, inicialmente la actividad del cámbium es normal, pero muy pronto el meristema se vuelve menos activo en dos regiones opuestas, en las que forma células muy pequeñas. En cambio en las regiones alternas es muy activo y origina grandes vasos. El resultado es un vástago plano, acintado, con buena conductividad y muy flexible.

Bauhinia, escalera de mono



http://www.mobot.org/mobot/

Transcorte de tallo



Esquema modificado de Mauseth 1988

Detalle del transcorte

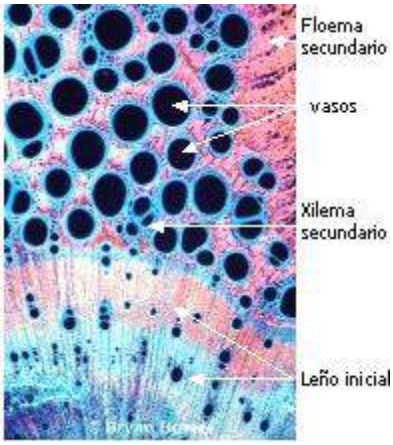
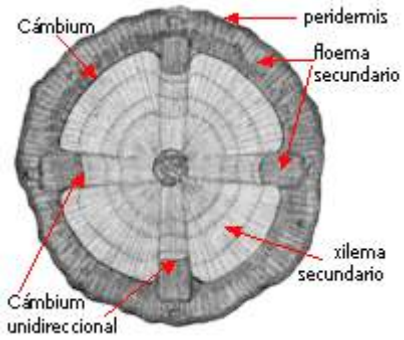


Foto de B. Bowes, http:www.bgbplantform.co.uk/

Porciones de cámbium unidireccional. En muchas lianas de la familia Bignoniaceae (*Adenocalymna, Clytostoma, Arrabidaea, Macfadyena, Pyrostegia*) el cámbium durante los primeros años de actividad funciona normalmente, y después, determinadas porciones se vuelven unidireccionales: cesan de producir xilema hacia adentro y forman solamente floema hacia afuera. Después de varios años, el cámbium queda fraccionado en varias bandas situadas a diferente nivel en el tallo. En el caso de *Adenocalymna* y *Macfadyena*, el xilema muestra cuatro lóbulos, y en concordancia, el floema secundario presenta cuatro cuñas de mayor profundidad. En el género *Clytostoma* se forman 8 cuñas de floema.

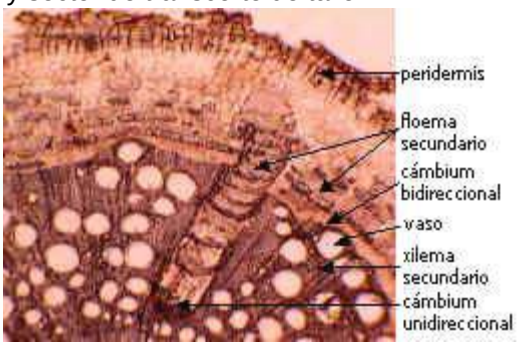
Adenocalymna marginatum, transcorte de tallo



http://www.weihenstephan.org/

Macfadyena unguis cati, uña de gato, planta y sector de transcorte de tallo





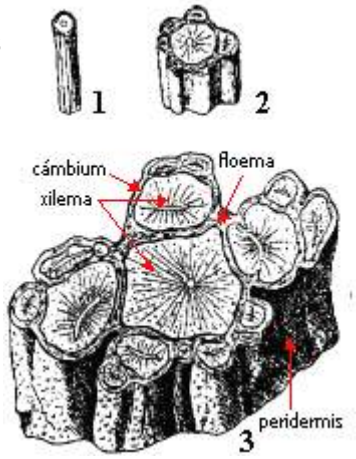
http:nature.jardin.free.fr

TIPOS QUE PRESENTAN CÁMBIUMES NUEVOS

Localización anormal del cámbium. Se presenta en diversas Sapindáceas trepadoras (*Paullinia*, *Serjania, Thinouia*).

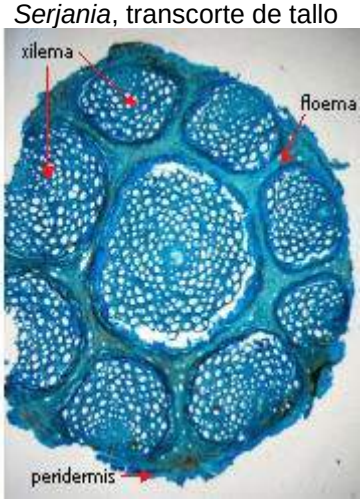
Alrededor del primer anillo de tejidos vasculares formado (1), aparecen varios cámbiums supernumerarios, cada uno de los cuales formará un cordón de xilema bordeado de floema (2); alrededor de estos cordones también pueden aparecer otros cámbiums que repiten el proceso. El resultado es que el tallo parece un conjunto de tallos concrescentes (3), unidos entre sí por la corteza común.

Tallo de *Thinouia*, desarrollo



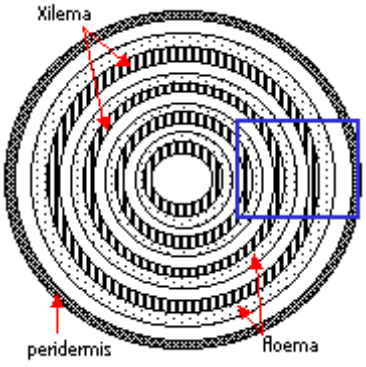
Dibujos de Radlkofer (Gola 1959)

Serjania, transcorte de tallo

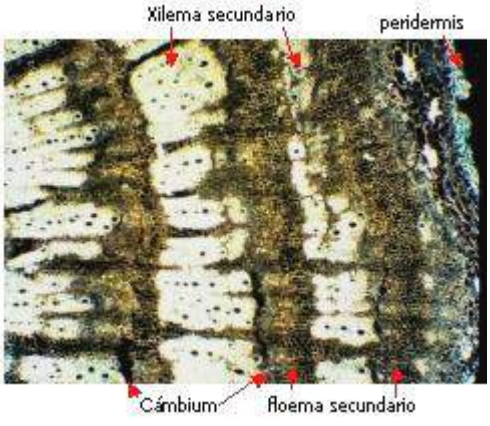


Cámbiumes sucesivos. En muchas familias (Verbenaceae, Convolvulaceae, Nyctaginaceae, Amaranthaceae, Loganiaceae, Chenopodiaceae) el cámbium tiene una vida limitada, produce xilema y floema y deja de funcionar. A partir de las células parenquimáticas que se encuentran por fuera del floema secundario se diferencia un nuevo cámbium, cilíndrico y bidireccional, que repite el proceso. De esta manera, en un corte de tallo de varios años, se encuentran varias capas concéntricas de xilema y floema.

Beta vulgaris, esquema de tallo



Beta vulgaris, detalle del transcorte



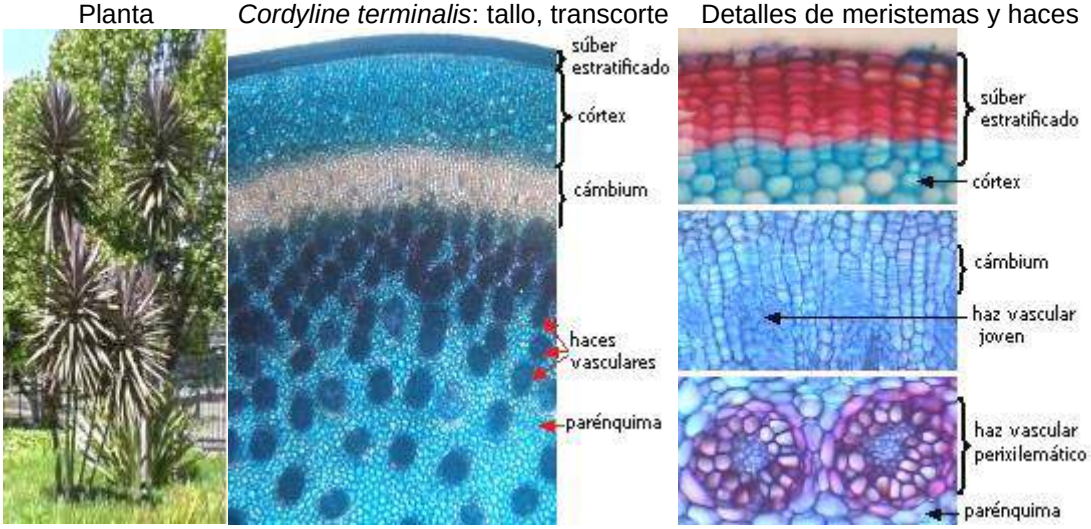
En *Bougainvillea spectabilis* los haces primarios son abiertos, pero el cámbium no se forma a partir del cámbium fascicular, se origina por fuera de los haces formando un cilindro continuo que produce haces vasculares y tejido conjuntivo. Esta planta presenta cámbiumes sucesivos y bidireccionales, pero no cilíndricos, sino en bandas, razón por la cual los tejidos vasculares no forman anillos en el transcorte.

CRECIMIENTO SECUNDARIO EN MONOCOTILEDONEAS

En algunas Monocotiledóneas como *Agave, Aloe, Cordyline, Dracaena, Sansevieria, Yucca* existe un "cámbium" diferente al de Gimnospermas y Eudicotiledóneas. Está ubicado por debajo del meristema de engrosamiento primario, se forma a partir del parénquima cortical y por fuera de los haces vasculares primarios. Este "cámbium" hacia afuera produce parénquima secundario, hacia adentro hacecillos colaterales o concéntricos perixilemáticos y parénquima, que frecuentemente se diferencia en tejido conjuntivo con paredes gruesas, lignificadas o no.

Crecimiento secundario de tallo en Monocotiledóneas: *Cordyline*

Planta | *Cordyline terminalis*: tallo, transcorte | Detalles de meristemas y haces



En las Monocotiledóneas muy raramente se forma una peridermis igual a la de las Eudicotiledóneas: *Aloe, Cocos, Roystonea* (Esau, 1977). En muchas plantas herbáceas, como por ejemplo en especies de Gramineae, Juncaceae, Typhaceae, la epidermis es permanente, cuando ésta se rompe, las capas subyacentes se suberizan y esclerifican.
En especies perennes hay diversos tipos de tejidos protectores. En Palmae y otras Monocotiledóneas leñosas el parénquima fundamental se esclerifica, en algunas Gramineae se suberifica.
En algunos géneros como *Yucca, Cordyline* y *Dracaena*, se forma, por divisiones periclinales reiteradas de células parenquimáticas, un tejido protector cuyas células se suberizan. Se lo denomina **súber estratificado**, nombre debido al aspecto que presenta en corte transversal. Se puede desprender en capas análogas al ritidoma de las Eudicotiledóneas.

Bibliografía

Crang R. & Vassilyev A. Plant Anatomy. http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/crang/

Esau K. 1972. Anatomía vegetal. Ed.Omega, S.A. Barcelona.

Esau K. 1977. Anatomy of seed plants. 2nd ed. John Wiley & sons, New York.

Gola G., Negri G. & Cappelletti C. 1959. Tratado de Botánica. Ed. Labor, Barcelona.

Fahn A. 1990. Plant Anatomy 4th ed. Pergamon Press.

Ingrouille M. 1992. Diversity and evolution of land plants. Chapman & Hall. Londres.

Mauseth J.D. Plant Anatomy Laboratory. Micrographs of plant cells and tissues, with explanatory text. http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/

Mauseth J.D. 1988. Plant Anatomy. Benjamin/Cummings Co. Inc. Menlo Park, CA.

Montero G. & Cañellas I. 1999. Manual de reforestación y cultivo de alcornoque (*Quercus suber* L.). Instituto Nac.Invest.Tecnolog.Agraria y Alimentaria (INIA). Madrid. 103 págs.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2003. Biology of Plants. Sixth Ed. Freeman and Co. Worth Pub. New York.

Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E., Stocking C.R. 1979. Botany. A Brief Introduction tTo Plant Biology. John Wiley & Sons. New York.

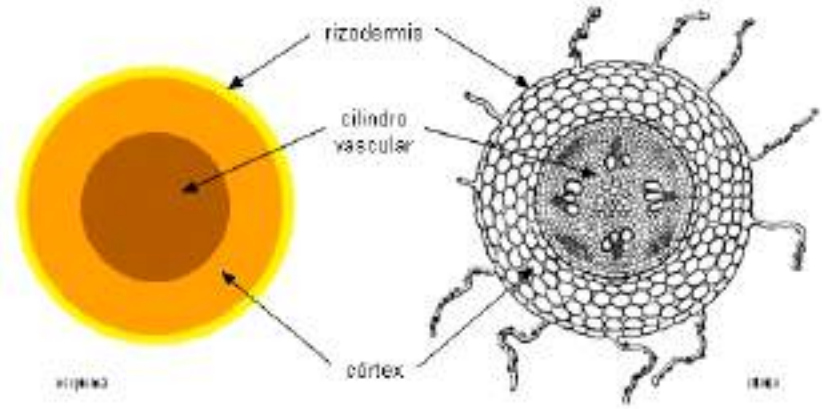
Schulte, P. Atlas of Plant Anatomy. http://www.unlv.edu/Colleges/Sciences/Biology/Schulte/Anatomy/

Tema 20: ANATOMÍA DE RAÍZ

20.1. Estructura primaria

En el corte transversal de una raíz primaria se pueden distinguir tres zonas, que se corresponden con los tres sistemas de tejidos observados en el vástago: la rizodermis (sistema dérmico), el córtex (sistema fundamental) y el cilindro vascular (sistema vascular).

Estructura de una raíz primaria: esquema y dibujo



RIZODERMIS

La epidermis de la raíz, la rizodermis, típicamente es uniestratificada. Está formada por células alargadas, muy apretadas entre sí, de paredes delgadas, normalmente sin cutícula. En algunos casos se describió una cutícula, pero actualmente se cree que los compuestos detectados serían precursores de suberina (Mauseth, 1988).
En la región adyacente a la caliptra las células de la rizodermis son pequeñas y con citoplasma denso, sin vacuolas. En raíces que conservan su epidermis por largo tiempo, reemplazándola tardíamente por peridermis, las paredes celulares pueden engrosarse: suberificarse o lignificarse.

Radícula en plántula de rabanito

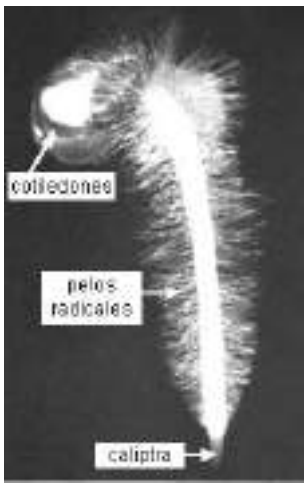
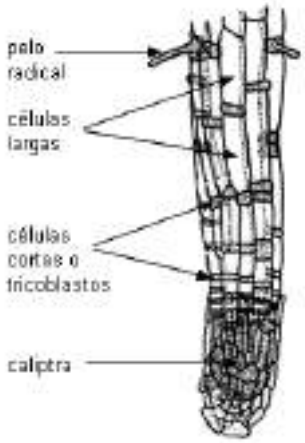


Foto de www.ghs.gresham.k12.or.us

Esquema de la porción apical mostrando la composición de la epidermis



Dibujo de Esau 1972

Los **pelos radicales** se encuentran en la **zona pilífera**

; pueden originarse en todas las células epidérmicas, en algunas llamadas tricoblastos, o en la capa subepidérmica. Son tubulosos, raramente ramificados, con una vacuola central gigantesca, con citoplasma parietal, el núcleo poliploide va en el extremo que se alarga. Viven pocos días, su función es aumentar la superficie de absorción de la raíz.

Raphanus, rabanito, pelos radicales con MEB



Foto de http://www.instruct1.cit.cornell.edul

Pelos radicales en esquema de corte longitudinal



Imagen de Raven 2003

En Gramíneas los pelos absorbentes son a menudo muy largos y persistentes (Metcalfe, 1960). En *Nardus stricta* y en especies de Compuestas pueden durar 3-4 años (Lindorf, 1991). En *Kalanchoe fedtschenkoi* son multicelulares (Mauseth, 1988). Los pelos radicales no se desarrollan en las raíces de hidrófitas, que pueden absorber agua en toda su superficie.

VELAMEN

Las raíces aéreas de Orquidáceas y Aráceas epífitas presentan una rizodermis pluriestratificada denominada **velamen**, que también se puede encontrar en especies de otras familias como Cyperaceae y Velloziaceae. Algunas orquídeas terrestres también la tienen.
Constituye una vaina formada por células muertas de pared engrosada; los engrosamientos pueden ser espiralados, reticulados o punteados. Si el tiempo está seco, están llenas de aire; cuando llueve se llenan de agua.
Según algunos autores el velamen es un tejido que absorbe agua, según otros nunca se ha observado el paso de agua del velamen al córtex. Su función principal parece ser la de protección mecánica, además de impedir la excesiva pérdida de agua del córtex. Porembski & Barthlott (1988) reconocen 10 tipos de velamen en orquídeas según el número de capas y las características de las células.

Raíces aéreas de orquídeas epífitas



Foto de http://www.botgard.ucla.edu

Oncidium, patito, transcorte de raíz aérea

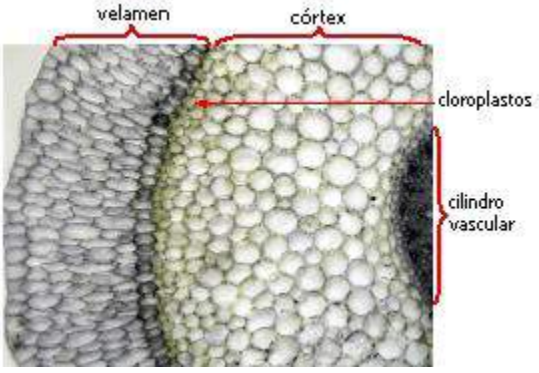


Foto de http://www.sci.muni.cz

Tipos de velamen observados con MEB

Dendrobium sp. (Orchidaceae)

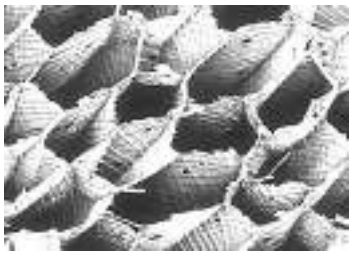


Foto de Porembski & Barthlott (1988)

Microdracoides (Cyperaceae)



Foto de http://www.biologie.uni-rostock.de

CÓRTEX

El córtex es la región comprendida entre la rizodermis y el cilindro central. Las capas más externas, debajo de la epidermis, pueden diferenciarse como un tejido especializado, la **exodermis**.
La capa cortical más interna del córtex forma la **endodermis** en las plantas con semilla (Espermatófitas).
El córtex propiamente dicho (la zona comprendida entre exodermis y endodermis) tiene estructura homogénea o está formado por varios tipos de células.

Ubicación del córtex en transcorte de raíz

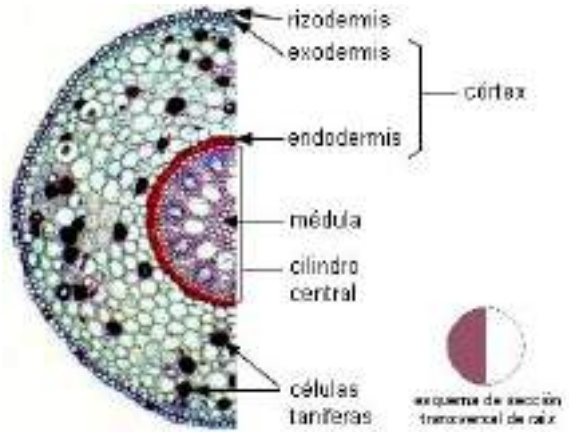
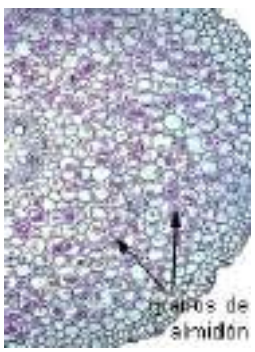


Foto modificada de www.dipbot.unict.it/ tavole.html

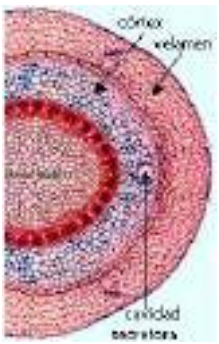
Las raíces normalmente no presentan clorofila en el córtex, pero frecuentemente las células contienen almidón; pueden encontrarse idioblastos diversos, como por ejemplo células taníferas o cristalíferas; puede presentar estructuras secretoras como espacios intercelulares lisígenos o esquizógenos. En las raíces con crecimiento secundario de Gimnospermas y Eudicotiledóneas que desprenden pronto su córtex, éste es parenquimático. En las Monocotiledóneas, donde se conserva largo tiempo, hay esclerénquima en abundancia. El esclerénquima puede tener disposición cilíndrica dentro de la exodermis o junto a la endodermis. Puede encontrarse colénquima.
El córtex en las plantas acuáticas y palustres está constituido por aerénquima, también en gramíneas de hábitats relativamente secos.

Tipos de córtex en transcortes de raíz

Ipomoea batatas: parénquima reservante

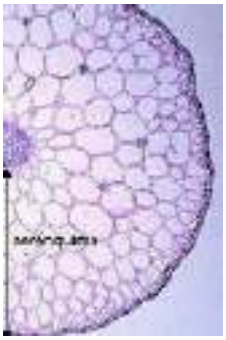


Orquídea, con cavidades secretoras



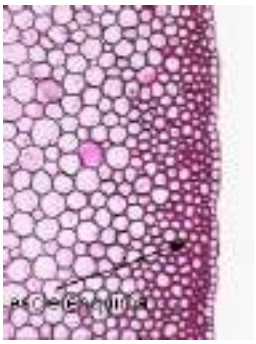
biologie.uni-hamburg.de

Nymphaea, planta acuática

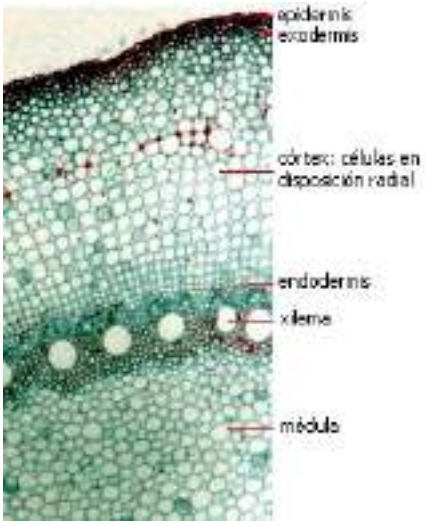


www.dipbot.unict.it/ tavole

Monocotiledónea: esclerénquima periférico



Transcorte de raíz en *Zea mays*



http://facstaff.bloomu.edu/chamuris/222/images.html

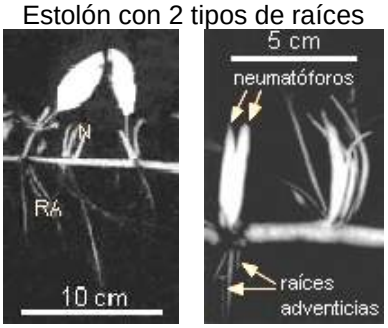
En las Gramíneas Panicoideas, entre las cuales está *Zea mays*, el maíz, las células corticales internas están radialmente dispuestas con espacios intercelulares tetragonales; la estela es de mayor diámetro, y la médula presenta espacios intercelulares.

En cambio en Gramíneas Pooideas las células corticales están regularmente dispuestas, con espacios intercelulares triangulares. La estela es pequeña y la médula no presenta espacios intercelulares (Clark, 1986).

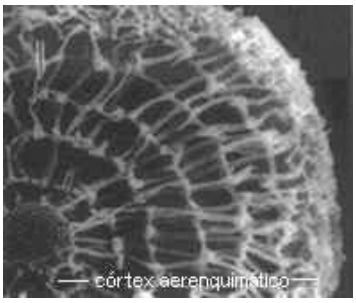
Algunas plantas palustres presentan neumatóforos. Son raíces especializadas con geotropismo negativo. En el caso de *Ludwigia* peploides (Oenotheraceae) sobre los estolones se originan 2 tipos de raíces: los neumatóforos y otras raíces adventicias, con geotropismo positivo. Los neumatóforos presentan la superficie rugosa, la estela es muy pequeña, y el córtex está formado por un aerénquima particular, formado por células alargadas dispuestas en capas concéntricas.

Ludwigia peploides (Oenotheraceae): dimorfismo radicular

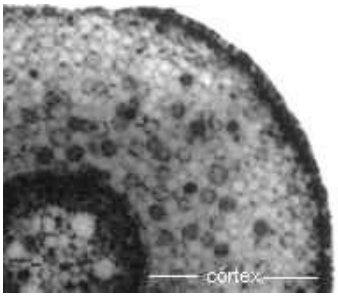
Estolón con 2 tipos de raíces



Transcorte de neumatóforo



Transcorte de raíz adventicia



Fotos de Ellmore 1981

Grammangis (Orchidaceae): córtex con pseudovelamen

Las raíces aéreas de Orchidaceae y Araceae presentan cloroplastos en las células periféricas del córtex.
Las orquídeas con velamen tipo *Cymbidium,* presentan además, en el córtex, idioblastos traqueoidales; en el género *Grammangis*, todas las células del córtex están transformadas en un pseudovelamen formado por células traqueoidales vivas, con núcleo.

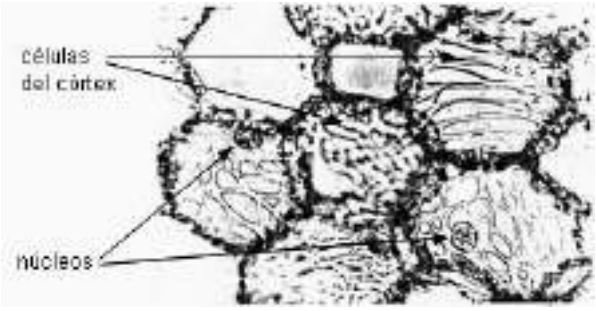


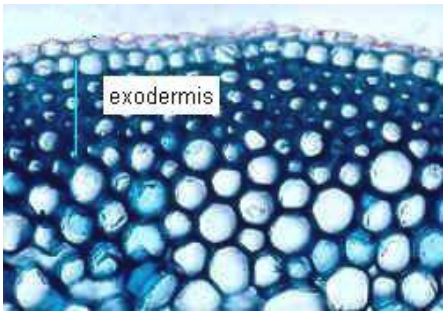
Foto de Burr & Barthlott 1991

El pseudovelamen aparentemente no está relacionado con la absorción rápida de agua. Falta frente a las células endodérmicas de pasaje, frente a las raíces secundarias, en lugares donde se forman pelos absorbentes, y no se diferencia en células infectadas con micorrizas. (Burr & Barthlott, 1991).

EXODERMIS

Las capas más externas del córtex pueden diferenciarse formando la exodermis. Esta zona generalmente no está presente en Pteridofitas. La exodermis está formada por una a varias capas de células vivas, a veces incluyen esclerénquima. Sus células pueden ser todas alargadas y suberificadas o lignificadas o algunas ser cortas y no estar lignificadas. Las celulas de la exodermis de las raíces de muchas Angiospermas tienen bandas de Caspary y desarrollan muy rápidamente suberina y en algunas especies celulosa por dentro. Su función sería evitar la pérdida de agua de la raíz al suelo. Estructural y químicamente se parece a la endodermis, y los factores causales de su desarrollo son iguales.

Transcorte de raíz de *Zea mays*



Transcorte de raíz de *Oryza sativa*

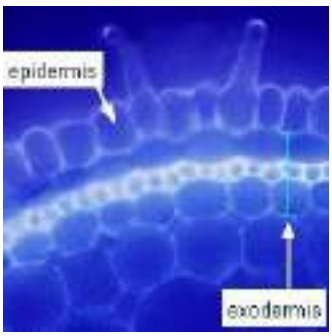


Foto de http://www.botany.hawaii.edu

La exodermis de raíces aéreas de Orchidaceae está formada por dos tipos de células, que en corte tangencial alternan regularmente:

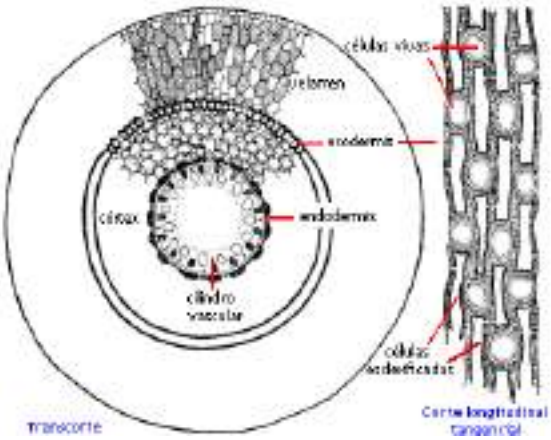
1) células muertas, alargadas en sentido longitudinal, con paredes lignificadas, engrosadas y

2) células cortas con paredes delgadas y protoplasto vivo.

Vanda teres, planta y esquema de corte transversal y longitudinal



Foto de http://www.ganeshvilla.com



Dibujos de Roth 1991

ENDODERMIS

La **endodermis** está presente en prácticamente todas las raíces, sólo se conocen tres especies que no la presentan: *Canarium commune* (Burseraceae), *Tinospora crispa* (Menispermaceae) y *Nyssa silvatica* (Cornaceae) (Mauseth, 1988).
Es una capa de células dispuestas de modo compacto, de aspecto parenquimático. Casi siempre

están provistas de Banda de Caspary sobre las paredes anticlinales (radiales), cerca de la pared tangencial interna; su anchura varía, presenta lignina o suberina o ambas sustancias.

Endodermis y banda de Caspary en transcorte de raíz de *Ranunculus*

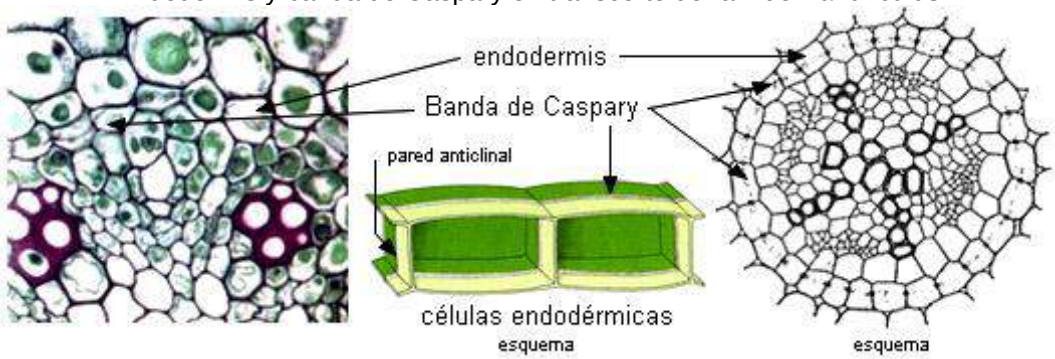


Foto de Raven 2003, esquemas de Rost 1979 y Esau 1972.

La banda de Caspary se inicia con:

1) la deposición de películas de sustancias fenólicas y grasas en la laminilla media entre las paredes radiales de las células.

2) La pared primaria queda incrustada.

3) El grosor de la pared aumenta por la deposición de sustancias sobre la cara interna.

4) La membrana plasmática está fuertemente unida a la banda, constituyendo una barrera que impide a la solución del suelo pasar por apoplasto, forzándola a través del citoplasma que es selectivamente permeable (simplasto).

Detalle del sector de la pared radial entre dos células endodérmicas plasmolizadas

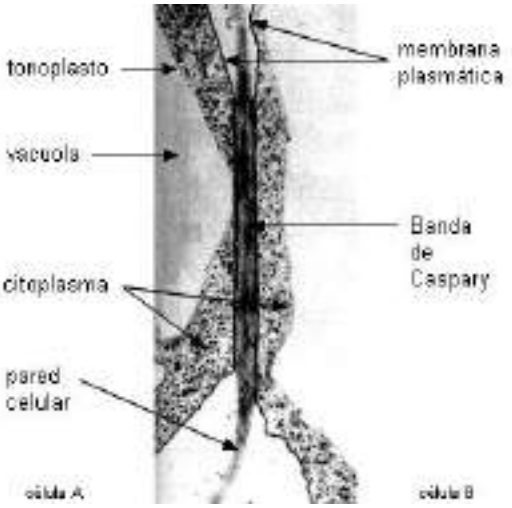
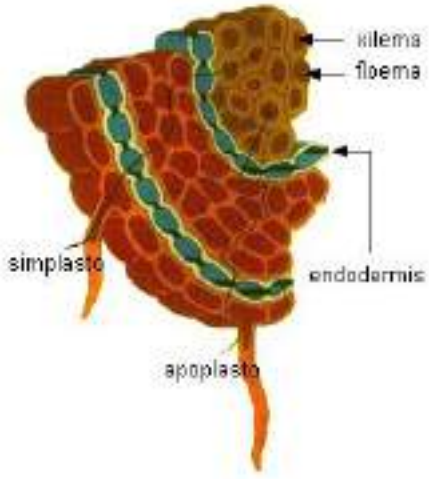


Foto de Raven, 2003

Transporte selectivo de solutos a través de la endodermis



Esquema de Moore, 1995

La endodermis divide el apoplasto de la raíz en dos compartimentos, lo que resulta muy conveniente para el desplazamiento selectivo de minerales y agua. Los iones presentes en la solución del suelo pueden difundir libremente en todo el córtex, pero no pueden atravesar la banda de Caspary. Para entrar al cilindro vascular, es decir a la corriente transpiratoria, deben cruzar la membrana plasmática de una célula endodérmica, y así la planta controla qué iones pasan y qué iones son excluidos (Mauseth, 1988).

Las paredes de las células endodérmicas sufren modificaciones.

El 1° estadio es la formación de la banda de Caspary.

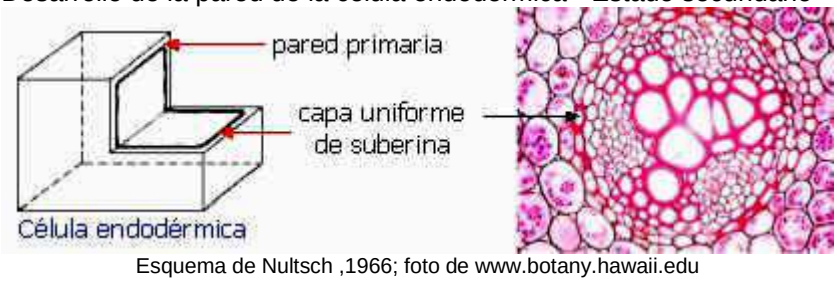
Desarrollo de la pared de la célula endodérmica - Estado primario



Esquema de Nultsch, 1966, foto de http://www.botany.org

En el 2° estadio, la suberina cubre el lado interno de toda la pared celular, especialmente en Coníferas. En las plantas vasculares inferiores la diferenciación de la endodermis termina aquí.

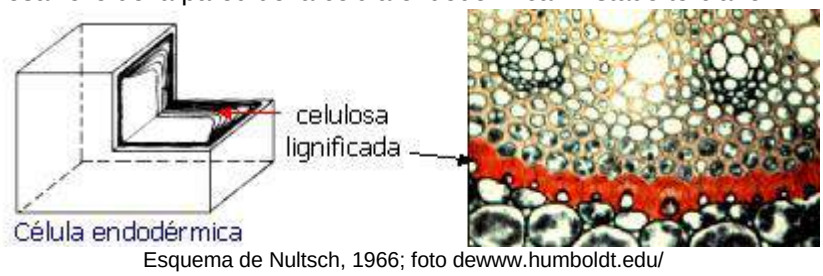
Desarrollo de la pared de la célula endodérmica - Estado secundario



Esquema de Nultsch ,1966; foto de www.botany.hawaii.edu

En el 3° estadio, sobre la suberina se deposita una gruesa capa de celulosa, y ésta y la pared primaria pueden lignificarse, formando una pared secundaria, a veces incluso con puntuaciones

Desarrollo de la pared de la célula endodérmica - Estado terciario



Esquema de Nultsch, 1966; foto dewww.humboldt.edu/

Las bandas de Caspary y los estadios sucesivos de desarrollo de la pared no se depositan simultáneamente en todas las células endodérmicas. Aparecen primero frente a los cordones de floema (ver corte de raíz en estado secundario), desde allí van hacia las células que están frente al xilema, por eso en esa zona frecuentemente las células endodérmicas tienen sólo banda de Caspary.
Algunas células endodérmicas permanecen inalteradas, se las denomina **células de paso**, porque se cree que permiten el paso de sustancias.

Pared radial de célula endodérmica en el tercer estadio en *Cucurbita*

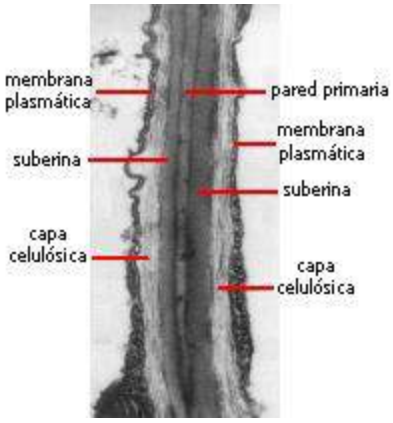
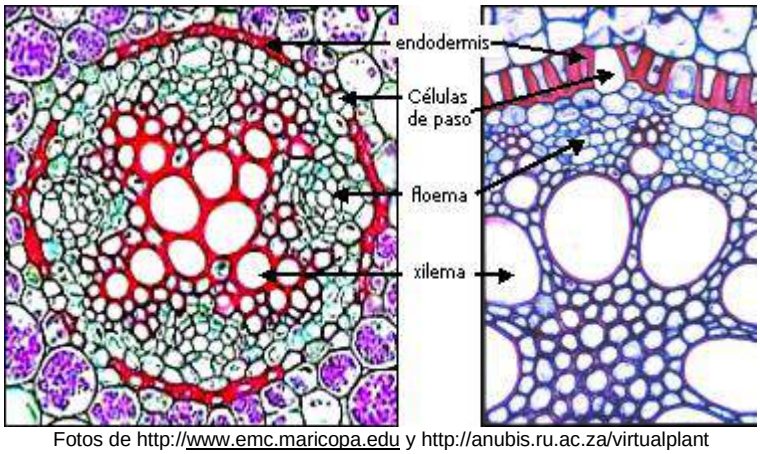


Foto MET de Raven 2003

Células de paso en transcortes de raíz de Eudicotiledónea y Monocotiledónea



Fotos de http://www.emc.maricopa.edu y http://anubis.ru.ac.za/virtualplant

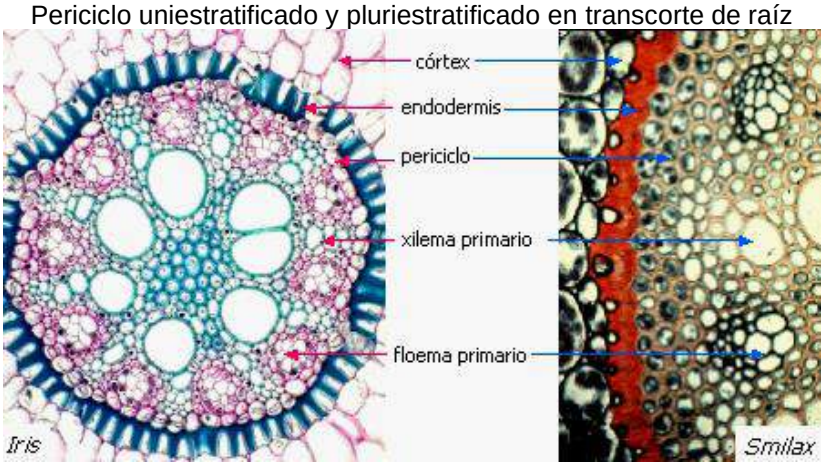
Cuando se produce el crecimiento secundario, con la formación profunda de peridermis, la endodermis es separada de la raíz con el córtex. Cuando la peridermis se forma superficialmente,

la endodermis es estirada y aplastada o se acomoda a la expansión del cilindro vascular por divisiones anticlinales.

CILINDRO VASCULAR

Comprende el sistema vascular y el parénquima asociado. Está delimitado por un tejido llamado **pericicloclo**, uni a pluriestratificado (Gimnospermas y algunas Angiospermas, entre ellas algunas gramíneas). Puede faltar en plantas acuáticas y parásitas. Sus células son parenquimáticas, de paredes delgadas, alargadas, rectangulares en sección longitudinal. Puede contener laticíferos y conductos secretores. A veces queda interrumpido por la diferenciación de elementos del xilema y floema.
En Angiospermas y Gimnospermas el pericicloclo tiene actividad meristemática: origina parte del cámbium, el felógeno y las raíces laterales. A menudo se esclerifica en raíces viejas de Monocotiledóneas sin crecimiento secundario. En *Smilax* es pluriestratificado y esclerenquimatoso.

Pericicloclo uniestratificado y pluriestratificado en transcorte de raíz



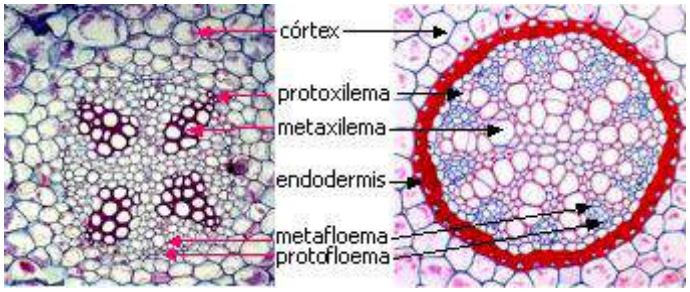
Fotos de www.dipbot.unict.it/ tavole y http://www.humboldt.edu

Sistema vascular

El floema forma cordones por debajo del pericicloclo, tiene diferenciación centrípeta, el protofloema está en la periferia. En Angiospermas está formado por tubos cribosos y células acompañantes; en Gimnospermas está formado por células cribosas, raramente hay fibras.
El xilema está dispuesto en cordones que alternan con los de floema. El protoxilema es exarco, o sea que el desarrollo es centrípeto. El metaxilema puede tener vasos y traqueidas; a veces no ocupa el centro del cilindro (por ejemplo en *Botrychium* (Pteridofita), *Iris* y *Asparagus*); cuando lo hace, los elementos de mayor diámetro están en el centro. En ese caso, el cilindro vascular se describe como **actinostela** como sucede por ejemplo en *Clintonia*, o **protostela.**

Disposición de los tejidos vasculares

Cilindro vascular en *Botrychium* y *Clintonia* - Protostela



Fotos: www.dipbot.unict.it/ tavole y www.botany.hawaii.edu/faculty

Dirección de la diferenciación de los tejidos vasculares en la raíz en *Asparagus* (Monocot.)

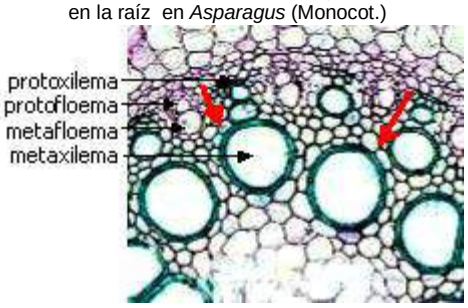
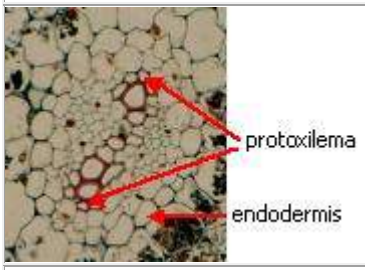
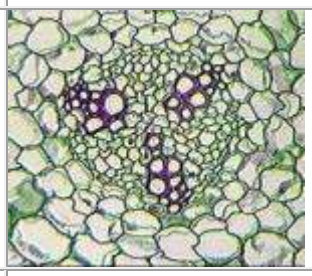
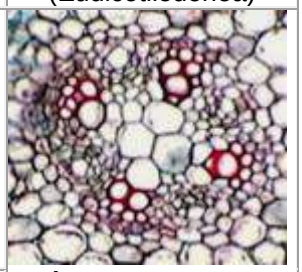
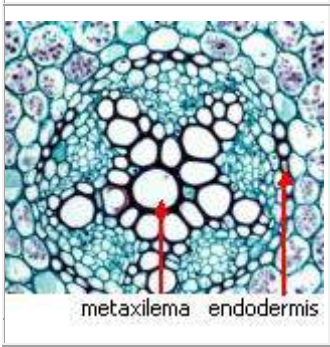
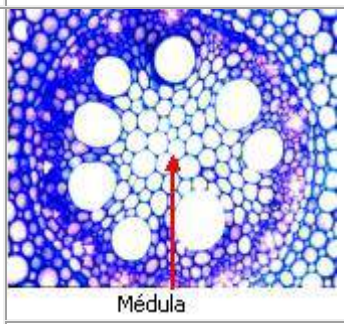
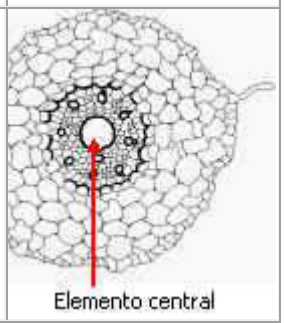


Foto de http://www.dipbot.unict.it/ tavole

Según el número de "polos" (cordones) de protoxilema se reconocen diferentes tipos de raíz. Con un polo se denomina monarca (*Trapa natans*, planta acuática); con dos, diarca (Pteridofitas, Eudicotiledóneas: *Daucus, Lycopersicon, Linum*); con tres, triarca (*Pisum*); con cuatro, tetrarca (*Vicia, Ranunculus*); con cinco, pentarca, y poliarca con varios polos.
Las raíces de Gimnospermas son diarcas o poliarcas.

Tipos de raíces primarias		
Diarca en *Actaea* (Eudicotiledónea)	Triarca en *Botrychium* (Pteridofita)	Tetrarca en *Ranunculus* (Eudicotiledónea)
		
student.lakeareatech.edu	www.uleth.ca	Raíz

En las Monocotiledóneas y en algunas Gimnospermas las raíces poliarcas presentan un número elevado de polos de xilema, en las palmeras más de 100. En algunas Monocotiledóneas el centro del cilindro puede estar ocupado por un solo vaso separado de los cordones periféricos por elementos parenquimáticos, como sucede en el trigo, *Triticum*; en otras hay una médula parenquimática alrededor de la cual los grandes vasos forman un círculo, cada vaso relacionado con 1 o 2 cordones de protoxilema, como se observa en el género *Eichhornia,* el camalote.

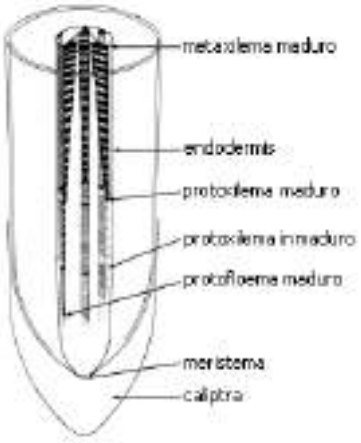
Tipos de raíces primarias		
Pentarca en *Ranunculus*	Poliarca en *Eichhornia*	Poliarca en *Triticum*
		
	www.biologie.uni-hamburg.de/	Dibujo de Fahn 1990

Los cordones xilemáticos están intercomunicados por anastomosis laterales en la mayoría de las plantas. El parénquima está asociado a las células conductoras. Pueden haber conductos resiníferos en floema primario, polos de protoxilema y en el centro de la raíz puede haber un canal central. En raíces viejas sin crecimiento secundario puede lignificarse.

DIFERENCIACION LONGITUDINAL DE LA RAÍZ

En el tallo la diferenciación longitudinal es compleja por la presencia de las hojas. En cambio en la raíz es simple, el sistema vascular se diferencia como una estructura axial.
El procámbium se diferencia en sentido acrópeto: en él se delimita primero el periciclo, luego las partes correspondientes al floema y luego las del xilema (células de mayor tamaño, más vacuolizadas), ambos en sentido acrópeto. El protoxilema madura cuando el proceso de elongación se ha completado. Las bandas de Caspary se desarrollan antes de la maduración de los elementos del protoxilema.

Diferenciación vascular longitudinal en raíz de *Pisum sativum*



Esquema de Esau, 1977

Transcorte de raíz en diferenciación, sólo el protofloema está maduro

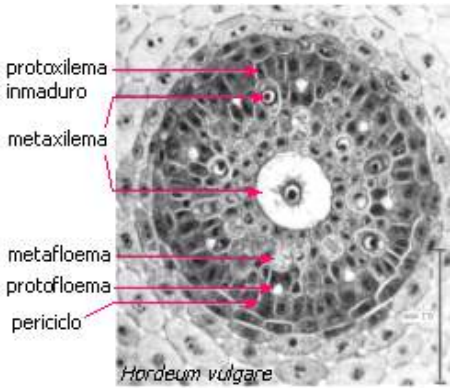


Foto de Esau, 1977

CALIPTRA

La caliptra se origina de la célula apical en las Pteridofitas, del caliptro-dermatógeno en eudicotiledóneas y del caliptrógeno en Monocotiledóneas.

Caliptra en corte longitudinal radial

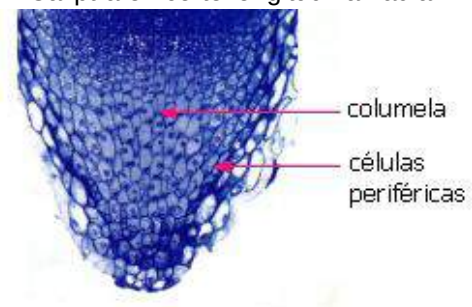


Foto de Moore, 1995

Está formada por células parenquimáticas vivas que a menudo contienen almidón. Las células se disponen hileras radiales, las células centrales forman un eje llamado columela. Las células apicales se diferencian en células periféricas que junto con las células epidérmicas secretan el mucigel, sustancia viscosa compuesta principalmente por polisacáridos elaborados en los dictiosomas. Las células periféricas se desprenden a medida que la raíz se abre paso en el suelo.

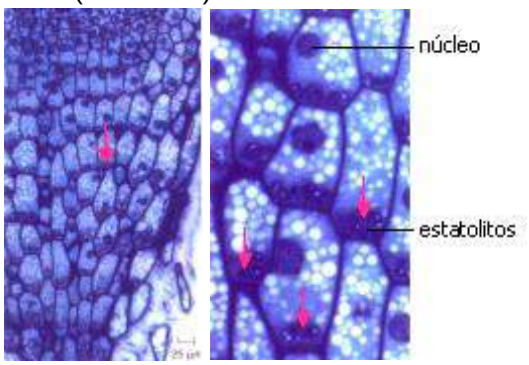
Desde hace mucho tiempo se sabe que la caliptra es el órgano que controla la geo-reacción de la raíz.

Las células de la columela (caliptra) y de los nudos de muchos tallos presentan amiloplastos numerosos y grandes.
Se creía que dichos amiloplastos ofician de estatolitos, es decir que transmiten estímulos gravitacionales a la membrana plasmática de las células que los contienen.

Radícula en posición vertical



Células de la caliptra con amiloplastos (estatolitos) ubicados en la base



Fotos de Moore, 1995

Esta creencia se funda en que los amiloplastos se acumulan en la cara inferior de las células, desplazando otros orgánulos a la parte superior.

Si se cambia la posición de la raíz, los amiloplastos se desplazan, depositándose nuevamente sobre la cara inferior.
Otros componentes citoplasmáticos como el RE y los dictiosomas también participan en la respuesta geotrópica.

Radícula horizontal y curvándose hacia el suelo



Células de la caliptra en posición horizontal: amiloplastos (estatolitos) sobre la cara inferior

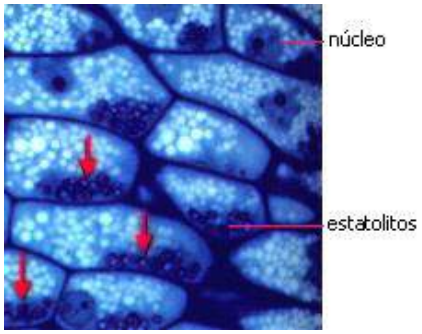


Foto de Moore, 1995

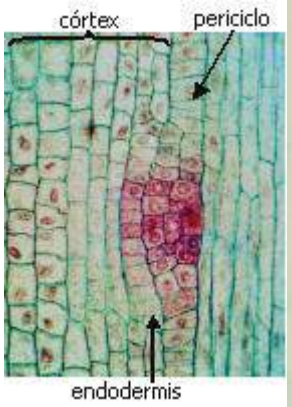
Por medio de la ingeniería genética se obtuvieron plantas sin almidón y por lo tanto sin amiloplastos, y se constató que las raíces de esas plantas también responden al estímulo gravitacional. Por esa razón, ahora se cree que las células perciben la presión ejercida por el protoplasto en las proteínas de la interfase membrana plasmática/pared celular. Aún no se sabe cómo se percibe la gravedad, pero se comienza a entender la respuesta al estímulo. Dicha respuesta está controlada por los iones Ca^{++} y la hormona Acido Indol Acético (AIA) que se acumulan en la cara inferior de la célula. El AIA inhibe el crecimiento, por lo tanto la cara inferior de las células crece menos, y el lado opuesto crece más, provocando la curvatura de la raíz hacia el suelo (Moore, 1995).

RAICES LATERALES

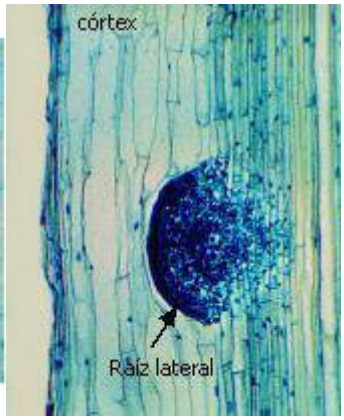
Las ramificaciones del vástago son exógenas, se originan en las yemas, en cambio las raíces laterales son endógenas. En Pteridofitas se forman a partir de la endodermis, en Angiospermas y Gimnospermas se forman en el periciclo. Se inician por divisiones anticlinales y periclinales en un grupo de células que forman el primordio de la raíz lateral, que crece y penetra en el córtex. Puede digerir parcialmente el tejido cortical, o realiza una penetración mecánica.

Zea mays, maíz, formación de raíz lateral en cortes longitudinales

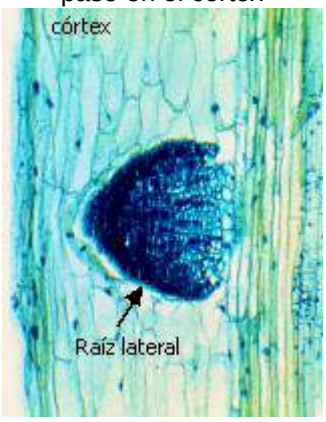
Inicio de las divisiones en el periciclo



Primordio de raíz lateral



Raíz lateral abriéndose paso en el córtex

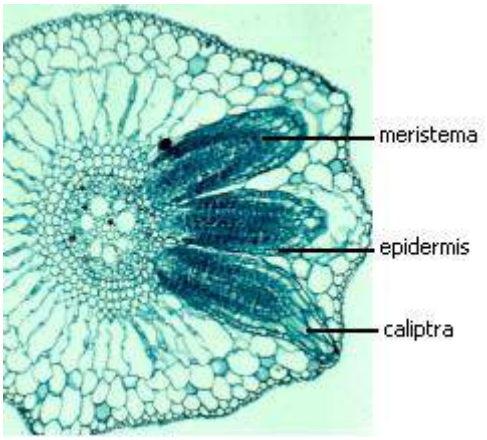


Fotos de Marsh Sundberg, http://www.botany.org

Antes de que la raíz lateral emerja a la superficie

Raíces laterales en *Eichhornia*

quedan delimitadas todas las regiones: meristema apical, caliptra, tejidos primarios.
En algunos casos la endodermis también toma parte en la formación de las raíces laterales (*Daucus*), especialmente cuando el primordio está cerca del ápice radical, donde la endodermis es aún meristemática. Puede formar una o varias capas de células, según que las divisiones sean anticlinales o periclinales, y éstas mueren o se desprenden al emerger la raíz. En Gramíneas la endodermis origina usualmente la epidermis y la caliptra.

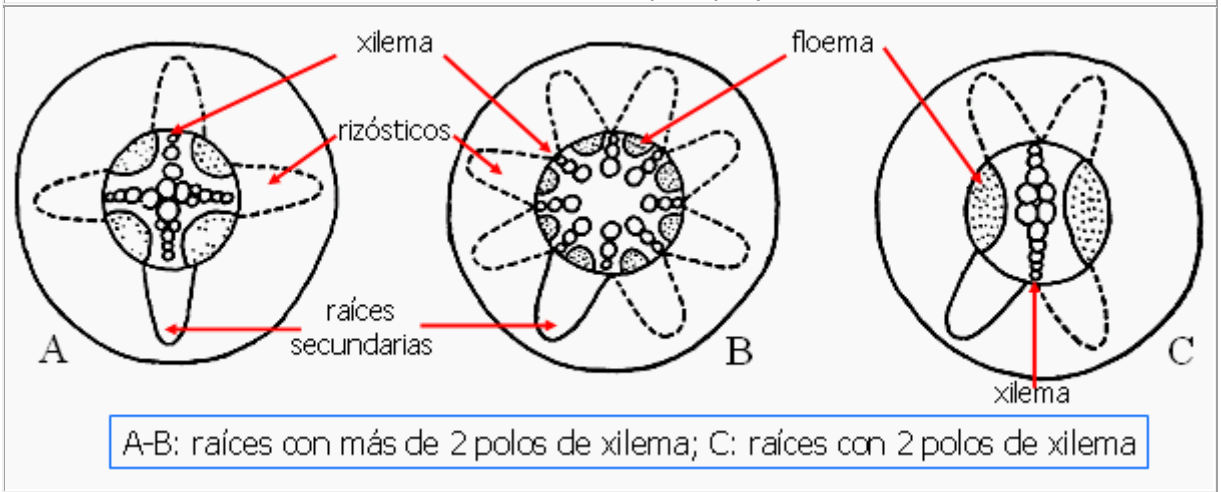


En algunas plantas acuáticas las células derivadas de la endodermis (y de otras capas corticales) forman el "pocket", estructura similar a la caliptra. En *Pistia*, Araceae, la rizodermis deriva de la capa más interna del "pocket".
El sistema vascular es independiente del de la raíz principal, se forma a partir del meristema apical de la raíz lateral, pero la relación entre ambos se establece a través de células intermedias (traqueidas y elementos cribosos) que se originan en el periciclo.

Cada raíz tiene un número definido de filas de raíces laterales (rizósticos). Hay dos tipos:

1) Las raíces con más de 2 polos de xilema, forman tantas filas de raíces como polos hay. En varias familias de Monocotiledóneas con raíces poliarcas: Gramíneas, Juncaceas y Cyperaceas, las raíces laterales se forman frente a los polos de floema, mientras en Eudicotiledóneas se forman frente a los polos de xilema. Las Bromeliaceae (Monocotiledóneas) son una excepción, sus raíces laterales se forman frente a los polos de xilema.
2) En las raíces diarcas, las raíces laterales se originan entre los polos de xilema y floema, razón por la cual presentan cuatro filas de raíces laterales, es decir el doble que el número de polos.
En algunas Pteridofitas puede presentarse ramificación dicotómica de raíces a partir del meristema apical bifurcado (Lindorf, 1991)

Relaciones anatómicas entre la raíz principal y las raíces laterales



Dibujos de Camefort 1972

Las **raíces adventicias** comúnmente se originan endógenamente en la vecindad de los tejidos vasculares, lo que facilita la conexión vascular entre ambos órganos.
Pueden originarse en:
1) La periferia del tallo o cerca del cámbium, en el parénquima interfascicular o en los radios vasculares.
2) El periciclo del tallo.

3) La médula del tallo.
4) Intersticios foliares o rameales, como en *Salix*.
A veces tienen origen exógeno, en la epidermis y tejidos corticales o en los tejidos de márgenes foliares y pecíolos.

Raíces adventicias en transcortes de tallo de tomate, originadas en el cámbium

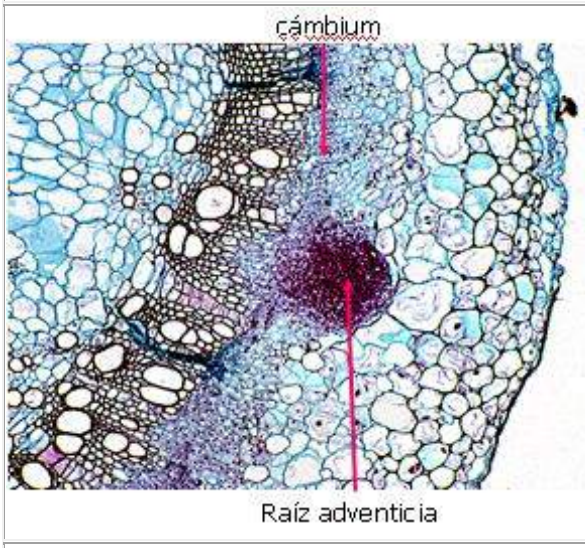


Imagen de www.uri.edu

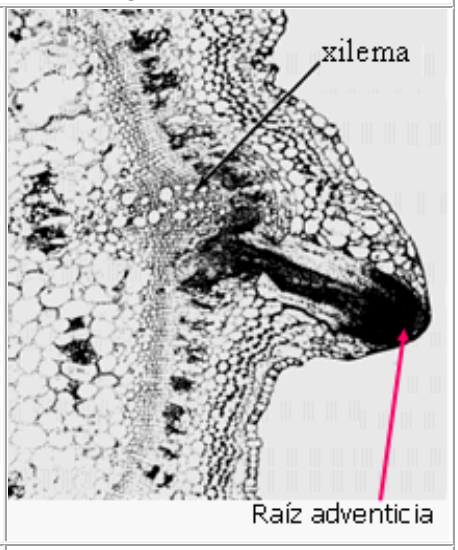
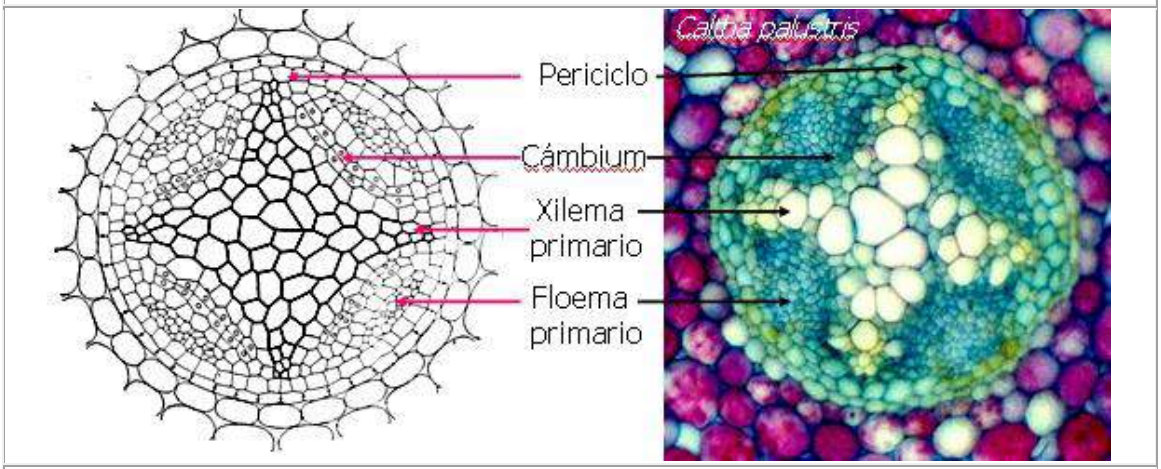


Imagen de Esau 1977

ESTRUCTURA SECUNDARIA

Típicamente la estructura secundaria se presenta en Gimnospermas y Eudicotiledóneas leñosas, sobre la raíz primaria y las raíces laterales principales, las ramificaciones de último orden carecen de crecimiento secundario.
Los tejidos secundarios de la raíz son iguales a los tejidos secundarios del tallo en la misma planta, aunque es diferente la aparición del cámbium, como consecuencia de la ordenación distinta de los tejidos vasculares primarios.
El **cámbium** se inicia en forma de arcos sobre el borde interno del floema a partir de células procambiales no diferenciadas.

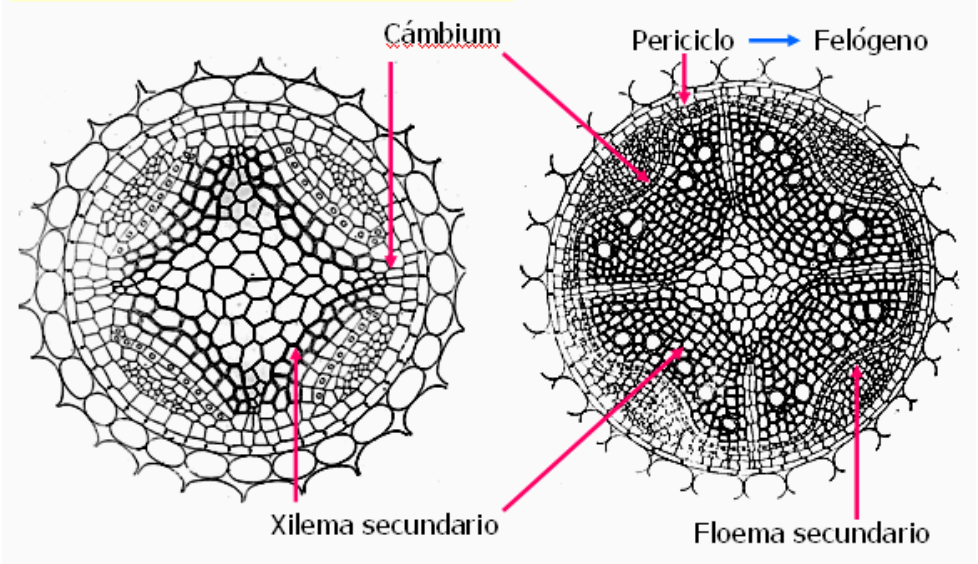
Inicio de la estructura secundaria en transcortes de raíz de Eudicotiledónea



Dibujo de Esau 1977, foto de http://www.dipbot.unict.it/tavole/tavola04/04b.html

Luego se forman nuevos arcos por fuera de los polos de xilema, a partir de las células más internas del pericíclo. Estos arcos se unen a los anteriores y forman una capa continua, que en sección transversal tiene aspecto sinuoso. Finalmente adquiere forma cilíndrica, debido a que el xilema secundario se deposita más pronto sobre el lado interno del floema que en el exterior del protoxilema.

Desarrollo de la estructura secundaria de raíz en transcortes de raíz de Eudicotiledónea

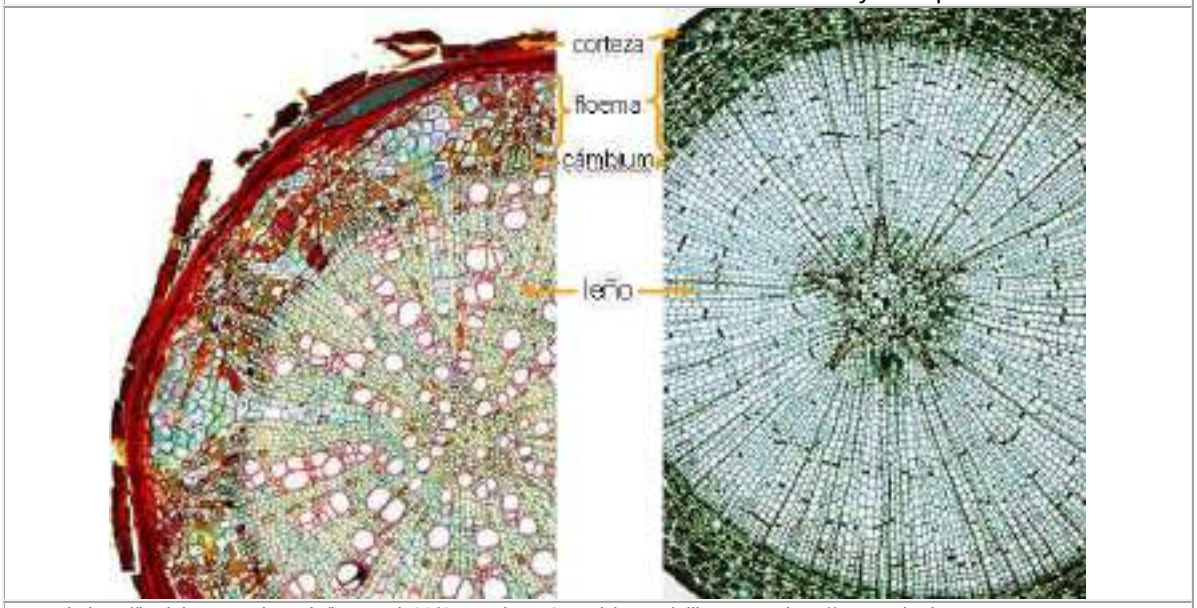


Dibujos de Esau 1977

El cámbium que se origina en el periciclo forma en algunas raíces radios medulares anchos. Los tejidos vasculares secundarios forman un cilindro continuo que incluye completamente al xilema primario. El floema primario es aplastado, algunas células se diferencian en fibras.

En comparación con el xilema secundario del tallo, el xilema secundario de raíz presenta menor cantidad de fibras, vasos de tamaño uniforme, escasa diferenciación de anillos de crecimiento, más elementos parenquimáticos vivos con función de reserva, más almidón y menos sustancias taníferas. Generalmente en la raíz hay más cantidad de floema secundario en relación con la cantidad de leño, que lo que se observa en el tallo.

Transcortes de raíz secundaria de *Tilia* (Dicot.) y *Metasequoia* (Gimnosperma)
Obsérvese el escaso desarrollo de anillos de crecimiento en el leño y el espesor del floema.



Fotos de http://botit.botany.wisc.edu/images/130/Secondary_Growth/Roots/Tilia_Root y http://www.uri.edu

En *Dahlia* la tuberización se produce por hipertrofia del xilema secundario, los vasos están dispersos en abundante parénquima leñoso que acumula inulina. *Daucus carota* almacena principalmente glucosa en las células del parénquima floemático secundario hipertrofiado.

Peridermis.
En la mayoría de las raíces el felógeno se origina en las células más externas del periciclo, y entonces la peridermis es profunda y el córtex se desprende.

Raíz secundaria de *Salix* con peridermis formada a partir del felógeno y córtex desprendiéndose

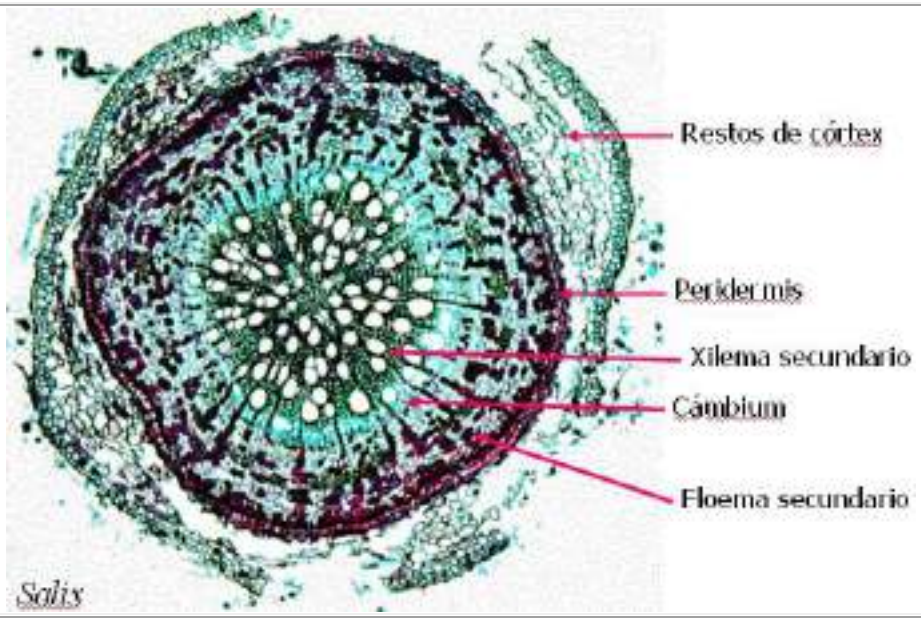


Imagen de www.uri.edu

El felógeno puede aparecer cerca de la superficie en algunos árboles y herbáceas perennes en las que el córtex cumple funciones de almacenamiento. En este caso la peridermis es superficial y el córtex se conserva. En la raíz de *Ipomoea batatas* surge inmediatamente por debajo de la exodermis (Mauseth, 1988). En *Citrus* la primera peridermis es subsuperficial y las siguientes son profundas.
En las raíces de la palmera *Phoenix dactylifera* (Monocotiledónea) hay estructuras lenticelares que forman una especie de collar en torno a las raíces de menor orden.

CRECIMIENTO SECUNDARIO ATIPICO.

Varias raíces almacenadoras presentan crecimiento secundario atípico. La remolacha, *Beta vulgaris* es un tubérculo radical o del hipocótilo según la variedad; el tubérculo se forma por crecimiento secundario anómalo: el cámbium es determinado, se consume totalmente, y se forman nuevos cámbiumes a partir de células parenquimáticas del último floema formado; el tubérculo está constituido por anillos alternantes de xilema y floema; el enorme aumento de diámetro de la remolacha se debe a divisiones celulares y agrandamiento celular que ocurren simultáneamente en todos los anillos, gracias a la limitada formación de elementos xilemáticos lignificados y a la abundancia de células parenquimáticas (Zamski, 1981). La sustancia de reserva, acumulada en el parénquima, es la sacarosa.

Detalle de transcorte de raíz de remolacha, *Beta vulgaris*

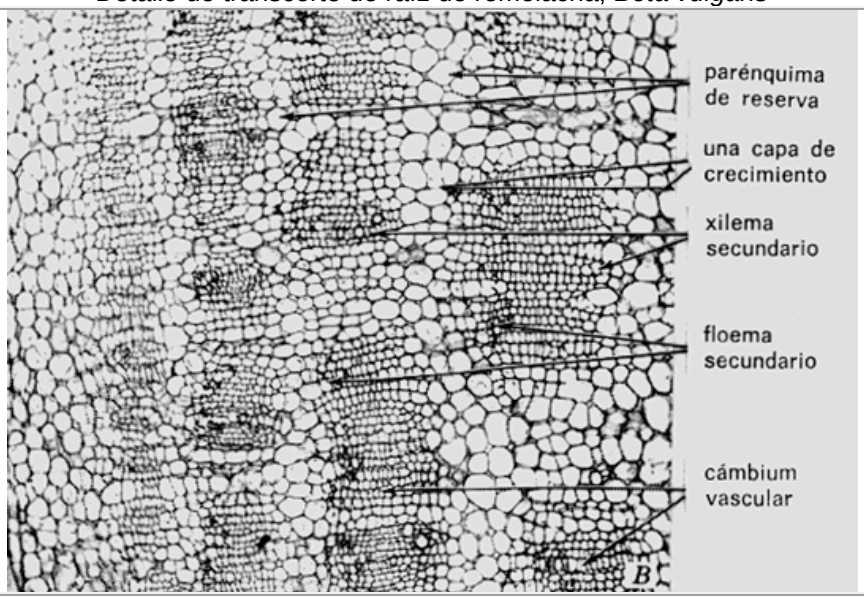
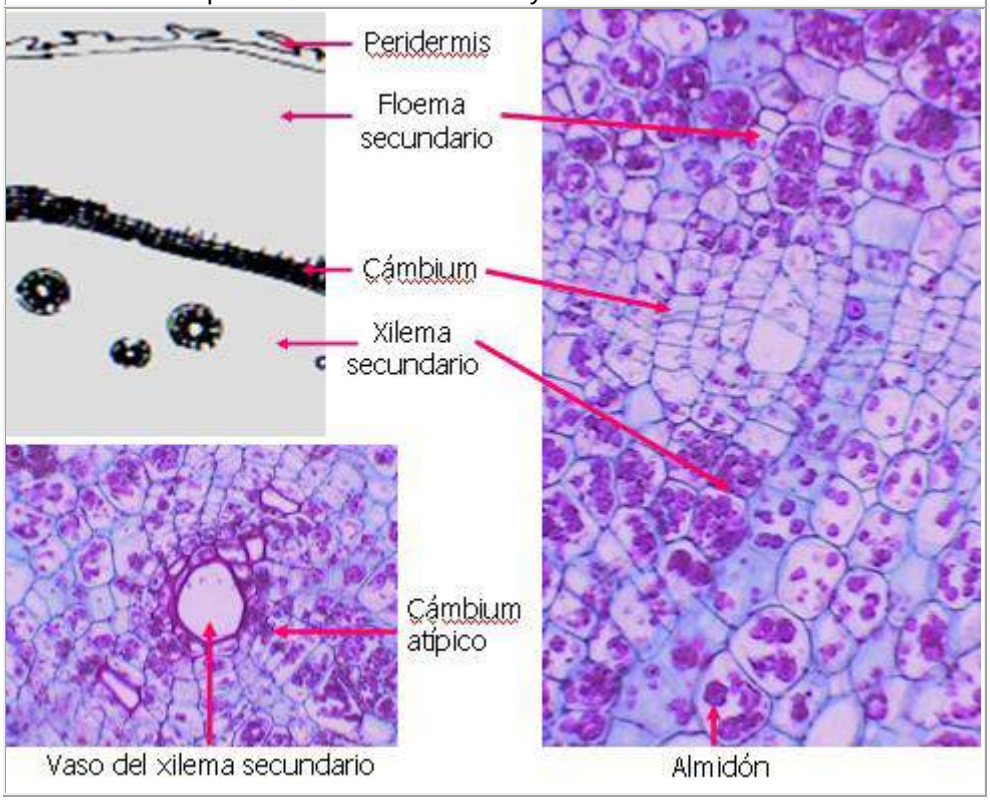


Imagen de Esau 1977

En las raíces de batata, *Ipomoea batatas*, el crecimiento secundario se inicia normalmente, luego se forman cámbiumes adicionales dentro del xilema secundario en torno a los vasos individuales o a grupos de vasos, a partir del parénquima paratraqueal. Estos cámbiumes producen algunos vasos hacia adentro y algunos elementos cribosos hacia afuera, pero sobre todo producen abundantes células parenquimáticas de almacenamiento. El proceso se repite indefinidamente; en estas raíces no se forma una corteza. Presentan laticíferos articulados simples.

Crecimiento secundario atípico en raíz de batata (*Ipomoea batatas*)
esquema de un sector de raíz y detalles de transcortes



En el rabanito y otras Brassicáceas el primer cámbium es normal, luego prolifera el tejido parenquimático del xilema y allí surgen cámbiumes anómalos que producen tejidos vasculares.

MICORRIZAS.

Las micorrizas constituyen una simbiosis especialmente importante, que ocurre en la mayoría de los grupos de plantas vasculares. Las micorrizas son capaces de absorber y transportar fósforo, zinc, manganeso y cobre, todos nutrientes esenciales. Los hongos se benefician obteniendo carbohidratos de la planta hospedante.
Solo unas pocas familias de angiospermas carecen de ellas: Brassicaceas y Cyperaceas. Las Proteaceas tienen raíces muy finas que parecen desempeñar un rol similar al de las micorrizas.
Existen bacterias que favorecen el proceso de micorrización selectivamente, se las denominó bacterias ayudantes (Garbaye, 1994).
Hay dos tipos de micorrizas, las endomicorrizas y las ectomicorrizas.

Endomicorrizas.

Son más frecuentes las endomicorrizas, ocurren aproximadamente en el 80% de las plantas vasculares. Entre las Gimnospermas sólo presentan endomicorrizas *Taxus baccata, Sequoia sempervirens, Sequoia gigantea y Ginkgo biloba* (Strasburger, 2004).

Los hongos más frecuentes en las endomicorrizas son generalmente Zygomycetes, con hifas no septadas y las asociaciones hongo/hospedante **no son muy específicas**. Muchas gramíneas las presentan: *Andropogon, Bromus, Festuca, Panicum, Poa,Saccharum, Sorghum, Sporobolus, Stipa y Zea mays.*

Las hifas de las endomiorrizas penetran las células del córtex de la raíz, sin romper el plasmalema o el tonoplasto.

Forman unas estructuras dendroides llamadas **arbúsculos** o protuberancias llamadas **vesículas**, que quedan revestidas por la membrana plasmática.

Las endomicorrizas se suelen llamar **micorrizas V/A** por la formación de estas estructuras. El hongo nunca penetra la endodermis, ni la estela, ni el meristema apical, ni la caliptra.

Endomicorrizas en corte longitudinal de raíz

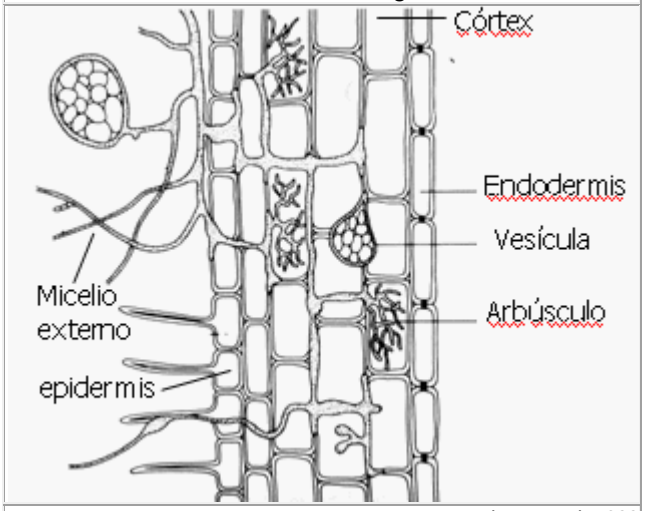
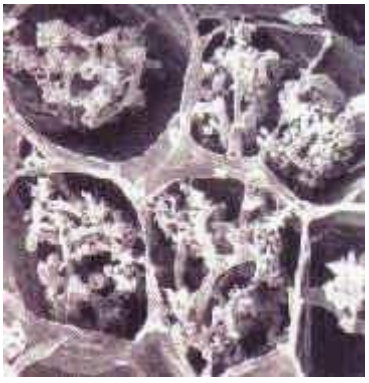


Imagen de Mauseth 1988

Arbúsculos de endomicorrizas



www.simbiotica.org/fungi.htm

Las hifas se extienden varios centímetros por fuera de la raíz, incrementando la cantidad de nutrientes absorbidos.
El intercambio entre hongo y hospedante tiene lugar en los arbúsculos, que se llenan de gránulos de fosfatos.

Las endomicorrizas son particularmente importantes en los trópicos donde los suelos tienden a retener los fosfatos.
La comprensión de las relaciones micorrícicas puede ser la clave para disminuir la cantidad de fertilizantes (especialmente fosfatos) que deben aplicarse a los cultivos para obtener buenas cosechas (Raven, 1991).

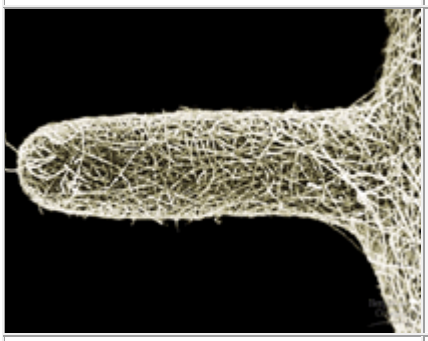
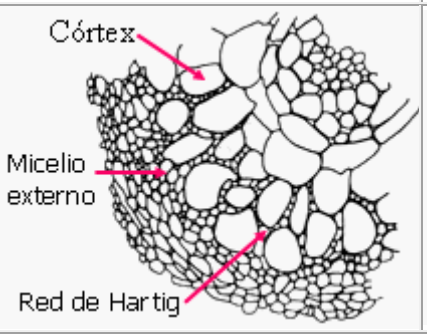
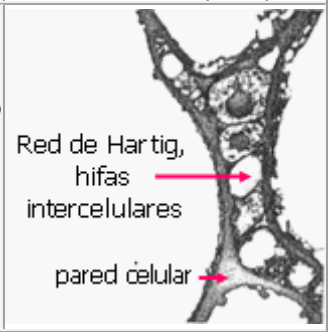
En las micorrizas de orquídeas intervienen hongos basidiomicetes con hifas septadas. Las plántulas de orquídeas dependen de las micorrizas, mueren si no las tienen, porque las semillas no tienen reservas. Por esta razón se habla en este caso de "hongos nodriza".

Se han estudiado varias especies de Leguminosae (*Lupinus, Astragalus, Trifolium*) en U.S.A. que presentan micorrizas V/A con hifas aseptadas, o micorrizas formadas por hifas septadas que a menudo forman esclerocios intracelulares (O'Dell & Trappe, 1992).

El estudio de los fósiles revela que las plantas más antiguas conocidas presentan endomicorrizas. Algunos investigadores postulan que el establecimiento de dichas asociaciones fue un paso decisivo en la colonización vegetal de la tierra firme. Los suelos disponibles debían ser muy pobres, o sea que el rol de las endomicorrizas puede haber tenido una importancia crucial, al extremo que los que invadieron la tierra pueden haber sido simbiontes antes que organismos (Raven 1991)

Ectomicorrizas.

Las ectomicorrizas son características de ciertos grupos de árboles y arbustos de regiones templadas**:** Fagaceas (robles), Salicaceas (alamo, sauce), Pinaceas, y árboles como *Eucalyptus* y *Nothofagus* que habita en las zonas límites del crecimiento de árboles.
El hongo crece entre las células de la raíz, rodeándolas sin penetrarlas, formando una estructura característica, la "red de Hartig". Además las raíces están rodeadas por una vaina formada por el hongo, llamada manto fúngico; las hormonas que secreta el hongo provocan la ramificación de la raíz, que adopta un aspecto característico esponjoso y ramificado. El micelio se extiende mucho hacia el suelo. Los pelos absorbentes a menudo están ausentes, siendo reemplazados por las hifas fúngicas.

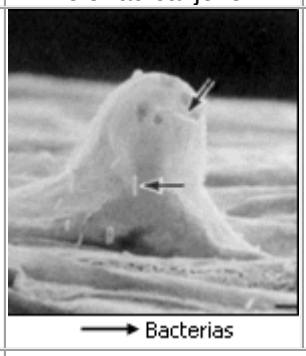
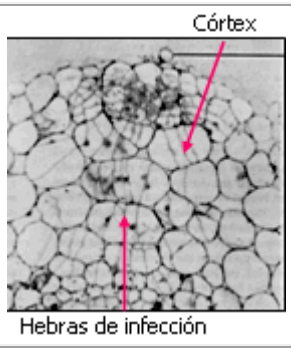
Raíz con ectomicorrizas (MEB)	Transcorte de raíz de *Fagus*	Células de raíz de *Picea abies* (MET)
		
Imagen de http://www.anselm.edu		Imágenes de Strasburger

Los hongos que forman ectomicorrizas son basidiomicetes en su mayoría, pero hay también muchos ascomicetes. Las asociaciones son muy específicas, pero sin embargo *Pinus silvestris* puede formar ectomicorrizas con 25 especies de hongos (Strasburger).

NODULOS RADICALES

Los nódulos radicales son asociaciones simbióticas entre bacterias y plantas superiores. La más conocida es la de *Rhizobium* con especies de Leguminosas. La planta proporciona a la bacteria compuestos carbonados como fuente de energía y un entorno protector, y recibe nitrógeno en una forma utilizable para la formación de proteínas. La simbiosis entre cada especie de leguminosa y de *Rhizobium* es específica. Por ejemplo, *Glycine max*, la soja, se asocia con la bacteria *Bradyrhizobium japonicum*

Los rizobios (bacterias) entran en los pelos radicales, que se deforman. La bacteria degrada la pared y la penetra; el crecimiento del pelo se altera, y se forma hacia adentro una estructura tubular llamada hebra de infección. La hebra se dirige a la base del pelo, y a través de las paredes celulares va al interior del córtex.

Soja, raíz y nódulos	Pelo radical joven	Raíz en transcorte	Detalle con MET
			
Foto de Mauseth 1991			Imágenes de Raven 2003

Las bacterias inducen la división celular en las células corticales, que se vuelven meristemáticas. Cuando los rizobios son liberados de las hebras de infección y penetran en las células radicales, quedan envueltos por invaginaciones de la membrana plasmática de los pelos radicales. Debido a la continua proliferación de bacteroides (rizobios desarrollados) y células corticales, se forman unos crecimientos tumorales que constituyen los nódulos (Raven, 2003).

Cada nódulo presenta una región central con células invadidas por bacteroides de *Rhizobium*, y una zona meristemática que agrega nuevas células permitiéndo al nódulo crecer y fijar nitrógeno indefinidamente.

El nódulo está inervado por 1-5 trazas xilemáticas derivadas de la estela de la raíz. Cerca de la periferia del nódulo se forma una endodermis del nódulo, conectada con la endodermis de la raíz.

Diagrama tridimensional de raíz y un nódulo

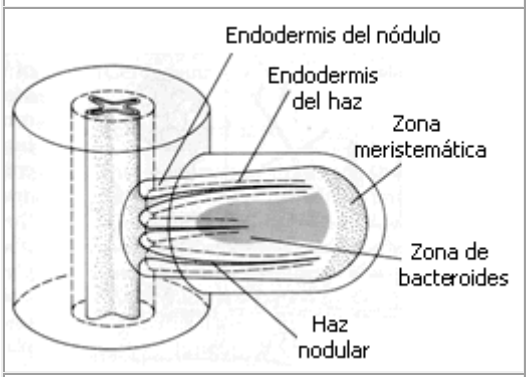
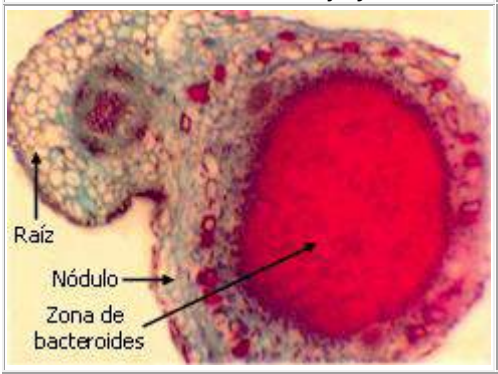
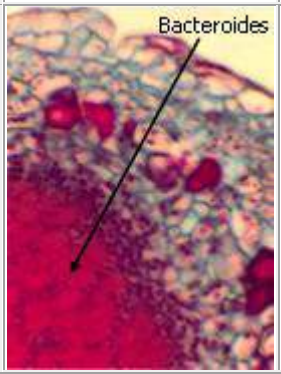
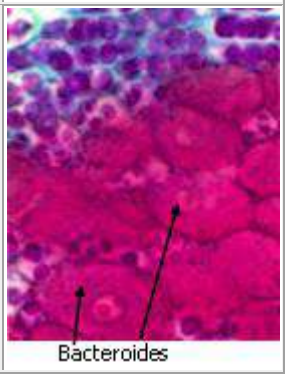


Diagrama de Mauseth 1988

Los nódulos están formados por células infectadas por *Rhizobium* que adquieren gran tamaño y por células más pequeñas, no infectadas, que son ricas en peroxisomas y RE tubular. Estas últimas tienen en la soja un papel muy importante en la producción de ureidos, compuestos derivados de la urea, a partir del nitrógeno molecular recién fijado por las células infectadas.

Transcorte de raíz de soja y nódulo	Detalle del nódulo	Bacteroides
		

En los alisos (*Alnus*) y otros árboles (Betulaceae, Casuarinaceae, Rhamnaceae, Ulmaceae, Rosaceas, Myricaceae, Eleagnaceae) las raíces se asocian simbióticamente con bacterias actinomicetes del género *Frankia*, que fijan nitrógeno. Forman nódulos en los cuales las bacterias llenan las células. Probablemente la nitrogenasa, enzima fijadora de nitrógeno, se localiza en la periferia de esas células.

Glosario

Hifas: cada uno de los elementos filamentosos que constituyen su aparato vegetativo, el micelio.

Micorriza: unión intima de la raíz de una planta con las hifas de determinados hongos.

Bibliografía

Burr B. & Barthlott 1991. On a velamen like tissue in the root cortex of orchids. Flora 185: 313-323.

Camefort, M. 1972. Morphologie des Végétaux Vasculaires. 2da ed. Doin, Éditeurs.

Ellmore G.S. 1981. Root dimorphism in *Ludwigia peploides* (Onagraceae): structure and gas content of mature roots. Amer.J.Bot. 68: 557-568.

Esau K. 1972. Anatomía vegetal. Ed. Omega, S.A.

Esau K.1977. Anatomy of Seed Plants. 2nd. Ed. John Wiley and Sons. New York.

Fahn A. 1990. Plant Anatomy. 4th Ed. Pergamon Press.

Garbaye J. 1994. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. New Phytol. 128: 197-210

Lindorf H., L.de Parisca & Rodriguez P. 1991. Botanica. Clasificacion - Estructura - Reproduccion. Univ.Central Venezuela. Ediciones de la Biblioteca, Caracas. 584 pags.

Nultsch W. 1966. Botánica General. Ed. Norma. Cali, Colombia.

Mauseth J. 1988. Plant Anatomy. Benjamin/Cummings.

Mauseth, J. 1991. Botany. An introduction to plant biology. Saunders College Publishing. Philadelphia.

Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern. 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.

O´Dell T.E. & Trappe J.M. 1992. Root endophytes of Lupin and some other legumes in North Western U.S.a. New Phytologist 122: 479-486.

Porembski S. & Barthlott W. 1988. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. Nordic J.Bot. 8: 117-137.

Porembski S. & Barthlott W. 1995. On the occurrence of a velamen radicum in Cyperaceae and Velloziaceae. Nordic J.Bot. 15: 625-629.

Raven, Evert & Eichhorn. 2003. Biology of Plants. 6th. ed. W.H.Freeman and Company. New York.

Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E. & Stocking C.R. 1979. Botany. A brief introduction to plant biology. John Wiley & Sons. New York.

Roth, I. 1991. Anatomía de las plantas superiores. Ediciones de la Biblioteca. Universidad Central de Venezuela. Caracas.

Strasburger. 2004. Tratado de Botánica. 35a. ed. Ed. Omega.

Zamski E. & Azenkot A. 1981. Sugarbeet vasculature I. Cambial development and the three-dimensional structure of the vascular system. Bot. Gaz. 142 (3): 334-343.

Tema 21: ANATOMÍA FOLIAR

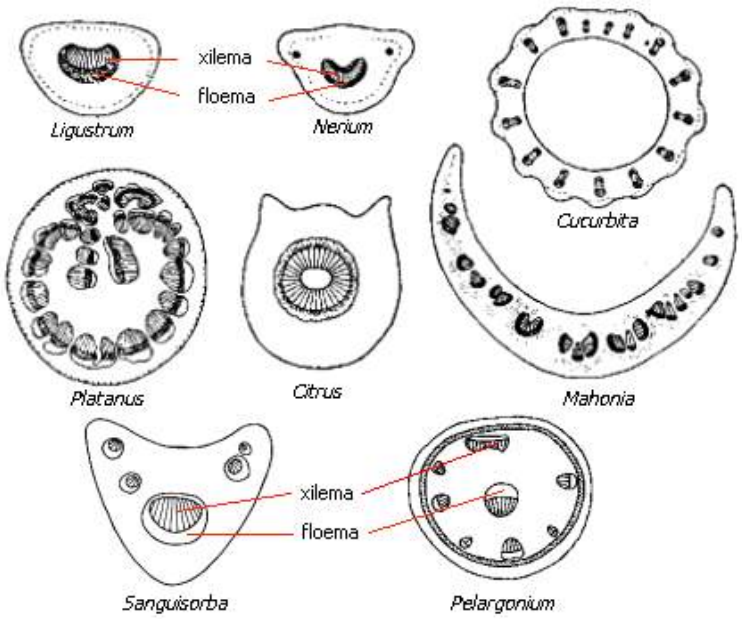
Las hojas, igual que el tallo, están compuestas por los tres sistemas de tejidos: dérmico, fundamental y vascular.
El sistema dérmico está constituido por la epidermis; en el sistema fundamental el tejido más importante es el parénquima clorofiliano, aunque también se encuentran tejidos de sostén: colénquima y esclerénquima. El sistema vascular está integrado por el xilema y el floema.

21.1. HOJAS DE EUDICOTILEDÓNEAS

PECÍOLO

El pecíolo frecuentemente muestra forma redondeada en transcorte; cuando la base foliar es amplia, puede tener forma semilunar (*Mahonia*). La epidermis presenta estomas. El córtex generalmente exhibe un anillo completo de colénquima periférico, o cordones de colénquima si el pecíolo presenta costillas. El parénquima fundamental puede contener estructuras glandulares, y células con cristales. A veces hay fibras alrededor del tejido vascular.
Se observan tres tipos básicos de organización vascular:
a- Un haz vascular con el xilema orientado hacia la cara adaxial y el floema hacia la cara abaxial. Este tipo de organización es muy frecuente (*Camellia, Ilex, Ligustrum, Nerium,*).
b- Varios hacecillos dispuestos en un semicírculo (*Aristolochia*, *Mahonia*, *Sanguisorba*) o en un círculo completo (*Platanus, Pelargonium, Liriodendron, Vitis, Cucurbita, Hedera helix*).
c- Los tejidos vasculares pueden formar un anillo continuo, donde el xilema es interno y el floema periférico (*Citrus, Catalpa*).

Pecíolos de hojas de Eudicotiledóneas en transcorte: organización vascular



Esquemas de Esau 1972 y 1977

Los pulvinos y pulvínulos, situados en los pecíolos y peciólulos respectivamente, son hinchados, con superficie arrugada. El sistema vascular está en el centro, rodeado por parénquima con paredes delgadas con espacios intercelulares. La epidermis presenta estomas escasos o

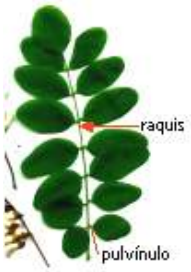
ausentes, puede haber tricomas. Los movimientos se producen por cambios rápidos de turgencia, es decir incorporación o pérdida de agua en las células.

Arachis hypogaea
Transcortes de pulvino y pecíolo



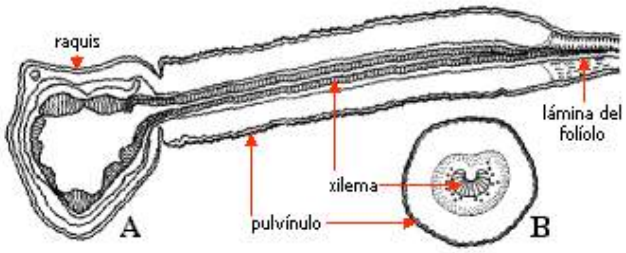
Esau 1972

Hoja



www.cuyamaca.net/

Robinia pseudoacacia
A, transcorte de raquis y corte longitudinal de pulvínulo situado en el peciólulo. B, transcorte de pulvínulo



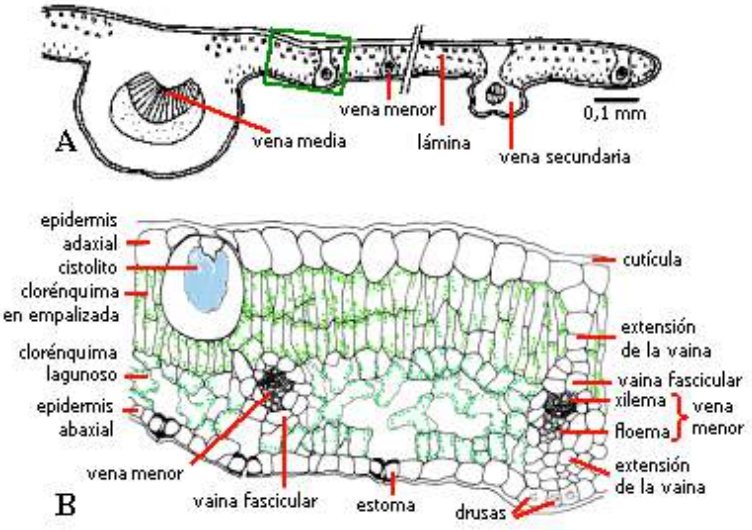
Esau 1972

LÁMINA FOLIAR

1) SISTEMA DÉRMICO

Normalmente la epidermis es el tejido protector de la hoja, aunque excepcionalmente las pérulas de algunas Eudicotiledóneas leñosas pueden desarrollar una peridermis.

Maclura tinctoria, esquema de transcorte de lámina foliar y detalle



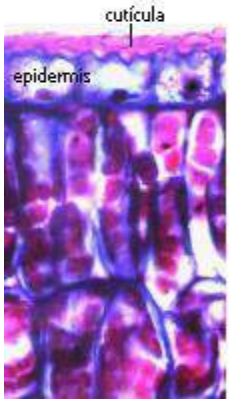
Dibujos de Dal Molín y Gonzalez

Las células epidérmicas fundamentales de la mayoría de las especies carecen de cloroplastos; sin embargo, en las hidrófitas sumergidas y en las higrófitas las células tienen cloroplastos.
Se distingue la epidermis **adaxial** y la epidermis **abaxial**. La cutícula es generalmente más gruesa en la epidermis adaxial. En plantas de ambientes húmedos la cutícula es delgada, en cambio en las xerófitas, puede ser muy gruesa.

La epidermis es generalmente simple, pero puede ser múltiple (pluriestratificada) como en *Nerium* y *Ficus*. En *Peperomia* la epidermis múltiple puede tener 15 capas de células, siendo más gruesa que el mesófilo.
En algunas especies, como en *Mesembryanthemum cristallinum*, hay células epidérmicas modificadas que cumplen la función de almacenar agua; son células muy voluminosas, de paredes delgadas, que otorgan un aspecto particular a la especie, conocida como "planta de hielo".

Epidermis foliar

Simple en *Camellia*



Múltiple en *Nerium oleander*

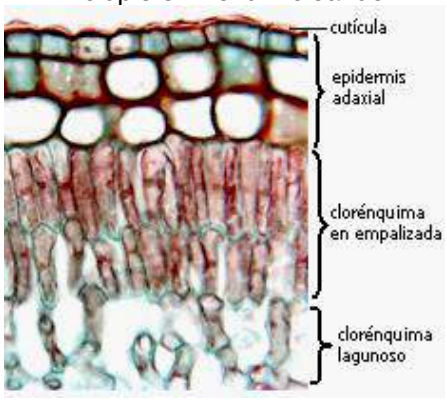
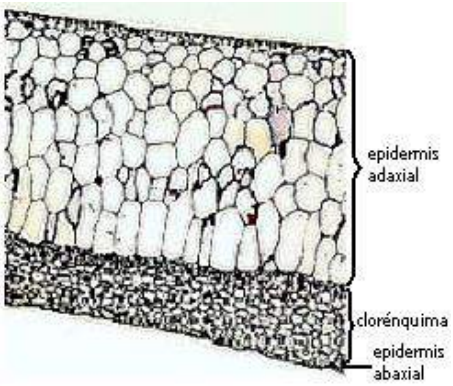


Foto de Mauseth weblab

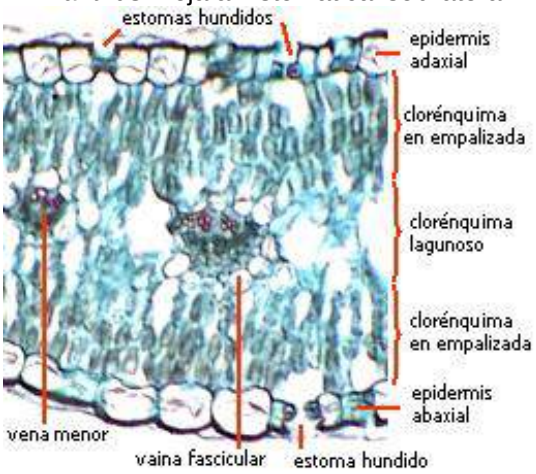
Múltiple en *Peperomia*



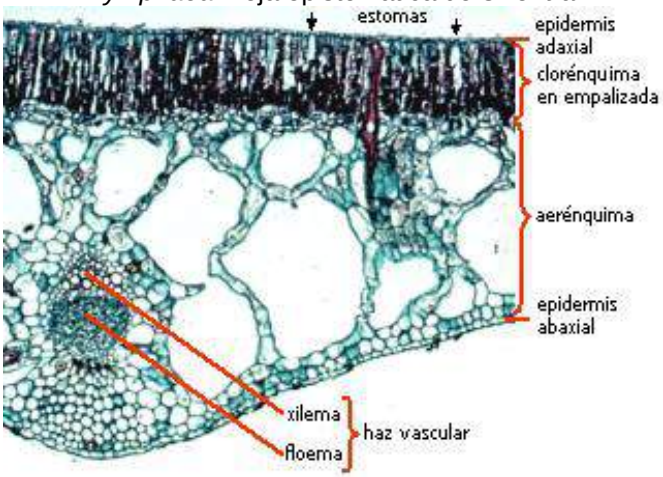
http://www.uoguelph.ca/botany/courses/BOT3410

La repartición de los estomas es variable. Comúnmente las hojas son **hipostomáticas**, con estomas sólo en la epidermis abaxial (Ej. *Maclura tinctoria, Patagonula americana, Camellia*). Las hojas **anfistomáticas** los presentan en ambas caras, generalmente con más estomas en la cara abaxial (Ej. *Dianthus*, clavel). Las hojas **epistomáticas** presentan estomas sólo en la cara adaxial (Ejs. *Nymphaea*, *Victoria cruziana*, irupé).

Dianthus: hoja anfistomática isobilateral

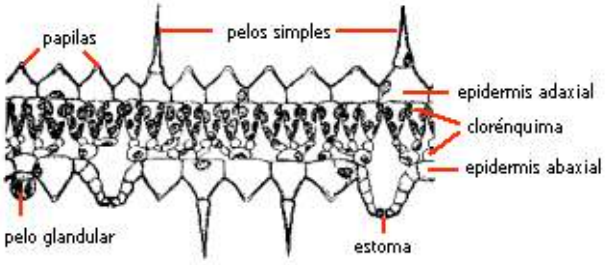


Nymphaea: hoja epistomática dorsiventral

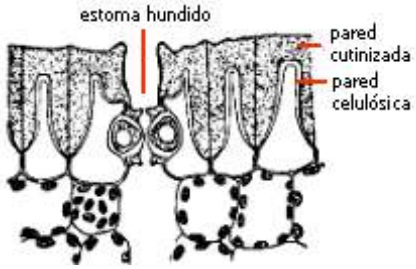


En las hojas amplias de las eudicotiledóneas los estomas están esparcidos. En plantas mesófitas los estomas generalmente están al mismo nivel que las demás células. En plantas higrófitas los estomas están elevados sobre las demás células. Los vegetales de ambientes secos (xerófitos), tienen dispositivos que evitan la pérdida de agua y al mismo tiempo protegen contra la radiación luminosa y calor demasiado intensos: la epidermis con pared externa muy gruesa, cutícula gruesa, revestimientos céreos, resinosos o calcáreos; estomas estrechos y hundidos. El número de estomas es elevado en las xerófitas para favorecer el intercambio gaseoso cuando el suministro hídrico es favorable, pero pueden estar cerrados permanentemente durante la estación desfavorable.

Transcorte de hoja de *Ruellia*, planta higrófita



Epidermis de *Gasteria*, planta xerófita



Dibujos de Strasburger 2003

A veces los estomas se encuentran en surcos o en criptas para evitar la evaporación (Ej.: *Nerium oleander*) con abundantes tricomas muertos que forman una capa protectora.

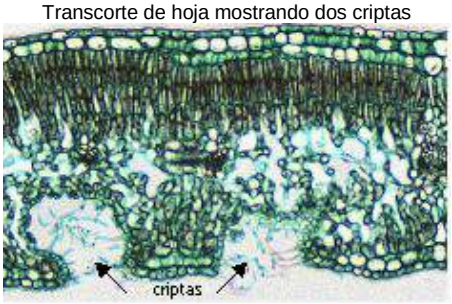
Criptas estomáticas en *Nerium oleander*, laurel rosa

Vista superficial, MEB

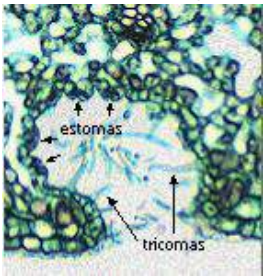


Foto de Raven 2003

Transcorte de hoja mostrando dos criptas



Detalle de una cripta



Fotos de http://www.uri.edu/artsci/ bio/plant_anatomy/57A.html

Las hojas de *Littorella* (Plantaginaceae) carecen de estomas y tienen cutículas gruesas, de manera que sus raíces transportan CO_2 para la fotosíntesis (Moore, 1995).
La epidermis puede tener idioblastos diversos, por ejemplo *Maclura tinctoria* presenta cistolitos en la epidermis.
Las hojas pueden ser glabras, o pilosas; la variabilidad de los pelos es amplísima, pueden presentarse pelos tectores y/o glandulares. *Cannabis sativa,* la marihuana, presenta numerosos tricomas glandulares y no glandulares.

2) SISTEMA FUNDAMENTAL O MESÓFILO

El mesófilo está constituido por el parénquima clorofiliano ubicado entre las dos epidermis. Puede ser: **1) homogéneo,** formado por células más o menos redondeadas, como sucede en plantas herbáceas como el lino (*Linum usitatissimum),* la lechuga *(Lactuca sativa),* la arveja (*Pisum sativum*), o constituido por células alargadas como sucede en la remolacha (*Beta vulgaris)*. Las especies de *Eucalyptus* con hojas péndulas también presentan este tipo de mesófilo.

Mesembryanthemum cristallinum, planta y transcorte de hoja con mesófilo homogéneo



www.mma.es/parques/ centasoc/mesenb.htm

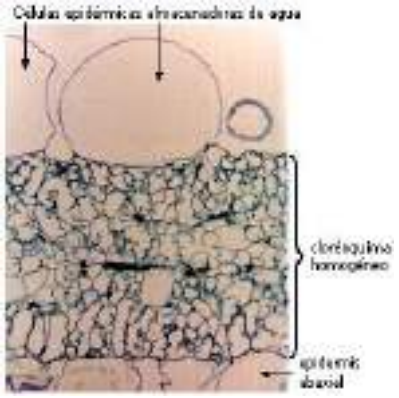


Foto de Mauseth weblab

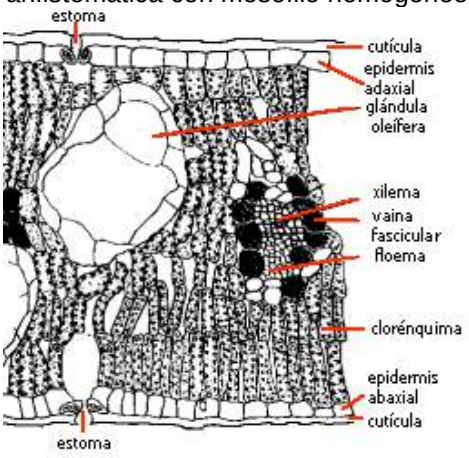
2) heterogéneo, con el parénquima clorofiliano diferenciado en parénquima en empalizada y parénquima lagunoso. Según la ubicación de los dos tipos de parénquima se distinguen tres tipos de estructura del mesófilo:

2A) dorsiventral, cuando el parénquima en empalizada está hacia la cara adaxial y el parénquima lagunoso hacia la cara abaxial (*Vitis, Ligustrum, Pyrus, Citrus, Syringa*). Esta organización se encuentra en las hojas orientadas horizontalmente. Al nivel de cada estoma de la epidermis inferior la laguna del tejido lagunoso constituye la cámara subestomática.

El número de capas de parénquima en empalizada es variable: hay una sola en el tabaco (*Nicotiana tabacum),* la batata *(Ipomoea batatas),* la papa (*Solanum tuberosum)* y el tomate *(Lycopersicon esculentum*), dos en el laurel rosa (*Nerium oleander),* la alfalfa (*Medicago sativa)* o el guayaibí (*Patagonula americana*) y tres en el peral (*Pyrus*).

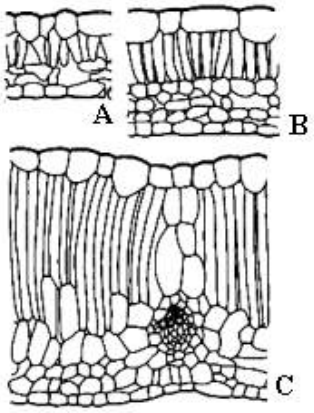
El número de capas del tejido en empalizada puede variar de una hoja a otra del mismo individuo: en *Fagus silvatica* y *Acer platanoides,* árboles de copa amplia, las hojas periféricas tienen más capas que las del interior de la copa (Figs. A y B). Las hojas que están al sol son más gruesas que las que están en la sombra, el parénquima clorofiliano en empalizada está más desarrollado (Fig. C), y tienen más cloroplastos.

Eucalyptus, transcorte de hoja anfistomática con mesófilo homogéneo



Dibujo de http://www.uq.edu.au

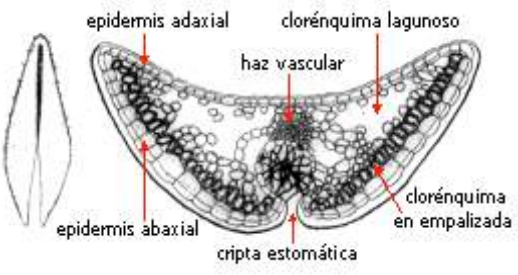
Acer platanoides, transcortes de hojas del mismo árbol



Dibujos de Esau 1977

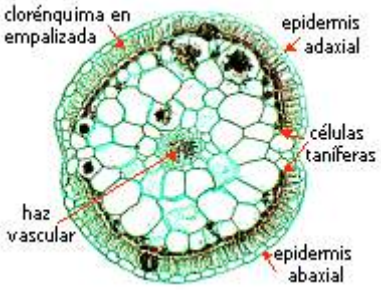
En *Calluna vulgaris* (Ericaceae) las hojas son erectas y adpresas al tallo, y el parénquima en empalizada está sobre la cara abaxial; los estomas están restringidos a la cripta estomática, y protegidos por numerosos pelos. Lo mismo ocurre en *Frankenia,* planta en cojín que vive en los Andes, y en *Thymelaea* y *Tamarix*.

Calluna vulgaris, hoja y transcorte



Dibujos de Hagerup 1953

Salsola, mesófilo céntrico



www.uri.edu/artsci/ bio/plant_anatomy/l

2B) isobilateral, cuando el tejido en empalizada se observa sobre las dos caras del limbo foliar, y el parénquima lagunoso queda en el medio. Esta organización es característica de plantas con hojas erguidas o péndulas (*Dianthus, Artemisia, Silene*).

2C) céntrico, modificación que se encuentra en hojas muy angostas, casi cilíndricas: el parénquima en empalizada adaxial forma una capa casi continua con el abaxial (*Salsola*). Esta organización es frecuente en xerófitos y plantas con hojas suculentas, presentan el mesófilo con

células pequeñas, el parénquima en empalizada está más desarrollado que el esponjoso y frecuentemente está reforzado por esclerénquima.

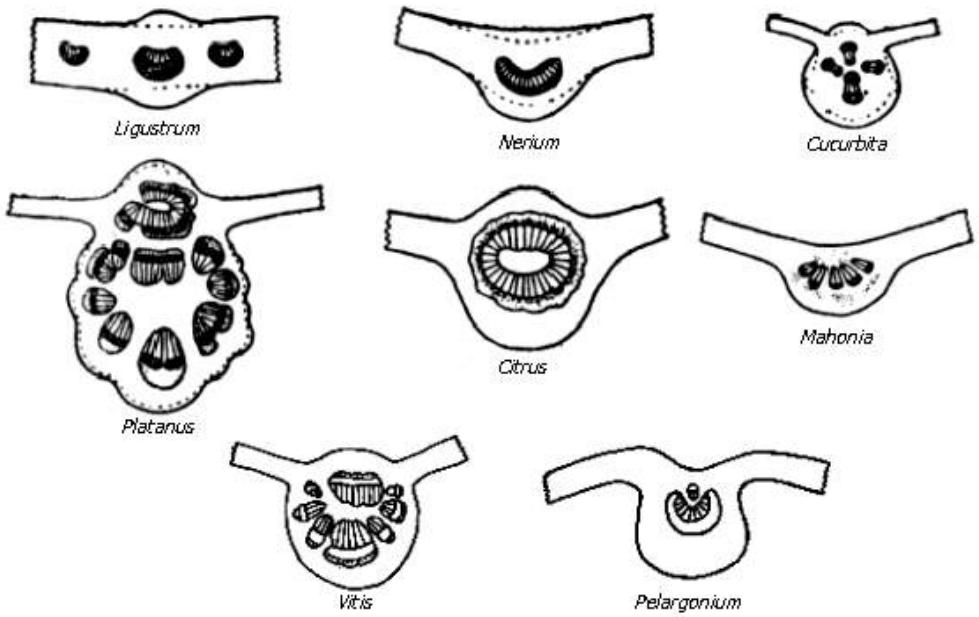
La capa más interna del parénquima en empalizada a veces presenta células en forma de embudo, cada una de las cuales está relacionada con 2 ó 3 células de la capa externa y a menudo con los haces vasculares. Se llaman células colectoras y se cree que recolectan los carbohidratos elaborados por las células del parénquima en empalizada (Lindorf, 1991).
Usualmente las células del mesófilo que se encuentran entre las venas son idénticas a las células del parénquima esponjoso subyacente, pero en algunas especies de Leguminosas como la soja (*Glycine max)* y especies de algunas otras familias (Russin & Evert 1984; Lersten & Brubaker 1989) se diferencian formando una tercera capa llamada capa media (Mittelschicht o paraveinal mesophyll). Dichas células son ramificadas, y se extienden conectando venas menores y vénulas, formando a veces verdaderos puentes. Están especializadas en el transporte lateral de fotosintatos, y también sintetizan y almacenan ciertas proteínas (Lersten & Curtis, 1993).

3) SISTEMA VASCULAR

El sistema vascular está formado por todas las venas que discurren en el limbo foliar. Se pueden diferenciar dos niveles de organización: la venación mayor y la venación menor.

Venación mayor. En las eudicotiledóneas generalmente hay una vena media o varias venas primarias. La organización vascular de la vena media presenta las mismas variantes que la del pecíolo, ya que es una prolongación del mismo.

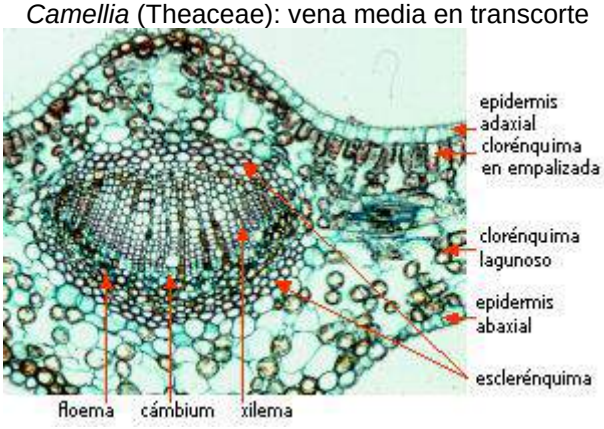
Organización vascular de la vena media de hojas de Eudicotiledóneas en transcorte



Esquemas de Esau 1972 y 1977

La vena media o vena principal forma crestas salientes, más prominente la de la cara inferior; en el centro se encuentran el xilema y el floema, dispuestos en uno o varios haces vasculares, rodeados por un parénquima pobre en cloroplastos o sin ellos. También se encuentran los tejidos de sostén: colénquima por debajo de las epidermis, y esclerénquima alrededor de los tejidos vasculares. Los tejidos vasculares de las hojas son generalmente primarios, pero a veces se puede observar un cámbium funcional y floema y xilema secundarios.

Camellia (Theaceae): vena media en transcorte



Vitis, vena media en transcorte

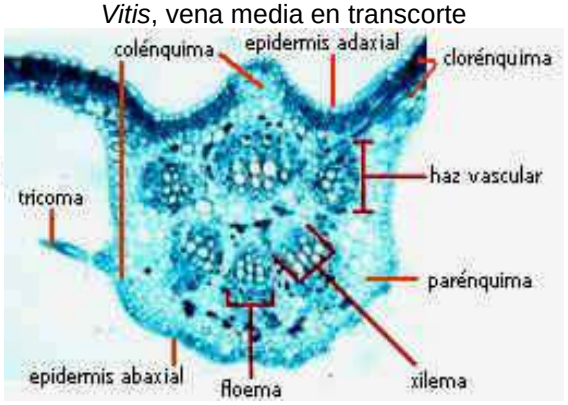
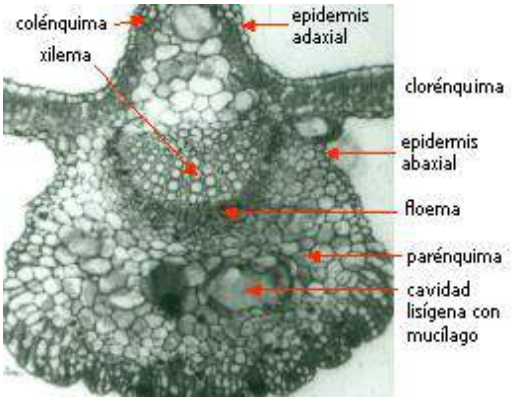


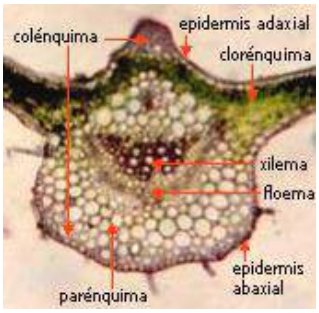
Foto de http://www-plb.ucdavis.edu

En la vena media pueden haber cavidades glandulares; en Malváceas y Sterculiáceas hay cavidades que contienen mucílagos, en *Citrus* hay cavidades lisígenas con aceites esenciales.

Byttneria (Sterculiaceae) corte de vena media



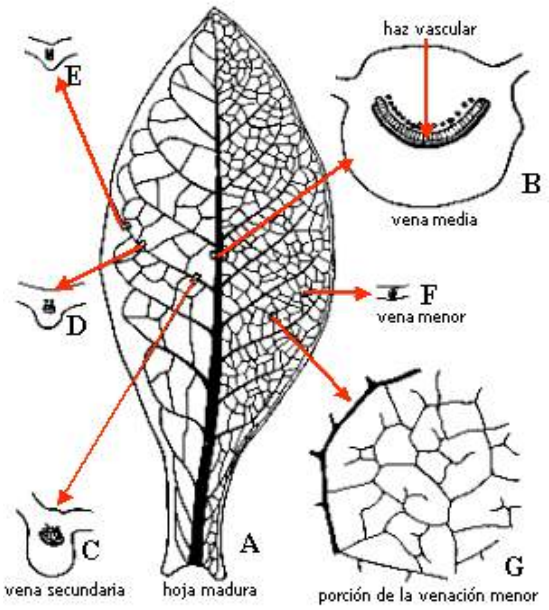
Acalypha indica, vena media



Las venas secundarias están constituidas de la misma manera, cuanto más reducida es la vena más pequeña es el haz vascular, y también se reducen las cantidades de parénquima y tejidos de sostén que las acompañan.

Venación menor. Las venas menores de las hojas de Eudicotiledóneas generalmente forman una red muy regular.
Las **venas menores** no forman costillas salientes. En especies con haces vasculares bicolaterales (por ej. *Nicotiana tabacum*), las venas menores no presentan floema interno. En ellas se observan sólo algunos elementos xilemáticos y floemáticos.
Las venas menores están rodeadas por una **vaina fascicular** de una sola capa de células de espesor.

Nicotiana tabacum (tabaco): venación foliar

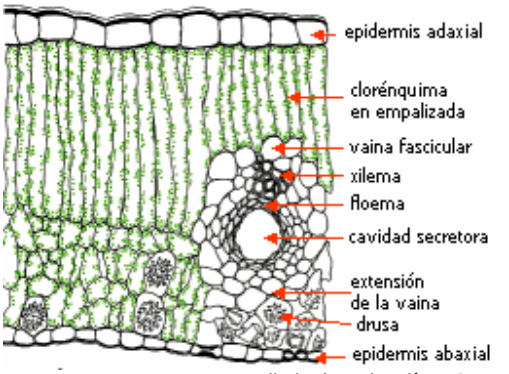


Dibujos de Esau 1972

La vaina puede ser parenquimática o esclerenquimática, o pueden combinarse ambos tipos de células. Cuando la vaina es parenquimática, sus células comúnmente presentan menos cloroplastos que el clorénquima.

Hay ejemplos de haces vasculares acompañados de esclerénquima en Caryophyllaceae, Lamiaceae, Rosaceae y Sterculiaceae.
En muchas especies la vaina fascicular está conectada con la epidermis por paneles de células que constituyen las **extensiones de la vaina**. Esta designación se aplica solamente a las venas menores, que pueden estar en el mesófilo, sin ninguna conexión con la epidermis; no se aplica al tejido asociado a las venas mayores.

Transcorte de hoja de *Astronium balansae*, urunday



Dibujo de Dal Molín & Gonzalez

Cuando las hojas caen al suelo, las partes blandas son digeridas por la acción de hongos y bacterias, y entonces es posible ver el sistema vascular, que constituye el esqueleto de la hoja. Cuando la venación es reticulada cerrada, es decir que las venas se anastomosan entre sí delimitando **aréolas**, cada parte de la hoja es servida por diferentes rutas, de manera que, si alguna parte del sistema de venas es dañado por animales herbívoros, o es rasgado por acción del viento, ninguna parte de la hoja queda aislada (Ingrouille, 1992).

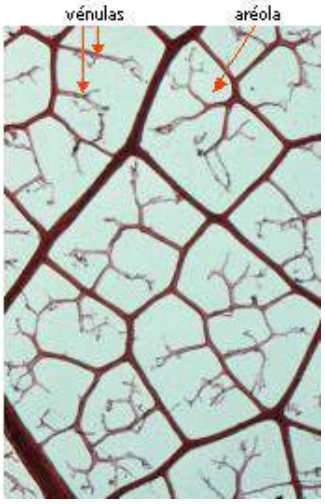
Las aréolas delimitadas por las venas menores pueden presentar **vénulas** o terminaciones libres en su interior. Las vénulas están constituidas comúnmente sólo por elementos del xilema: traqueidas cortas, envueltas por la vaina fascicular; a veces están formadas por xilema y floema (elementos cribosos cortos y angostos y células acompañantes agrandadas). Pueden estar acompañadas por esclereidas, y en algunos casos, las esclereidas son estrictamente terminales.

Sistema vascular de una hoja

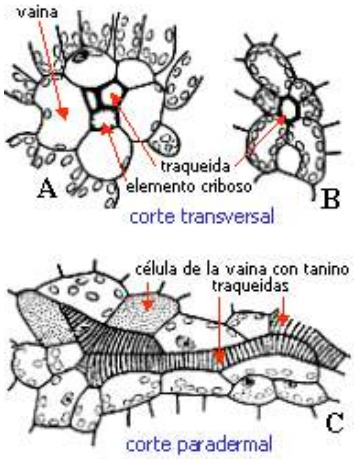


www.ryanphotographic.com

Venación menor en una hoja transparentada



Venas menores de hojas de eudicotiledóneas



Dibujos de Esau 1972

VENAS MENORES Y TRASLOCACIÓN DE SOLUTOS

El rasgo principal de las venas menores es la prominencia de las células vasculares parenquimáticas, particularmente las del floema.

Las células acompañantes presentan mayor diámetro que los elementos cribosos a los que están unidas.

Muchas de estas células tienen protoplastos densos y numerosos plasmodesmos ramificados conectándolas con los elementos cribosos, y en algunas especies se extienden hasta el extremo del hacecillo, donde ya no hay elementos cribosos.

Senecio vulgaris, transcorte de vena menor mostrando células intermediarias con paredes laberínticas (fotografía con MET)

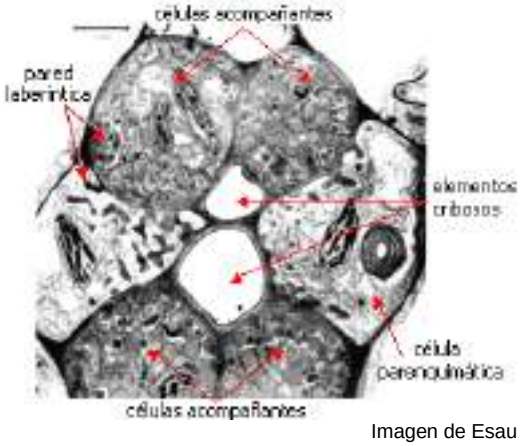


Imagen de Esau 1977

Estas células acompañantes y parenquimáticas también han sido llamadas "células intermediarias" porque su función es la transferencia de fotosintatos (carbohidratos) desde el mesófilo hacia los elementos cribosos. En algunas eudicotiledóneas herbáceas, como *Senecio vulgaris*, las células intermediarias son células de transferencia, con paredes laberínticas (con excrecencias internas), pero otras como *Beta vulgaris* (remolacha) presentan células intermediarias con paredes lisas.
El principal mecanismo de carga del floema es el transporte simplástico, pero las células intermediarias pueden recibir los fotosintatos elaborados en el mesófilo por apoplasto o por simplasto.

Diagrama de un grupo de células de una vena menor, ilustrando el movimiento de los solutos durante el transporte de fotosintatos hacia los elementos del floema

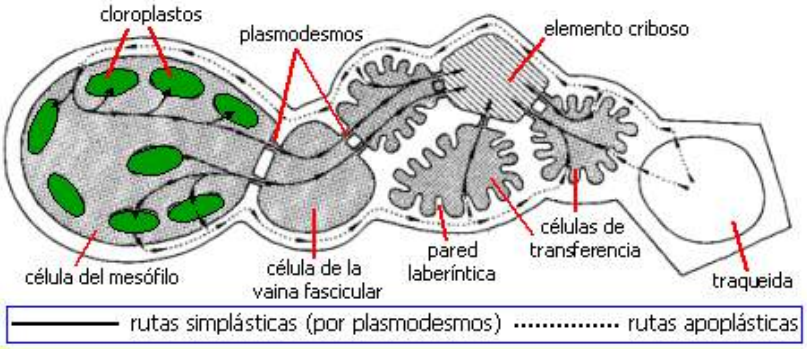


Imagen modificada de Esau 1977

Según Takhtajan (1991), existen dos tipos estructurales de venas menores:

1)Tipo abierto o leñoso, con numerosos plasmodesmos entre el mesófilo y el floema, o sea que el mecanismo de carga es el transporte simplástico.

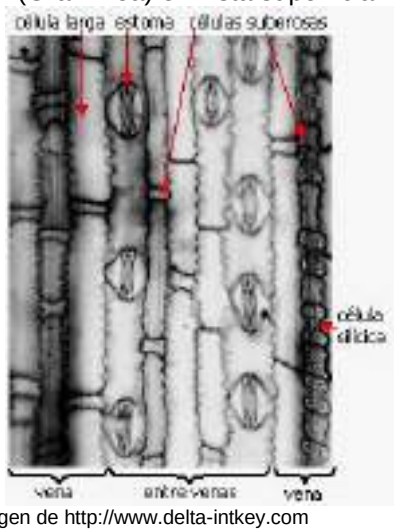
2) Tipo cerrado o herbáceo, sin plasmodesmos entre mesófilo y floema, donde el mecanismo de carga es el transporte apoplástico. Las últimas incluyen tres variantes:
2a) con células intermediarias de superficie interna lisa;
2b) con células intermediarias de transferencia;
2c) con vaina fascicular (bundle sheath) conectada simplásticamente al mesófilo pero no al floema.

21.2. HOJAS DE MONOCOTILEDÓNEAS

1) SISTEMA DÉRMICO

En las hojas angostas y alargadas de Monocotiledóneas las células epidérmicas son generalmente alargadas en sentido paralelo al eje de la hoja y los estomas están ordenados en filas longitudinales en las zonas intercostales, es decir entre las venas. Ésto no es una regla general, las hojas de las Aráceas y Marantáceas presentan estomas dispersos, igual que las de la "cucharita de agua" (*Limnobium spongia*).
En las Gramíneas la epidermis comprende células largas, angostas, que a menudo tienen paredes anticlinales muy onduladas. En los estomas, las células oclusivas angostas están asociadas con células subsidiarias; pueden haber células silícicas (cuerpos en forma de cruz o de silla de montar), células suberosas y tricomas.

Epidermis abaxial de *Andropogon* (Gramínea) en vista superficial



Epidermis adaxial de *Limnobium spongia* (Monocotiledónea)

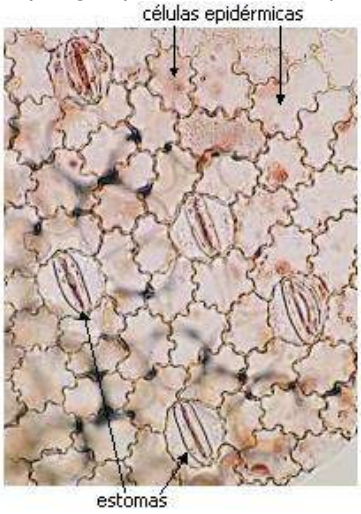


Imagen de http://www.delta-intkey.com

En las Gramíneas xerófitas con numerosos estomas en la cara adaxial, la epidermis adaxial presenta células buliformes o células motrices, que se diferencian de las demás por su forma y su mayor tamaño. Su función es la protección de las hojas contra la desecación, cuando el aire está seco, las hojas se pliegan protegiendo la cara adaxial y evitando la transpiración.

La planta de arroz (*Oryza sativa*) vive parcialmente sumergida, sin embargo sus hojas no se mojan, porque quedan capas de aire atrapadas entre la superficie hidrofóbica de la epidermis foliar hoja y el agua circundante. Los gases difunden desde la atmósfera a la parte sumergida de la planta a través de estas capas de aire atrapadas (Moore, Clark & Stern, 1995).

Poa, transcorte de hoja mostrando células buliformes



Hojas de arroz (*Oryza sativa*), con superficie hidrofóbica



Foto de Moore, Clark & Stern 1995

2) SISTEMA FUNDAMENTAL O MESÓFILO

En corte transversal, la estructura de las hojas de monocotiledóneas es similar a la de las hojas de eudicotiledóneas. En *Heliconia* y *Musa sapientium,* con hojas horizontales, hay varias capas de empalizada y una amplia región de parénquima esponjoso con grandes lagunas. En *Lilium* y algunas otras especies se puede distinguir una capa de tejido en empalizada y el resto es parénquima lagunoso. En monocotiledóneas de hojas erguidas el mesófilo es generalmente homogéneo.

Acoelorrhaphe wrightii (Palmae), transcorte de hoja con mesófilo homogéneo

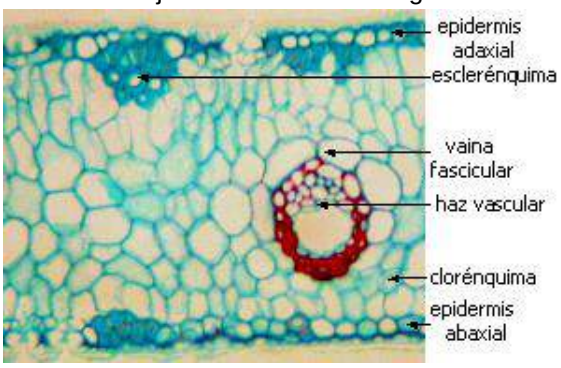
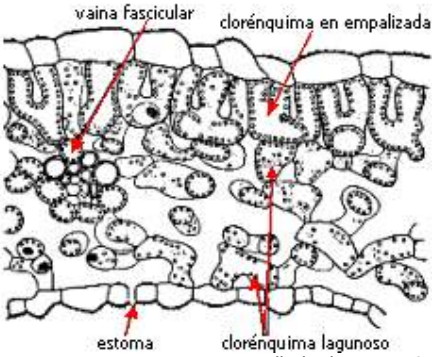


Foto de http://www.virtualherbarium.org/palmresearch/

Lilium (Liliaceae), transcorte de hoja



Dibujo de Esau 1972

En las hojas tubulares de *Allium* el tejido en empalizada aparece cerca de la epidermis alrededor de la circunferencia entera, y por debajo de ella hay parénquima esponjoso. En el centro de la hoja hay una gran cavidad. Las hojas ensiformes presentan mesófilo homogéneo o isobilateral.

Allium (cebolla), esquema de transcorte de hoja cilíndrica y detalle del corte

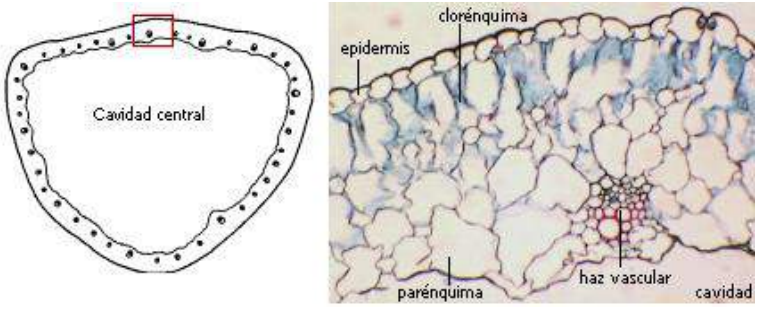
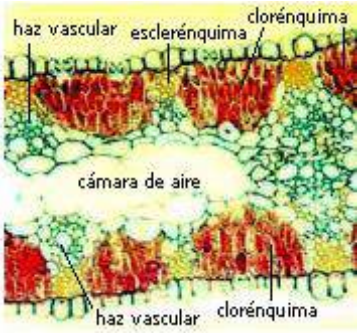


Foto de http://botweb.uwsp.edu/Anatomy/

Typha (totora), transcorte de hoja con mesófilo isobilateral



www.botgard.ucla.edu/html/botany

En algunas Gramíneas, especialmente Eragrostoideae y Panicoideae, el clorénquima es radial, es decir que sus células rodean los haces vasculares ordenadas radialmente; pueden ser algo lobadas en Bambusoideae y en algunas especies son profundamente lobadas o ramificadas.

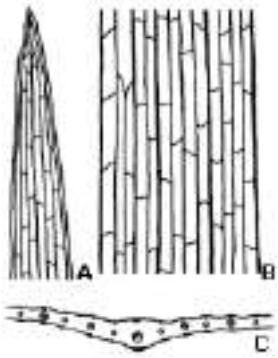
3) SISTEMA VASCULAR

El sistema vascular de las hojas de Monocotiledóneas está formado por venas paralelas que convergen en el ápice, ligadas entre sí por finas venas comisurales transversales, es decir que a nivel microscópico el sistema es también reticulado (cerrado).
En las Gramineae el haz mediano puede ser más grande, o la parte mediana de la lámina está engrosada sobre el lado adaxial, por la presencia de parénquima incoloro masivo; en ese caso la costilla lleva numerosos haces vasculares (*Canna*).

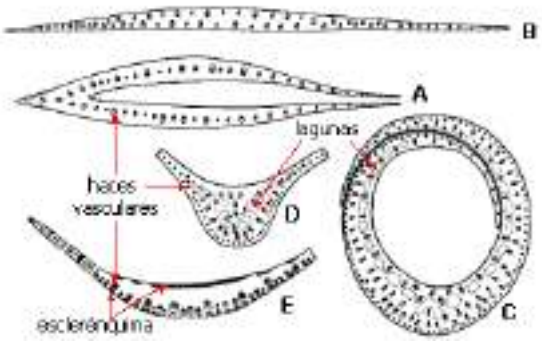
Las hojas unifaciales ensiformes de *Iris* presentan los haces vasculares en parte en una fila, en parte en dos muy próximas, todos los haces se orientan con el xilema hacia adentro. Las hojas

tubulares de *Allium* son una modificación de estas últimas, en la que todos los hacecillos se encuentran en un círculo, con el xilema hacia adentro.

Avena, venación foliar
A, ápice foliar; B, venación paralela cerrada; C, transcorte



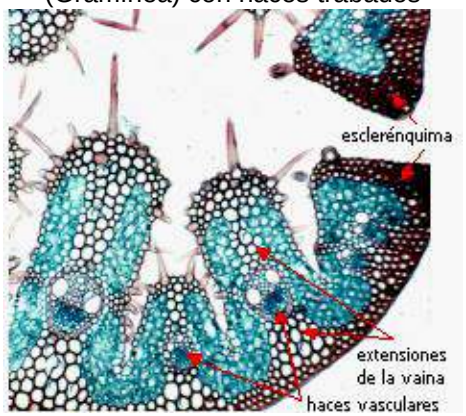
Venación foliar en hojas de Monocotiledóneas
A-B, *Iris*, vaina y lámina ensiforme; C-D, *Canna*, vaina y vena media; E, *Zea mays* (Gramineae) vena media



Dibujos de Esau 1972

Cada hacecillo está rodeado por una vaina. En las gramíneas la vaina muestra variaciones que son significativas taxonómicamente y son indicadoras del tipo de fotosíntesis característico de las especies.
En muchas Gramineae se observan extensiones de la vaina: bandas de tejido que unen los hacecillos con una (hacecillo semitrabado) o ambas epidermis (hacecillo trabado). Las extensiones pueden estar constituidas solo por tejido parenquimático o por tejido esclerenquimático. Cuando no hay extensiones los hacecillos son libres.

Transcorte de hoja de *Ammophyla* (Gramínea) con haces trabados



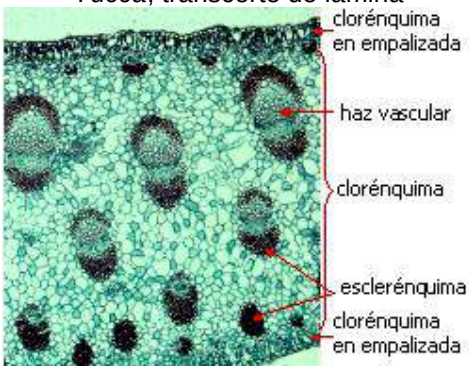
Poa (Gramínea), transcorte de hoja mostrando un haz semitrabado y uno libre



En muchas hojas de monocotiledóneas hay grandes cantidades de esclerénquima; este tejido constituye en algunas especies de *Agave*, *Yucca, Phormium, Sanseviera*, una importante fuente comercial de fibras duras.

Las fibras están asociadas con los haces vasculares o aparecen como cordones independientes en el mesófilo.

Yucca, transcorte de lámina



La lígula de las gramíneas es membranácea, y puede estar formada solamente por las dos capas epidérmicas. En algunas especies de *Poa* se observan lígulas con tejido vascular y parénquima clorofiliano asociado (Chaffey, 1984).

MODIFICACIONES EN HOJAS DE ANGIOSPERMAS RELACIONADAS CON EL AMBIENTE

Muchas especies presentan sobre los márgenes refuerzos de esclerénquima bajo la epidermis que previenen las roturas por acción del viento (Mauseth, 1988).

Saccharum officinarum (caña de azúcar), margen foliar, transcorte

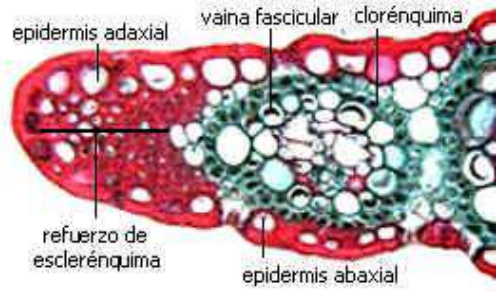
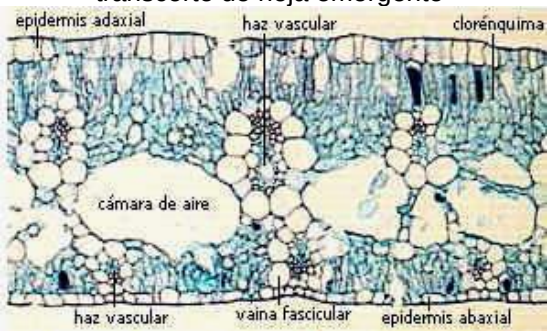


Foto de Mauseth weblab

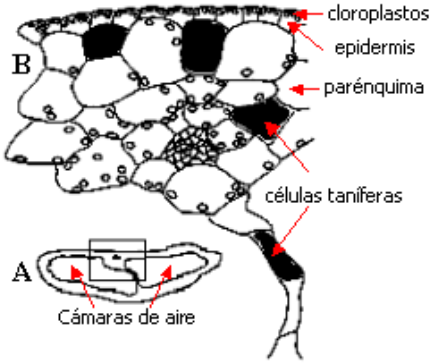
Eichhornia azurea (camalote), transcorte de hoja emergente



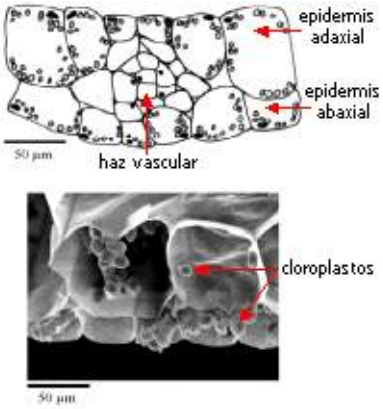
En las hidrófitas sumergidas el mesófilo está formado apenas por unas pocas capas de células.

En las hidrófitas de hojas flotantes o emergentes predomina el aerénquima, igual que en las plantas palustres.

Ceratophyllum demersum (Eudicotiledónea) hidrófita sumergida. A, esquema de transcorte de hoja. B, detalle



Transcorte de hoja de *Egeria najas,* hidrófita con hojas sumergidas

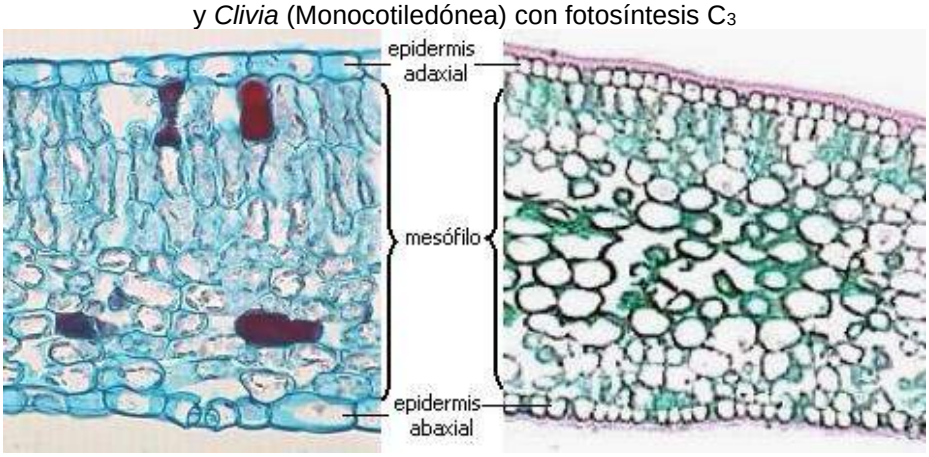


Imágenes de Gonzalez 2002

VARIACIONES EN ANGIOSPERMAS RELACIONADAS CON EL TIPO DE FOTOSINTESIS

En las plantas de ciclo fotosintético C_3 o de Calvin-Benson el primer producto de la fotosíntesis es tricarbonado. Estas especies ocupan con frecuencia hábitats sombreados, fríos o muy húmedos, donde la eficiencia del proceso fotosintético aumenta al disminuir la temperatura. La mayoría de las eudicotiledóneas, entre ellas muchas de interés económico como la soja, el algodón, la mandioca, el tabaco, tienen este ciclo fotosintético. La anatomía que describimos hasta ahora corresponde a este tipo de plantas.
Entre las Monocotiledóneas varias gramíneas como *Poa, Triticum* (trigo), *Avena, Hordeum* (cebada), *Bromus* (cebadilla), pertenecen al grupo C_3. Estos cereales están en las tribus Poideae y Festucoideae, en las cuales los haces vasculares presentan dos vainas, una interna o mestomática con paredes gruesas y lignificadas, con banda de Caspary, y otra externa constituida por células pobres en cloroplastos y con paredes delgadas; observando al microscopio con bajo aumento las células parecen claras en contraste llamativo con el mesófilo rico en cloroplastos.

Transcortes de hoja de *Hydrocotyle* (Eudicotiledónea)
y *Clivia* (Monocotiledónea) con fotosíntesis C_3



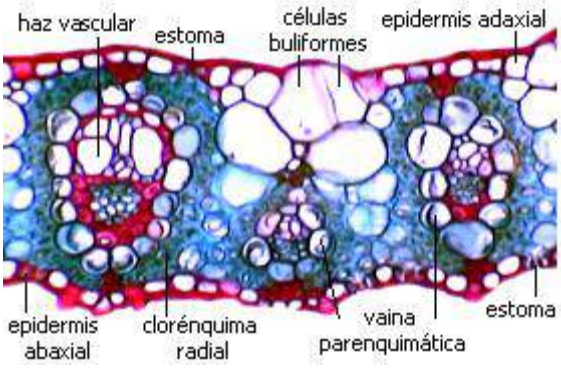
Otras plantas, de regiones tropicales, tienen ciclo fotosintético C_4 o de Hatch-Slack, en el cual el primer producto de la fotosíntesis es tetracarbonado. Ocupan hábitats soleados, calientes y áridos y tienen tasa fotosintética mayor que las plantas C_3. Las plantas C_4 tienen el clorénquima foliar dispuesto radialmente alrededor de los haces vasculares; el conjunto de caracteres anatómicos y fisiológicos que poseen se designa como "estructura Kranz" (palabra alemana que significa "corona"). Los cloroplastos del parénquima clorofiliano tienen una estructura vesiculosa característica: retículo periférico, formada por invaginaciones de la membrana interna (este retículo también existe, menos desarrollado, en los cloroplastos de la vaina y en los de algunas plantas C_3).

En las Panicoideae (*Zea mays, Saccharum officinarum, Paspalum, Cynodon dactylon*) la vaina es simple, formada solo por células parenquimáticas, con paredes más gruesas que las de las células del mesófilo y cloroplastos grandes que acumulan almidón y tienen grana poco desarrollados. Según Fahn (1990) los cloroplastos de la vaina de *Saccharum* no tienen grana.

En las Eragrostoideae hay dos vainas, una interna formada por células con paredes más o menos engrosadas, y una externa parenquimática, con paredes más gruesas que las células del mesófilo, con grandes campos de puntuaciones y numerosos plasmodesmos y cloroplastos grandes con grana, mayores que los de las células del mesófilo.

Transcortes de hoja de especies con fotosíntesis C4 y estructura Kranz

Saccharum officinarum, caña de azúcar



Bouteloua (Gramineae-Eragrostoideae)

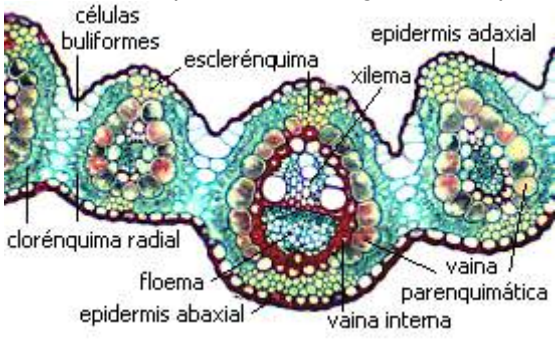
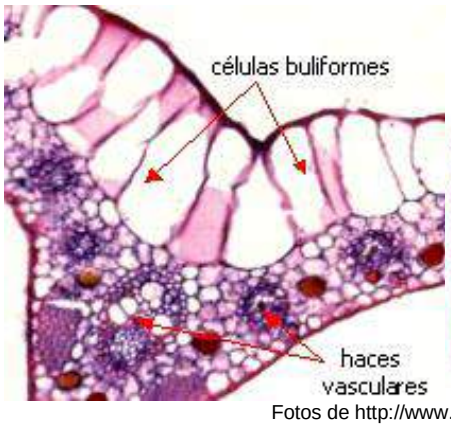


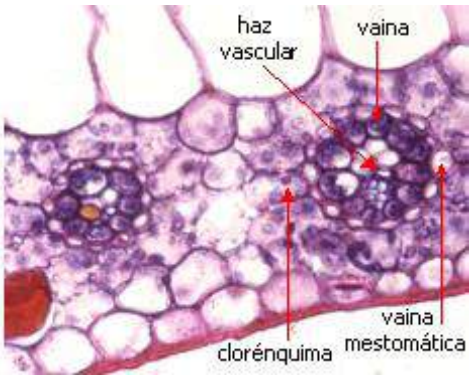
Foto de www.uri.edu/artsci/ bio/plant_anatomy/99.html

Las Cyperaceae tienen la vaina mestomática por fuera de la vaina Kranz (Lindorf, pag. 390). El metabolismo C_4 tiene un costo energético mayor, lo cual excluye a estas plantas de las regiones frías y de los lugares sombreados. El maíz, el sorgo, el pasto elefante, la caña de azúcar y muchas malezas muy agresivas de los géneros *Cyperus, Echinochloa y Rottboellia* pertenecen a este grupo.

Cyperus, transcorte de hoja



Cyperus, detalle: haces vasculares con vaina mestomática externa

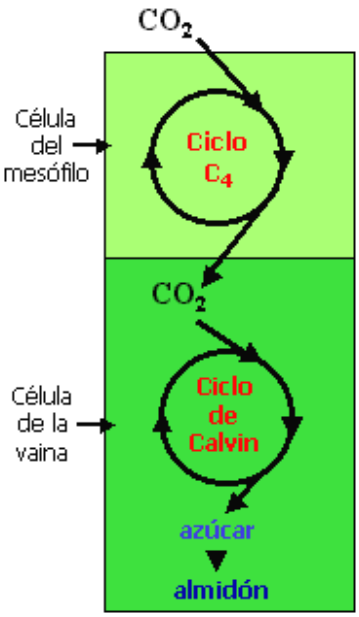


Fotos de http://www.cars.desu.edu/faculty/ rnaczi/SedgeSystematics.htm

Las células del mesófilo fijan el $C0_2$ (anhídrido carbónico) atmosférico en un compuesto que pasa a las células de la vaina, donde los cloroplastos realizan la segunda parte del proceso fotosintético. Hay una separación espacial de los dos procesos.

Las células del mesófilo fijan el $C0_2$ atmosférico en un compuesto tetracarbonado: oxalacetato, que se convierte en aspartato o malato según las especies; éste pasa a las células de la vaina, donde se descompone en piruvato (tricarbonado) y $C0_2$. El compuesto tricarbonado vuelve al mesófilo, donde recomienza el ciclo, y el $C0_2$, que se acumula en alta concentración en el citoplasma, es procesado por los cloroplastos de la vaina a través del ciclo de Calvin.

Esquema de la separación espacial de los procesos de la fotosíntesis C_4



Fotosíntesis C_4 en *Zea mays*, maíz
Observe la diferencia entre los cloroplastos del mesófilo y de la vaina

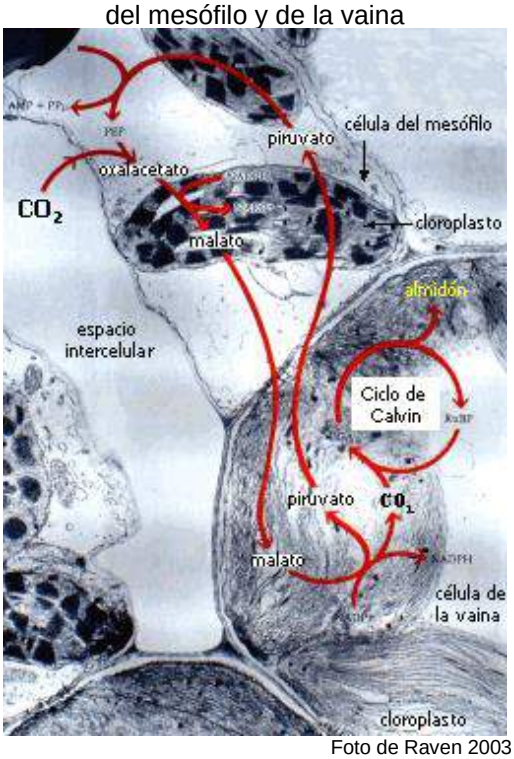
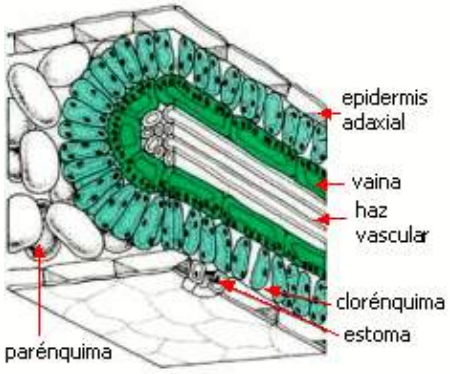


Foto de Raven 2003

Disposición del clorénquima en hojas de Eudicotiledóneas con fotosíntesis C_4



Entre las eudicotiledóneas, las familias Amaranthaceae, Aizoaceae, Compositae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Nyctaginaceae, Portulacaceae, Zygophyllaceae tienen especies que poseen anatomía Kranz; todas estas especies presentan fotosíntesis C_4.

Sin embargo, se han encontrado especies de Chenopodiaceae con fotosíntesis C4 y sin anatomía Kranz, como *Borszczowia aralocaspica* y *Bienertia cycloptera* (Voznesenskaya *et al*. 2001 y 2002).

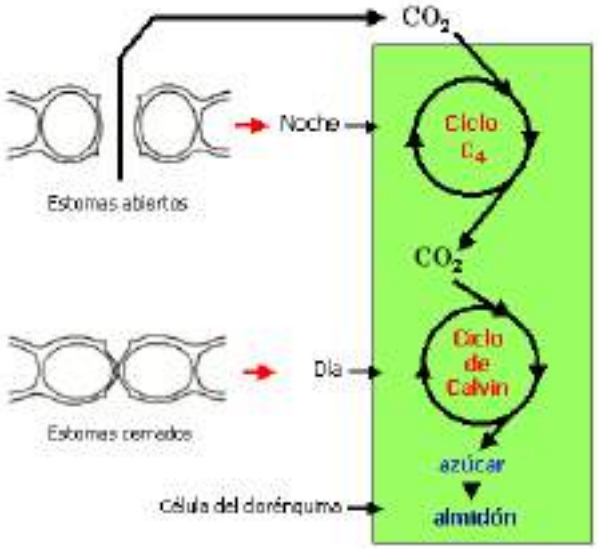
Las plantas CAM (Crassulacean Acid Metabolism: metabolismo ácido de las Crasuláceas) tienen fijación nocturna de anhídrido carbónico (CO_2) atmosférico porque los estomas están cerrados durante el día y sólo se abren durante la noche. Este tipo de metabolismo se presenta en especies de Crassulaceae pero también en especies de Agavaceae, Aizoaceae, Asclepiadaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Compositae, Cucurbitaceae, Euphorbiaceae, Geraniaceae, Labiatae, Liliaceae, Orchidaceae, Oxalidaceae, Piperaceae, Portulacaceae y Vitaceae, también en la Gimnosperma *Welwitschia* y en las Pteridofitas en *Isoetes* y algunas Polypodiaceae.

Generalmente las plantas CAM son plantas suculentas, con relación área/volumen baja en comparación con las plantas C_3 y C_4. Las vacuolas tienen volumen considerable, allí se acumulan los ácidos orgánicos (especialmente el ácido málico) en los que se fija el CO_2 atmosférico durante la noche, cuando se abren los estomas porque baja la temperatura y no hay insolación. Durante el día sus estomas se cierran para evitar la pérdida de agua por transpiración, y se realiza la segunda parte del proceso (el ácido málico se descarboxila liberando al citoplasma el CO_2; éste es captado por los cloroplastos que realizan el proceso fotosintético a través del ciclo de Calvin). Las dos partes del proceso ocurren en la misma célula, pero con separación temporal, la fijación inicial del CO_2 es nocturna, mientras la fotosíntesis es diurna.

Transcorte de hoja de *Echeveria* (Crassulaceae)



Esquema de la separación temporal de los procesos de la fotosíntesis en las plantas CAM



Este tipo de metabolismo es ventajoso en hábitats áridos, con condiciones hídricas desfavorables, en climas muy cálidos. Asegura la supervivencia de las plantas, pero no un gran crecimiento del cuerpo vegetativo (Mauseth, 1991). Este mecanismo fotosintético se encuentra también en numerosas plantas epífitas.

21.3. Hojas de Gimnospermas

Las especies de algunos géneros como *Abies, Larix* y *Pinus* presentan hojas aciculares.

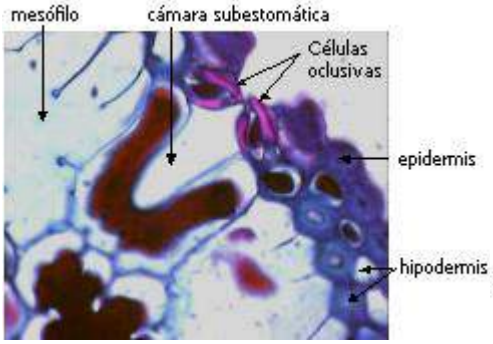
En *Pinus* varía la forma del corte transversal, de suborbicular a triangular, según sea el número de hojas que presenta cada especie en los braquiblastos.

Transcortes de hoja de distintas especies de *Pinus*

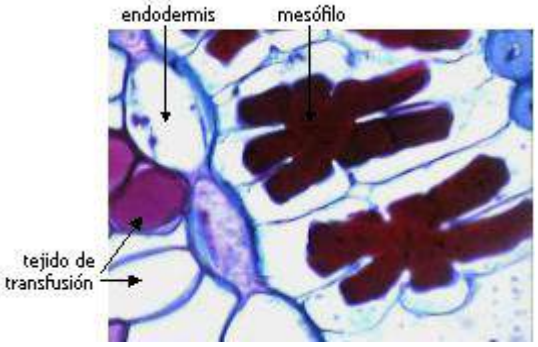


La epidermis está formada por células con paredes gruesas, fuertemente cutinizadas, a veces los lúmenes están completamente obliterados. Por debajo de la misma hay una capa, la **hipodermis**, con células de paredes gruesas y lignificadas.
Los estomas están distribuidos siguiendo líneas paralelas al eje de la hoja. La hipodermis se interrumpe a la altura de los estomas, de manera que en corte, éstos se muestran profundamente hundidos, las células oclusivas, situadas más profundamente que las células epidérmicas, están en contacto con las del mesófilo.

Pinus: estoma en transcorte

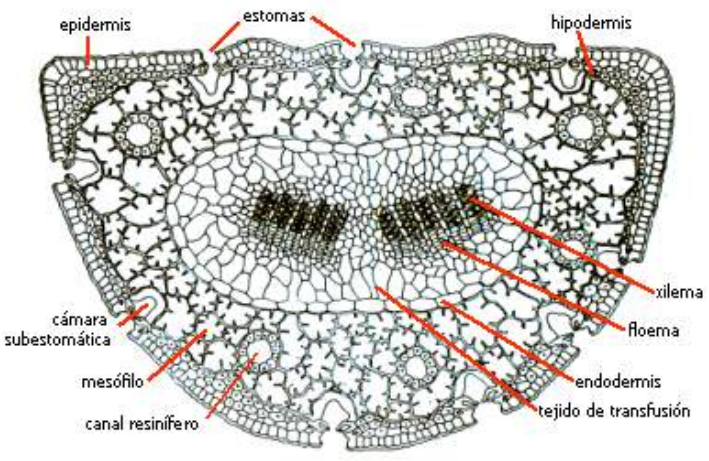


Detalle de la endodermis y el mesófilo

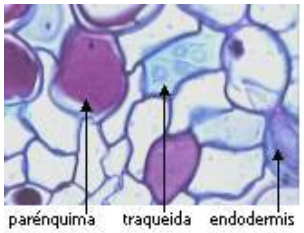


El mesófilo está formado por parénquima clorofiliano homogéneo. Las células tienen en corte un aspecto singular debido a la presencia de crestas internas formadas por las paredes. Se observan 2 a 6 canales resiníferos esquizógenos situados en el mesófilo.

Pinus, transcorte de hoja acicular



Tejido de transfusión



Endodermis temprana

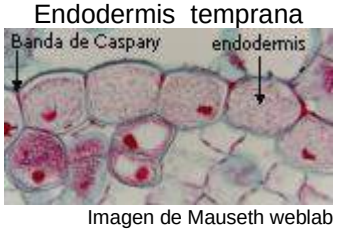


Imagen de Mauseth weblab

En las hojas aciculares de *Pinus* el tejido vascular está representado por dos hacecillos con xilema hacia la cara adaxial y floema hacia abajo. Los haces están rodeados por un tejido particular, el

tejido de transfusión, típico de Gimnospermas, que comprende dos clases de células: las parenquimáticas, vivas, con paredes celulósicas, y las traqueidas de transfusión, muertas, con paredes lignificadas con puntuaciones areoladas. Este tejido puede observarse en la mayor parte de las gimnospermas, varía en cantidad y disposición.
El tejido de transfusión está separado del parénquima clorofiliano por una capa de células con paredes muy gruesas: **endodermis** o vaina protectora. En estados tempranos presenta banda de Caspary, y a la madurez tiene paredes secundarias lignificadas con la suberina confinada a las paredes anticlinales. La endodermis está presente en Pinaceae, *Ginkgo* y *Cycas*. En *Sequoia sempervirens, Metasequoia glyptostroboides y Araucaria excelsa* los haces vasculares están rodeados sólo por una vaina parenquimática.

Cycas revoluta, transcorte de hoja

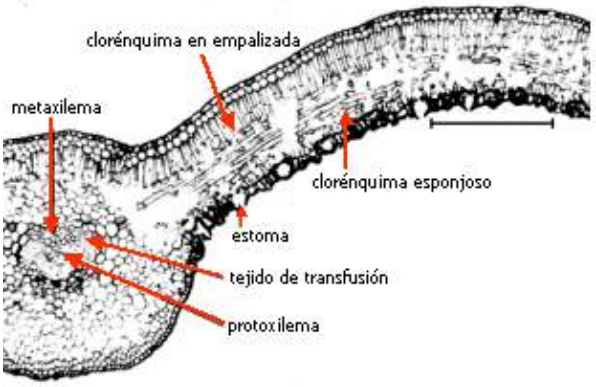


Imagen de Esau 1977

Detalle del borde de la hoja

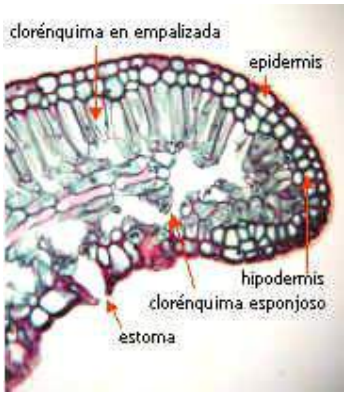


Foto: facstaff.bloomu.edu/chamuris/.html

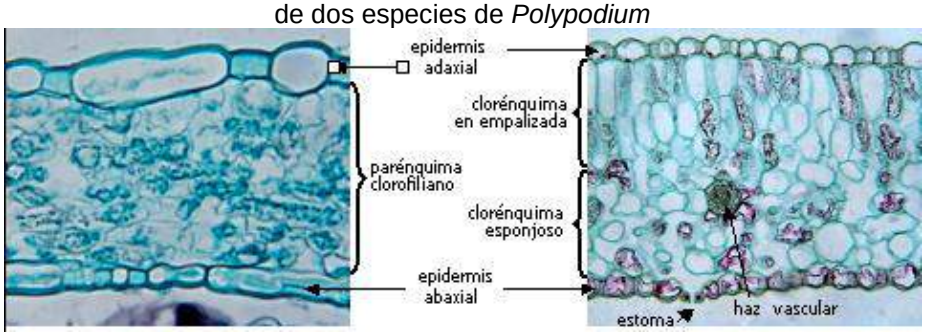
En algunas especies de *Abies, Sequoia, Cycas y Ginkgo,* con limbo laminar, el mesófilo está diferenciado en parénquima en empalizada y lagunoso. En *Araucaria* y *Podocarpus* el mesófilo es isobilateral, hay parénquima en empalizada a ambos lados. En *Araucaria* la hipodermis es esclerosada de hasta 5 capas de espesor; está ausente en *Taxus, Torreya* y *Ginkgo*. Los canales resiníferos muestran disposición y número variables, entre los géneros uninervados sólo *Taxus* carece de ellos.

21.4. Hojas de Pteridófitas

La estructura anatómica de las hojas de las Pteridófitas es muy similar a la de las Eudicotiledóneas.
Las células epidérmicas propiamente dichas frecuentemente poseen cloroplastos, y los estomas están ubicados en la epidermis abaxial.
El mesófilo generalmente es homogéneo, formado por parénquima clorofiliano indiferenciado. Algunas especies, tanto especies con microfilos como especies con megafilos, presentan mesófilo heterogéneo, dorsiventral, constituido por parénquima clorofiliano en empalizada y parénquima clorofiliano lagunoso.

Las hojas de los helechos presentan numerosos haces vasculares que pueden estar anastomosados o no, determinando que la venación sea cerrada o abierta.

Mesófilo homogéneo y heterogéneo en transcorte de hoja
de dos especies de *Polypodium*



Algunas especies de *Isoetes* de los Andes Peruanos no presentan estomas, obtienen CO_2 para la fotosíntesis del sustrato cenagoso donde viven.

ORIGEN DE LAS HOJAS (ONTOGENIA)

Las hojas se originan en los meristemas apicales de tallo. Su formación está estrechamente asociada a la construcción del tallo. El desarrollo de la hoja está ligado inicialmente a la aparición de los primordios foliares en el ápice, luego depende de factores ambientales (Hay & Kemp 1990). Durante la formación de una hoja se distinguen 2 etapas:

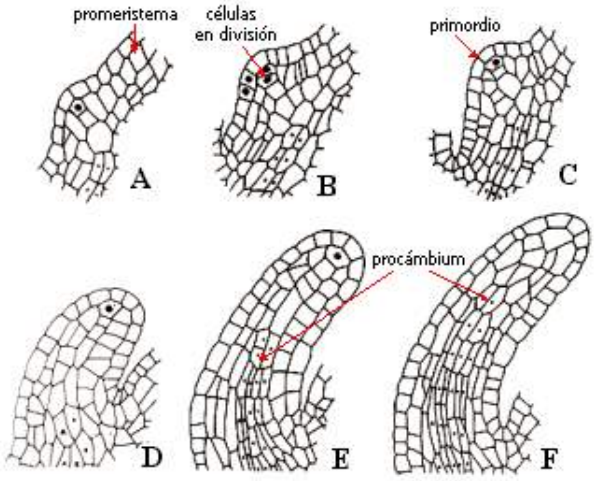
1) FORMACIÓN DE UN PRIMORDIO FOLIAR

Cada primordio comienza en la periferia del meristema, por la ocurrencia de numerosas mitosis en una porción bien localizada, en las 2-3 capas celulares más externas.

Esta actividad mitótica hace salir a la superficie, inmediatamente por debajo del promeristema, una protuberancia, una masa homogénea de células meristemáticas: el primordio foliar.

El primordio se alarga por la formación de nuevas células. Pronto comienza la diferenciación de una futura vena: se diferencia un haz de procambium en el seno de las células meristemáticas.

Formación de un primordio foliar en lino,
Linum usitatissimum (cortes longitudinales)



Dibujos de Girolami 1954

2) FORMACIÓN DE LAS DIFERENTES PARTES DE LA HOJA

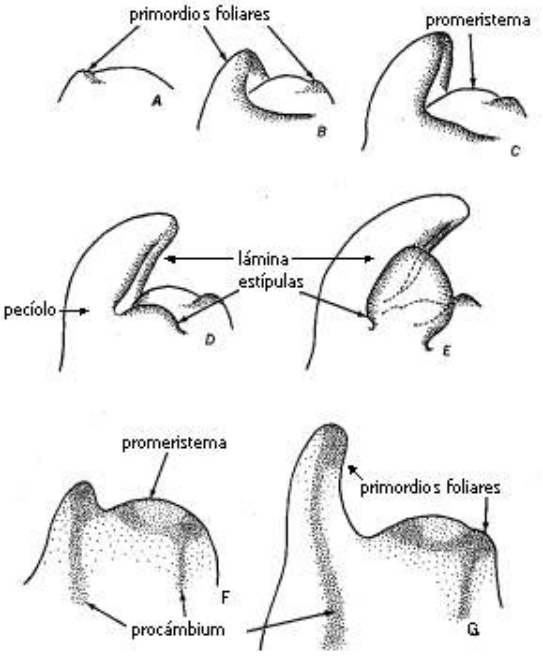
Las modalidades de este desarrollo varían e un tipo morfológico a otro.

Hojas sin vaina foliar. Primero se forma el eje foliar (pecíolo y vena media) por alargamiento vertical; la joven hoja tiene ahora la forma de una lengüeta o clavija angosta. En Eudicotiledóneas la actividad meristemática se localiza en el ápice del primordio, y en las Monocotiledóneas y Gimnospermas, en su base.

A medida que ocurre el alargamiento vertical, comienza la formación de la lámina en la parte superior de la lengüeta, por expansión lateral. Si la hoja es peciolada la parte basal permanece angosta para constituir el pecíolo.

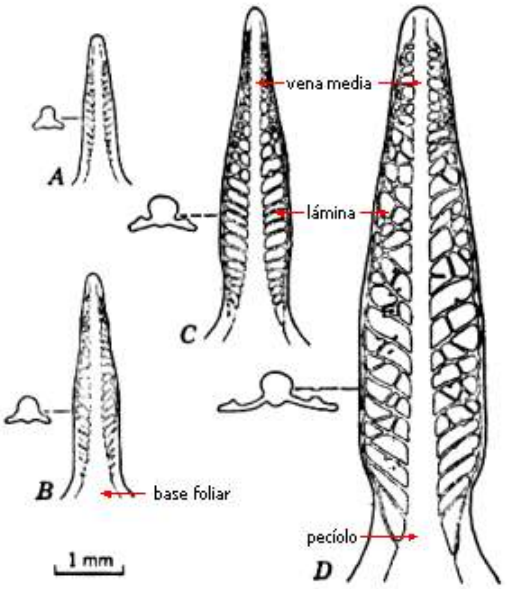
Hojas de limbo simple. La parte superior de la lengüeta se agranda formando una costilla media y 2 paneles de lámina por la actividad de un meristema apical en el extremo y dos meristemas marginales situados sobre ambos bordes de la lengüeta. La función del meristema marginal es el establecimiento de la estratificación característica en la lámina foliar.

Ontogenia de hoja en *Oenothera biennis* (Eudicotiledónea). A-E, esquemas tridimensionales; F-G, esquemas en corte longitudinal.
La actividad meristemática se indica con el punteado denso



Esquemas de Esau 1977

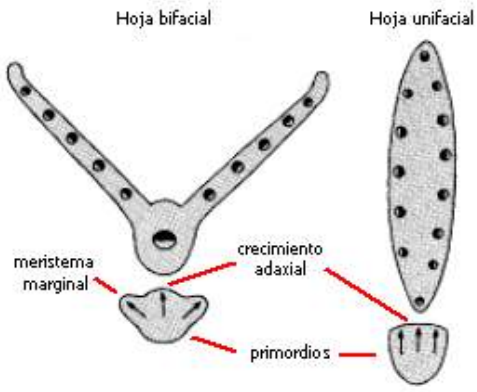
Desarrollo de la lámina foliar en *Nicotiana tabacum* (Eudicotiledónea), esquemas en vista general y transcorte



Modificado de Esau 1972

La formación de una lámina acicular, como la de las hojas de *Pinus* se produce por la falta de crecimiento marginal. En las hojas ensiformes de Monocotiledóneas (hojas unifaciales aplanadas radialmente), se suprime la actividad de los meristemas marginales, en cambio se acentúa la actividad meristemática adaxial que lleva a cabo la extensión radial de la hoja

Diagramas comparativos del desarrollo de una hoja bifacial y una unifacial en transcorte.



Dibujos de Esau 1977

Hordeum (Monocotiledónea), primordio foliar de hoja envainadora, foto MEB

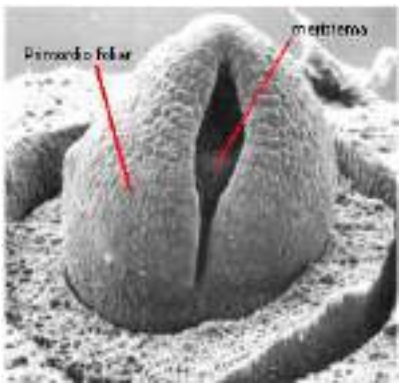


Foto de Raven 2003

Hojas con vaina foliar. Este caso es característico de las Monocotiledóneas. La formación de la hoja comienza con la aparición del primordio foliar. Muy precozmente, la base del primordio se ensancha rodeando el punto vegetativo. Este rodete anular así formado es el esbozo de la vaina foliar, que se agranda muy rápidamente, antes de que el limbo tenga un desarrollo apreciable. Cuando la vaina es cerrada se forma un anillo completo; si es abierta, los bordes pronto se superponen.

En las Pteridofitas el crecimiento apical persiste mucho tiempo, a veces es ilimitado y puede continuar durante años.

Ontogenia de la lámina

Las relaciones ontogenéticas entre las células submarginales y las capas de células en la lámina pueden ser muy variables.

El número de capas del mesófilo es constante (meristema en placa) y el aumento de tamaño de la hoja se produce por divisiones intercalares anticlinales que se distribuyen al azar. La formación de espacios intercelulares en el parénquima esponjoso precede a la del tejido en empalizada; los estomas se diferencian en concomitancia. Los tejidos foliares se diferencian y maduran en dirección basípeta, y esto es especialmente conspicuo en monocotiledóneas.

En el interior de la lámina comienza a diferenciarse el procambium donde estarán las venas, en sentido acrópeto en la vena media, y desde allí hacia los márgenes en las venas secundarias. En el procambium ocurren divisiones oblicuas y periclinales además de anticlinales. La formación de los últimos haces vasculares ocurre durante la totalidad del crecimiento intercalar.

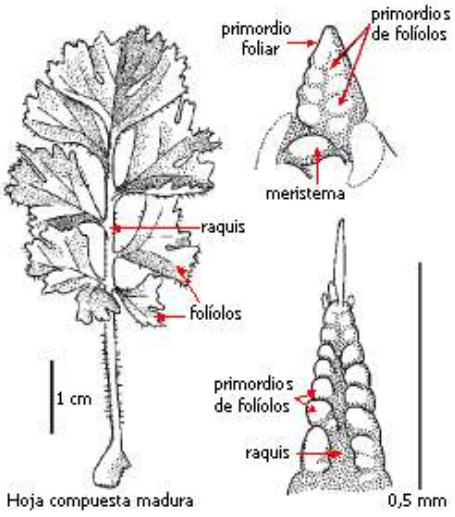
Hojas con lámina compuesta

En hojas palmaticompuestas los futuros folíolos se diferencian en sentido basípeto. En hojas pinnaticompuestas se diferencian en sentido acrópeto: a lo largo del eje foliar (futuro raquis) se diferencian 2 filas de primordios de folíolos.

Cada primordio foliolar es una masa de células meristemáticas que se comportará de manera similar a la descripta para un primordio de hoja simple. Si la lámina fuera bipinnada, se repite el proceso descripto.

En *Guarea* (Meliaceae) el meristema apical permanece activo durante dos años, formando nuevos folíolos.

Ontogenia de hoja pinnaticompuesta en *Pelargonium alternans*



Dibujos de Esau 1977

Las hojas pinnadas de las palmeras se inician como hojas simples: en el primordio la lámina foliar se desarrolla sobre el raquis como dos paneles marginales, al principio lisos (Fig. A). Pronto desarrollan plegamientos, que aparecen como una serie de dobleces en zig-zag (Fig. B). En cada pliegue adaxial se desarrolla el tejido vascular, formándose la vena media de cada folíolo (Fig. C); los pliegues abaxiales se separan, y al madurar la hoja el alargamiento del raquis separa los folíolos entre sí (Fig. D).

Ontogenia de una hoja pinnada de palmera en *Cocos nucifera*

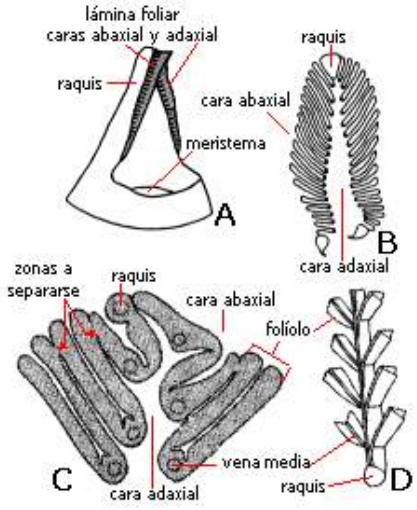


Imagen modificada de Esau 1997

Primordio mostrando el inicio de los plegamientos de la lámina

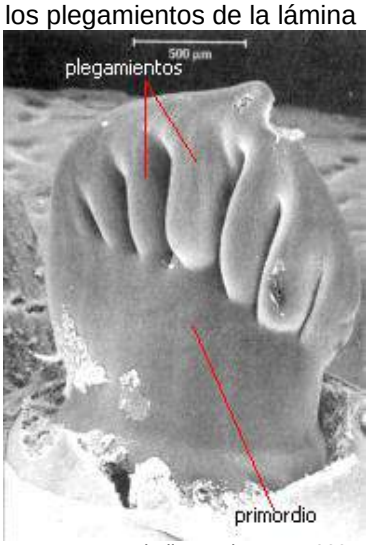


Foto MEB Jodrell Newsletter 7, 1990

ABSICION

En las plantas anuales la mayor parte de las hojas mueren al mismo tiempo que el resto del cuerpo vegetal. Algunas de ellas pueden morir precozmente.
En las plantas leñosas, la defoliación es un fenómeno periódico, muy complejo, que se produce, en la mayoría de las especies por un mecanismo de absición. Siguiendo el ritmo y modo de defoliación, se pueden distinguir los siguientes tipos:

1) plantas con defoliación anual: las hojas viven solo algunos meses, generalmente desde primavera a otoño. Entre ellas se reconocen:

1a) plantas con hojas marcescentes: las hojas amarillean, y mueren sin separarse del tallo, donde pueden quedar por mucho tiempo (numerosas especies de encinos). Su caída es pasiva, generalmente arrastradas por el viento.

1b) plantas con hojas caducas: la defoliación es un fenómeno activo, ocurre a través de tejidos especializados que forman la zona de absición. La caída de las hojas es precedida de una migración de sustancias hacia el tallo. Las hojas amarillean y a veces enrojecen por la acumulación de antocianinas. Se separan del tallo todavía vivas, mueren después de caer.

2) plantas con follaje persistente: los pinos tienen hojas que viven varios años, 2-5, son siempreverdes y sus hojas se renuevan parcialmente cada año. La caída de las hojas en este caso se debe también a la presencia de una zona de absición.
La absición es una adaptación que sirve para eliminar hojas seniles, frutos maduros y flores que no cuajaron. La regulación de la absición se está volviendo indispensable en conexión con la creciente mecanización de la agricultura, en prácticas tales como defoliación controlada, raleo de frutos y ajuste del momento de la caída de los frutos.

Quercus, encina, árbol y hojas marcescentes





Ginkgo biloba, árbol otoñal y hojas caducas

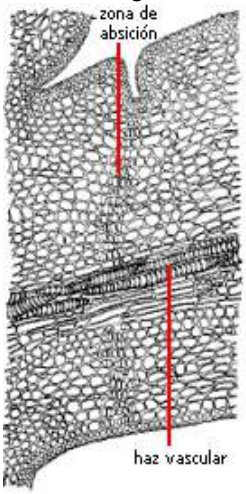




Mecanismo de absición

La caída de las hojas antes de su muerte es debida a la intervención de tejidos especializados que constituyen una **zona de absición** localizada en la base de la hoja, a menudo visible exteriormente como una constricción anular.
Esta zona aparece en forma de un disco de pequeñas células de paredes delgadas, regularmente alineadas y sin ningún tejido de sostén. A este nivel los únicos elementos diferenciados son los vasculares.
La zona de absición se diferencia después en dos capas superpuestas: una **capa de absición** o separación hacia la hoja y una **capa protectora** suberosa hacia el tallo.
En la capa de absición o separación las laminillas medias y a menudo las paredes primarias de las células se gelifican, de manera que las células ya no están soldadas entre sí y se separan. La hoja queda sostenida solamente por los hacecillos vasculares, donde los vasos son obstruidos por tílides, y entonces cae, ya sea por su propio peso o por la acción del viento.

Prunus, base foliar en corte longitudinal



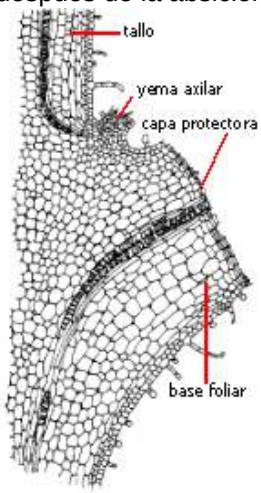
Dibujo de Fahn 1990

Capas de la zona de absición



Foto de Moore 1995

Coleus, base foliar después de la absición



Dibujo de Fahn 1990

En la capa protectora suberosa las paredes celulares se impregnan de suberina y forman un súber cicatricial que protege la cicatriz dejada sobre el tallo por la caída de las hojas. El súber cicatricial puede formarse antes de la caída de las hojas (*Magnolia*) o inmediatamente despues (*Ficus, Olea*). En las especies leñosas la capa protectora tarde o temprano es reemplazada por la peridermis que se desarrolla debajo de la capa protectora en continuidad con la peridermis de otras partes del tallo.

Las auxinas son agentes inhibidores de la absición foliar, mientras el etileno es un agente inductor, que se utiliza como defoliante en la cosecha mecánica de algunos cultivos.

Glosario

Abscisión: separación, cuando se descompone el estrato celular que produce la separación de un órgano, tal como flor, hoja o fruto.

Anfistomático: Dícese de las hojas que presentan estomas en ambas caras de la lámina, o sea tanto en la adaxial como en la abaxial.

Apoplasto: Conjunto de paredes celulares, lúmenes de las células muertas y espacios intercelulares que rodean al simplasto y forman un continuo. El movimiento de sustancias en él se conoce como transporte apoplástico.

Aréola: Dícese del pequeño espacio limitado por haces vasculares anastomosados en la lámina foliar.

Banda de Caspary: Estructura de la pared primaria de ciertas celulas que contienen lignina y suberina.

Dorsiventral: Que sólo tiene un plano de simetría. Dícese del tipo de estructura del mesófilo en el que el parénquima en empalizada se encuentra hacia la cara adaxial y el parénquima lagunoso hacia la cara abaxial.

Epistomático: Situado por encima del estoma. Dícese de las hojas que presentan estomas sólo en la epidermis adaxial.

Hipodermis: Estrato celular de número variable que se ubica inmediatamente por debajo de la epidermis, reforzando su acción.

Hipostomático: Situado por debajo del estoma. Dícese de las hojas que presentan estomas sólo en la epidermis abaxial.

Isobilaterial: Dícese del tipo de estructura del mesófilo en el que el el tejido en empalizada se observa sobre las dos caras del limbo foliar, y el parénquima lagunoso queda en el medio.

Mesófilo: Tejido fundamental (parénquima) de una hoja, situado entre las capas de la epidermis y entre los nervios de la misma.

Nástico/a: Propio de las nastias, o relativo a ellas - *Nastia*: Toda encorvadura y, en consecuencia, todo movimiento debido a ella, provocada por un estímulo externo de carácter difuso.

Parénquima clorofiliano en empalizada: Situado hacia la cara superior de la hoja formado por células cilíndricas, alargadas, que logran así más superficie y menor volumen, muy ricas en cloroplastos, con espacios intercelulares pequeños.

Parénquima clorofiliano lagunoso o esponjoso: Situado hacia la cara inferior de la hoja, formado de células cortas, redondeadas o variadamente lobuladas, menos ricas en cloroplastos y dejando espacios intercelulares grandes, llamados lagunas, por donde circula el aire necesario para el intercambio gaseoso y la respiración.

Pecíolo: extensión generalmente rolliza y zigomorfa que une la lámina de la hoja a la base foliar o al tallo.

Pérula: Dícese del conjunto de catafilos que constituyen la envoltura de las yemas en estado de vida latente, llamadas cerradas, escamosas o aperuladas.

Pulvino (Pulvinulo): Base foliar engrosada en forma de cojinete, con tejido parenquimático, que por variaciones de turgencia de sus células puede provocar en las hojas movimientos násticos.

Vaina fascicular: Conjunto de células generalmente un poco prolongadas que, a manera de vaina o estuche, envuelve a ciertos tejidos o conjunto de tejidos diversos.

Venación (Nervadura): Manera en que se disponen los haces vasculares o venas.

Simplasto: Conjunto de protoplastos de las células vivas, unido por medio de plasmodesmos, que forman un cuntinuo. El movimiento de sustancias a través de los plasmodesmos se denomina transporte simplástico.

Bibliografía

Camefort, M. 1972. Morphologie des Végétaux Vasculaires. 2da ed. Doin, Éditeurs.

Chaffey N.J. 1984. Epidermal structure in the ligules of four species of the genus Poa (Poaceae). Bot. J. Linnean Soc. 89: 341-354.

Curtis J.D., Lersten N.R. & Nowak M.D. Photographic Atlas of Plant Anatomy. http://botweb.uwsp.edu/Anatomy/

Dal Molín P. & Gonzalez A.M. 2005. Anatomía foliar de algunas especies arbóreas del Parque Chaqueño. Rojasiana 7(1): 151-161

Esau, K.1977. Anatomy of Seed Plants. 2nd. Ed. John Wiley and Sons. New York.

Fahn A. 1990. Plant Anatomy. 4th Ed. Pergamon Press.

Girolami G. 1954. Leaf histogenesis in Linum usitatissimum. Amer.J.Bot. 41: 264-273.

Gonzalez A.M. 2002. Anatomía del vástago en especies selectas de plantas hidrófitas. En Arbo M.M. & Tressens S.G., Flora del Iberá. EUDENE, Corrientes.

Hagerup O. 1953.The morphology and systematics of the leaves in Ericales. Phytomorphology 3: 359-464.

Hay R.H. & Kemp D.R. 1990. Primordium initiation at the stem apex as the primary event controlling plant development: preliminary evidence from wheat for regulation of leaf development. Pl. Cell & Environ. 13: 1005-1008.

Hickey L. 1979. Revised classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. En Metcalfe & Chalk, Anatomy of the Dicotyledons 1: 25-39.

Ingrouille, M. 1992. Diversity and evolution of land plants. Chapman & Hall, London. 340 pags.

Lee S.H. et al. 1977. Comparative studies on chloroplast development and photosynthetic activities in C3- and C4-plants. 1. Studies on ultrastructure of developing chloroplasts within vascular bundle sheaths and mesophyll cells of barley and maize leaves. J.Fac.Agr.Kyushu Univ. 22: 65-74.

Lersten N.R. & Brubaker C.L. 1989. Paraveinal mesophyll and its relationship to vein endings in Solidago canadensis (Asteraceae). Can.J.Bot. 67: 1429-1433

Lersten N.R. & Curtis J.D. 1993. Paraveinal mesophyll in Calliandra tweedii and C.emarginata (Leguminosae, Mimosoideae). Amer.J.Bot. 80: 561-568

Lindorf H., L.de Parisca & Rodriguez P. 1991. Botanica. Clasificacion - Estructura - Reproduccion. Univ.Central Venezuela. Ediciones de la Biblioteca, Caracas. 584 pags.

Mauseth, J. 1988. Plant Anatomy. Benjamin/Cummings http://www.esb.utexas.edu/mauseth/weblab.htm

Mauseth, J. 1991. Botany. An introduction to plant biology. Saunders College Publishing. Philadelphia.

Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern. 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.

Raven, Evert & Eichhorn. 2003. Biology of Plants. 6th. ed. W.H.Freeman and Company. New York.

Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E. & Stocking C.R. 1979. Botany. A brief introduction to plant biology. John Wiley & Sons. New York.

Russin W.A. & Evert R.F. 1984. Studies on the leaf of Populus deltoides (Salicaceae). Morphology and anatomy. Amer.J.Bot. 71(10): 1398-1415.

Takhtakan A. 1991. Evolutionary trends in flowering plants. Columbia Univ.Press. New York. 241 págs.

Voznesenskaya, E. V., Franceschi, V. R., Kiirats, O., Freitag, H., and Edwards, G. E. 2001. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C_4 plant photosynthesis. *Nature* 414: 543-546.

Voznesenskaya, E. V., Franceschi, V. R., Kiirats, O., Artyusheva, E. G., Freitag, H., and Edwards, G. E. 2002. Proof of C_4 photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). *Plant Journal.* 31: 649-662.

Tema 22: Anatomía Floral

22.1. Cáliz y Corola

Los antófilos son las hojas florales que se insertan, generalmente en verticilos, sobre el receptáculo, un eje caulinar muy breve.

La anatomía de los antófilos presenta diferencias con la de los nomófilos, veremos cuáles son las características de cada una, comenzando por el cáliz, que es el verticilo más externo.

Corte longitudinal de flor de tomate

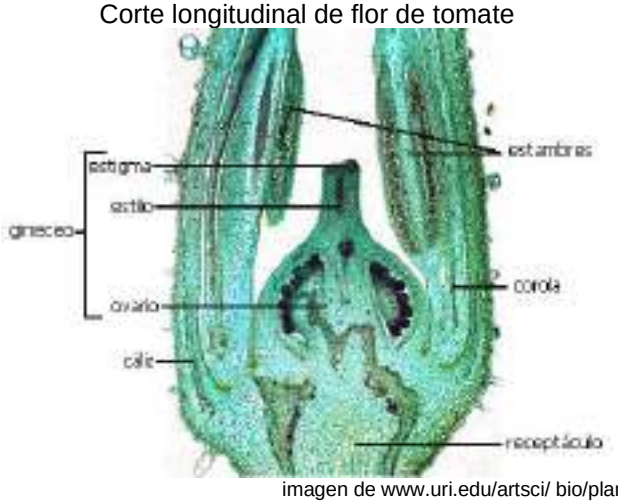


imagen de www.uri.edu/artsci/ bio/plant_anatomy

Cáliz

Los sépalos son los antófilos que componen el cáliz. Frecuentemente son verdes, y su estructura es la que más recuerda la de los nomófilos. El mesófilo está formado generalmente por parénquima clorofiliano homogéneo. Generalmente en cada especie, cada sépalo está inervado por el mismo número de trazas foliares que presentan los nomófilos.

Transcorte de flor de eudicotiledónea



Corola

Cuando no hay diferencia morfológica entre los dos verticilos de protección de la flor, las piezas reciben el nombre de tépalos. Cuando hay diferencia morfológica, los antófilos que forman la corola son los pétalos. La estructura de tépalos y pétalos es similar a la de los sépalos. Las

paredes de las células epidérmicas frecuentemente son convexas o papilosas, especialmente en la cara adaxial.

Erythronium americanum: flor y tépalos en corte



http://biology.smsu.edu/

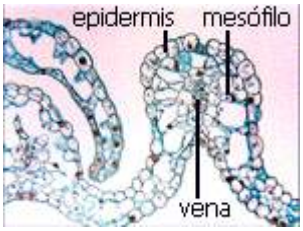


Imagen de Mauseth weblab

Piriqueta racemosa: flor y pétalo en transcorte



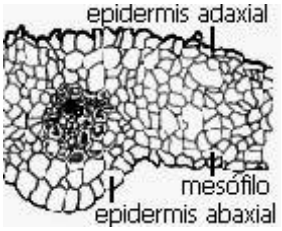


Imagen de Gonzalez 1993

En muchos pétalos, como los de *Brassica napus,* las papilas son cónicas, con un engrosamiento cuticular marcado en el ápice, y estrías radiales hacia la base. Se ha sugerido que estos engrosamientos permiten una difusión pareja de la luz emergente, de manera que el brillo de los pétalos es uniforme en cualquier ángulo de iluminación (Polowick, 1986).

Brassica napus, flores - epidermis

Flores

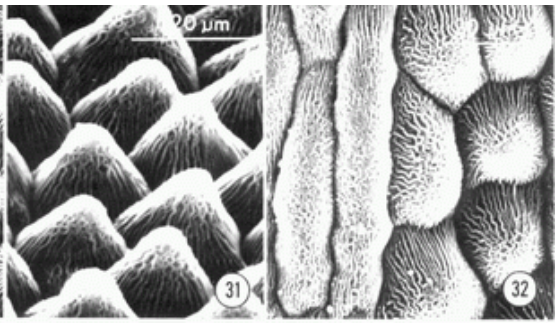


biologie.uni-halle.de/

Papilas, vista superficial

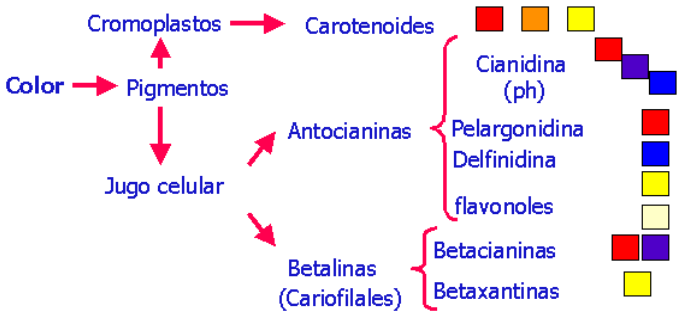


Papilas en vista lateral, con estrías radiales



Imágenes de Polowick & Sawhney1986

Algunas células epidérmicas de los pétalos son osmóforos, contienen aceites esenciales que imparten la fragancia característica a las flores.
El mesófilo generalmente no presenta parénquima clorofiliano, sino parénquima fundamental. El color de los pétalos resulta de la presencia de pigmentos. En muchas flores las células presentan cromoplastos con pigmentos carotenoides (rojos, anaranjados, amarillos). Los pigmentos más importantes son los flavonoides, principalmente antocianinas, que se encuentran disueltos en el jugo celular; los pigmentos básicos son pelargonidina (rojo), cianidina (violeta), y delfinidina (azul), los flavonoles (amarillos o color marfil). El color de los pigmentos antociánicos depende del pH del jugo celular: en *Brunfelsia australis* (azucena del monte) las flores son violáceas, al envejecer se vuelven blancas por un cambio en el pH.
Las betacianinas, un grupo de pigmentos de estructura más compleja, se encuentran sólo en un grupo de eudicotiledóneas: las Chenopodiales (Centrospermas), al cual pertenecen los géneros *Beta* (remolacha) y *Bougainvillea* (Santa Rita).



El color blanco de muchas flores, como por ejemplo *Magnolia grandiflora*, se debe al fenómeno de reflexión total de la luz. Los pétalos pueden presentar espacios de aire en posición subepidérmica o una capa de células con abundantes granos de almidón, y en ambos casos la luz se refleja. Los colores oscuros, se deben a una absorción total de la luz operada por pigmentos complementarios. En *Tulipa gesneriana* (tulipán negro) hay antocianina azul en las células epidérmicas y caroteno amarillo en las subepidérmicas.

Brunfelsia australis, cambio de color de flor por variación del pH



Magnolia grandiflora, pétalos blancos*:* reflexión total de la luz



Imagen: www.themagnolias.co.uk/

Tulipa gesneriana, tépalos oscuros:absorción total de la luz



Imagen: http://home.att.net/ ~kosmas/

En algunas especies las partes basales de los pétalos contienen un flavonolglucósido llamado chalcona, que absorbe la luz ultravioleta, convirtiéndolas en "guías de néctar" para los insectos polinizadores. Este color particular, visible sólo para los insectos, se denomina "púrpura de abejas".

Caltha palustris, púrpura de abejas en flores fotografiadas con luz natural y luz ultravioleta





Imágenes de Raven

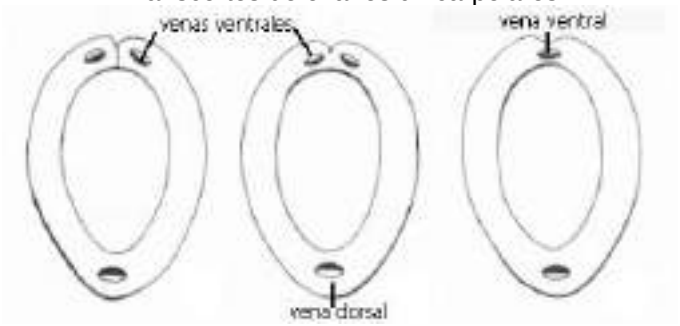
22.2. Vascularización de los carpelos

La vascularización se ha utilizado vastamente para interpretar la especialización evolutiva de la flor, porque el sistema vascular parece ser más lento, más conservador para cambiar, que los órganos que inerva.
A veces, analizando la vascularización, se pueden descubrir los límites previos de las piezas florales, o también números y categorías de órganos en las flores donde ha ocurrido reducción de piezas, concrescencia de las mismas o adnación de piezas de distintos verticilos.

Estos fenómenos dificultan la interpretación de la identidad y las interrelaciones de los órganos en su morfología externa. La presencia de hacecillos conductores vestigiales en ciertas posiciones suele interpretarse como prueba de la degeneración de órganos que en la flor primitiva habrían ocupado esa posición.

La interpretación de la placentación está apoyada en el estudio de la vascularización de los carpelos. Cada carpelo tiene comúnmente 3 venas, una dorsal o central (la vena media) y dos ventrales, de las que suelen derivar los haces para los óvulos. Las venas ventrales se pueden fusionar en una sola.

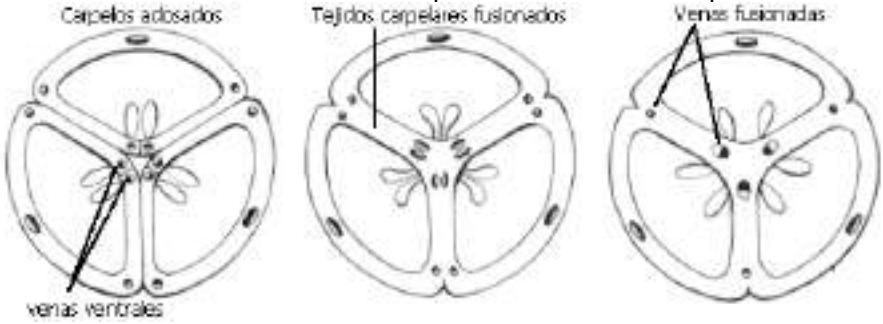
Transcortes de ovarios unicarpelares



Imágenes de Foster & Gifford, 1959

En un ovario con placentación axilar los haces laterales aparecen en el centro del ovario, o sea en posición ventral, con xilema hacia afuera y floema hacia adentro. Los haces ventrales del mismo carpelo o de dos vecinos pueden fusionarse.

Efectos de la cohesión entre los tres carpelos de un ovario con placentación axilar



Imágenes de Foster & Gifford, 1959

En las flores períginas y epíginas la vascularización es importante para reconocer la naturaleza del tejido que envuelve al ovario. Muchas veces las bases de cáliz, corola y androceo, soldadas de modo congénito, toman parte también en la constitución de la estructura que rodea al ovario, de manera que resulta casi imposible delimitar que porción corresponde al receptáculo y cuál corresponde a las hojas florales. Por eso es preferible utilizar la expresión tubo floral (Tahktajan, 1991) para designar esta estructura.

Rosa sp.

Corte longitudinal de flor | Esquema de la vascularización del tubo floral | Adnación de cáliz, corola y androceo | Receptáculo cóncavo

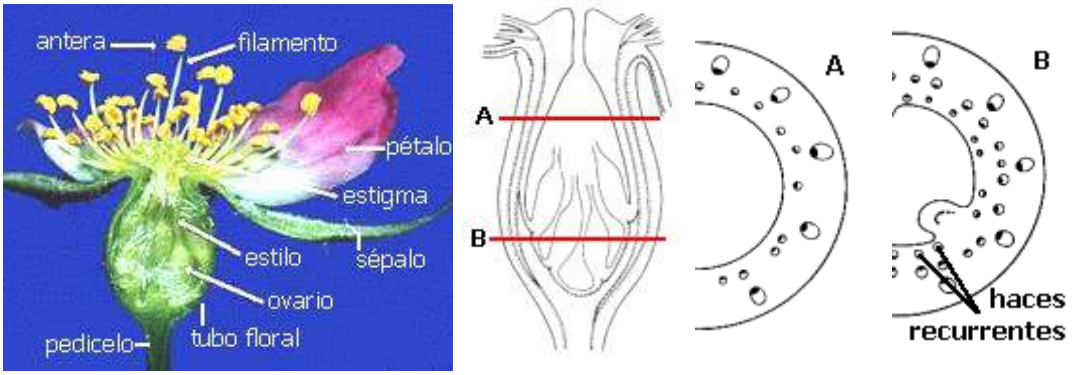


Imagen modificada de http://www.inhs.uiuc.edu/

Imágenes de Fahn 1990

Cuando las flores presentan en corte longitudinal haces con orientación invertida de xilema y floema, llamados **haces recurrentes**, se considera que el ovario está incluido en tejido axial, es

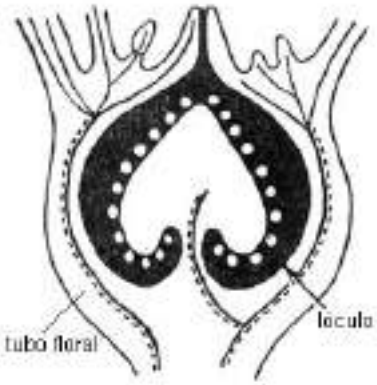
decir que el tubo floral está formado por el receptáculo, como ocurre en *Darbya* y *Opuntia dillenii* (Tahktajan, 1991).

La ausencia de haces recurrentes se toma como evidencia de que el tejido extracarpelar es de naturaleza apendicular, o sea formado por la adnación de cáliz, corola y androceo, anteriormente designado como hipanto apendicular.

Opuntia: tubo floral axial



Samolus: tubo floral de origen apendicular



Imágenes de Esau 1982 y 1972

La ontogenia floral muestra que el "tubo floral" se forma tardíamente por crecimiento de la región periférica del receptáculo en *Castanospermum* y *Myroxylum* (Tucker, 1993). En este caso la copa parece axial, pero probablemente no tenga haces recurrentes.

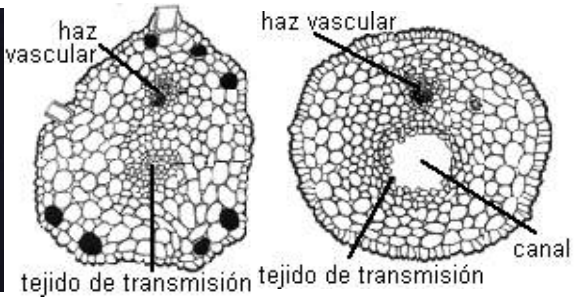
22.3. Anatomía del estilo

Cuando el estilo es macizo, presenta una o más bandas de tejido transmisor embebidas en el tejido fundamental o asociadas a los haces vasculares; el tejido transmisor está formado por células poco coherentes, con material intercelular péctico, de consistencia mucilaginosa, en el cual se desarrollará el tubo polínico. A veces las paredes son gruesas, ricas en pectinas a través de las cuales crece el tubo polínico.

Turnera orientalis, flor con tres estilos y estigmas - Corte transversal de estilo



Estilo hueco de *Piriqueta racemosa*, transcorte



Citrus, estilo con canales



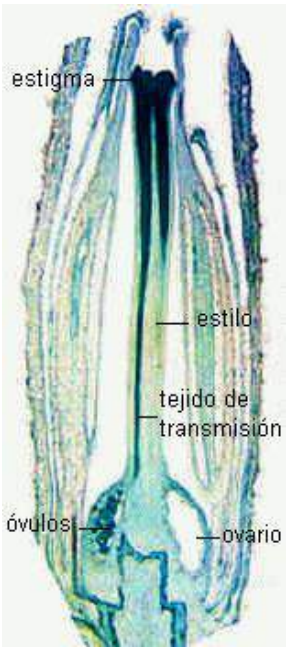
Imágenes de Gonzalez 2000 y 1993

Si el estilo es hueco está recorrido en toda su longitud por un canal que relaciona el estigma con el ovario, tapizado por tejido transmisor de naturaleza glandular. Cuando el gineceo es pluricarpelar y se forma un solo estilo, éste puede presentar varios canales, uno por cada carpelo, como sucede en las especies de *Citrus* y en *Melia azedarach* (paraíso).

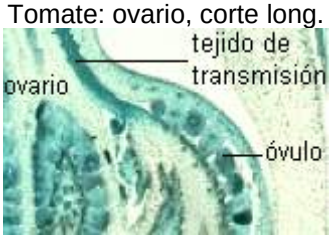
Lilium:



Tomate: flor, corte longitudinal



Tomate: ovario, corte long.



imágenes de www.botany.hawaii.edu/ faculty/webb/

Hay autores que consideran que el tejido de transmisión tiene tres porciones, con características parecidas o diferentes: 1) estigmática, 2) estilar y 3) ovárica. Con esta interpretación, el tejido glandular del estigma formaría parte del tejido de transmisión.

En los gineceos sincárpicos y con más de un lóculo, se encuentra una abertura en el septo que separa dos lóculos, o un lugar donde los tejidos transmisores de cada carpelo se unen: el cómpito. Permite que los tubos polínicos germinados en el estigma de un carpelo puedan llegar a la placenta de otro carpelo. Si no hay cómpito, el gineceo se comporta como apocárpico; en ese caso recibe el nombre de pseudosincárpico.

Daucus carota (zanahoria), inflorescencias y esquemas de corte longitudinal y transversal del gineceo a la altura del cómpito



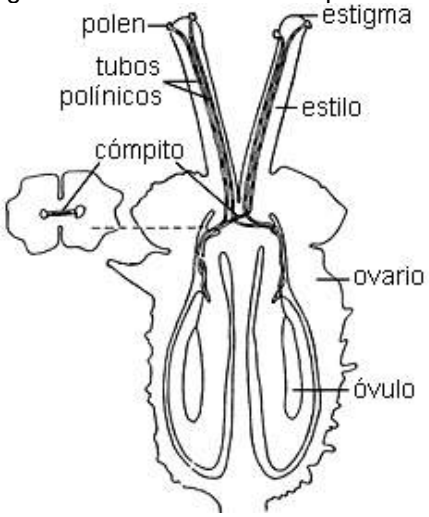


Imagen de Esau 1972

Illicium floridanum (Illiciaceae) es una angiosperma primitiva apocárpica, en la cual el centro del eje floral está modificado en una protuberancia estigmatiforme llamada "residuo apical". Los carpelos están plegados, los bordes no están soldados entre sí y forman una cresta estigmática. Los tubos polínicos pueden crecer por dentro o por fuera, y al llegar al residuo apical desvían penetrando en otro carpelo. Esta planta presenta sincarpia funcional por el crecimiento

intercarpelar de los tubos polínicos, el residuo apical actúa como un **cómpito extracarpelar** (Williams *et al*. 1993).

Illicium floridanum: flor y esquema de carpelo en corte longitudinal



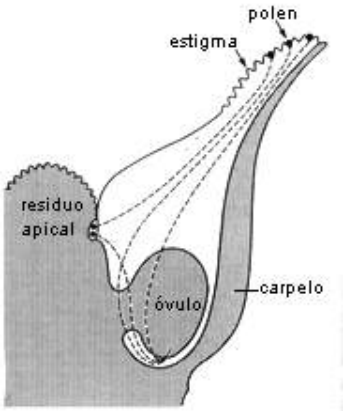


Imagen de www.floridata.com/ Imagen de Williams *et al*. 1993

22.4. Anatomía del estigma

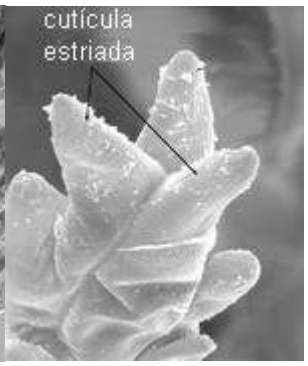
El estigma presenta una superficie glandular, la zona de recepción del polen, formada por la epidermis de células con citoplasma denso, con cutícula o también por tejido subepidérmico.
Se ha comprobado que el estigma tiene proteínas hidrofílicas en la pared externa; son probablemente las que actúan en el reconocimiento del polen adecuado y en las reacciones de incompatibilidad, en cuyo caso a veces se deposita calosa para detener la germinación del polen extraño.
En Angiospermas los estigmas pueden dividirse en dos grandes grupos: **secos o húmedos**, según como sea la superficie a la madurez.

Los estigmas **secos** no producen secreción, tienen una capa extracuticular hidratada, proteinácea. Entre los secos están los **estigmas plumosos** de las gramíneas, polinizadas por el viento, con células receptivas dispersas sobre pelos pluricelulares multiseriados (Lindorf *et al*. 1991)

Flor de avena, gramínea *Oryza*, arroz, estigma y detalle con MEB







Los estigmas **húmedos** producen una secreción durante el período receptivo, las monocotiledóneas de estilo abierto liberan generalmente un exudado esencialmente polisacárido, en tanto que las eudicotiledóneas de estilo compacto (gamopétalas en particular) liberan un exudado esencialmente lipofílico. Ciertas familias como Orchidaceae, Scrophulariaceae y Solanaceae secretan un líquido lipopolisacárido.

Citrus, flores - estigma húmedo en corte longitudinal



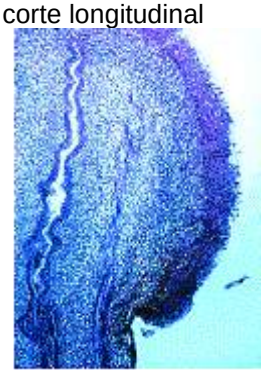


imagen: www.botany.utoronto.ca/

Los estigmas secos generalmente se presentan en especies con polen trinucleado, aunque hay ejemplos de polen binucleado. Los estigmas húmedos generalmente están asociados con polen binucleado.

La superficie del estigma puede ser claramente **papilosa**, con la secreción acumulándose entre las papilas (muchas Leguminosas*)* o debajo de la cutícula (membrana estigmática en muchas Leguminosae Papilionoideae) que se rompe con la visita de los polinizadores (Yeo 1993: 51). Cuando la superficie del estigma **no es papilosa**, las células receptivas suelen estar concentradas en zonas determinadas (surcos o cimas); las células frecuentemente son necróticas a la madurez (*Citrus,* Umbelliferae) (Heslop Harrison & Shivanna, 1977)

Piriqueta: estigma sin papilas



Imagen MEB de Gonzalez 1993

Brassica, estigma papiloso - detalle MEB



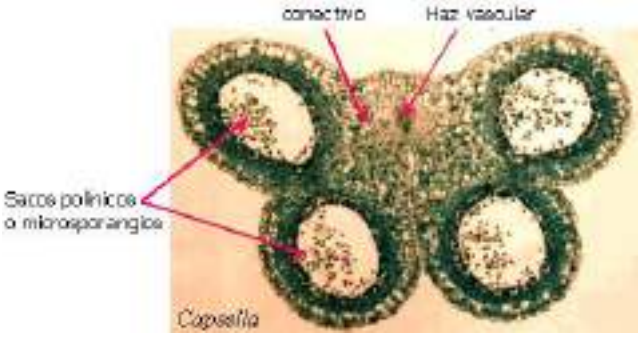


Imagen de Esau 1982

22.5. Anatomía de antera

Los estambres son antófilos compuestos por filamento y antera. Cada antera está formada tiene cuatro sacos polínicos o microsporangios.

Corte transversal de antera inmadura



En corte transversal de antera joven se observan desde afuera hacia adentro las siguientes capas:

1) **epidermis o exotecio**, delgada y continua. A veces puede romperse o colapsarse o interrumpirse.

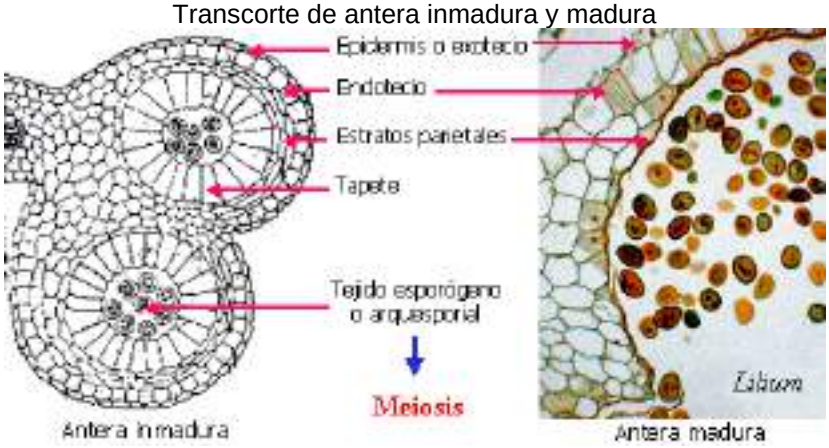
2) tejido mecánico o **endotecio**, capa fibrosa sobre los bordes externos de los sacos polínicos. A veces se continúa en el conectivo.

3) 2-4 **estratos parietales** de células parenquimáticas, que pronto desaparecen aplastadas o degeneran rápido.

4) **tapete** o tejido nutricio

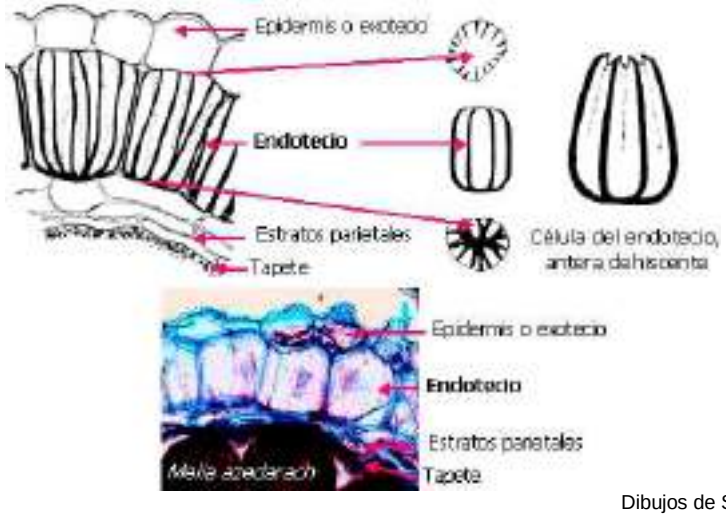
5) **tejido esporógeno** o arquesporio, constituye cada saco polínico. Las células del tejido esporógeno forman por divisiones mitóticas las células madres del polen o microsporocitos, células bastante grandes, con núcleo voluminoso.

Transcorte de antera inmadura y madura



La dehiscencia se produce gracias al **endotecio**. Sus células presentan paredes desigualmente engrosadas, con filetes lignificados más anchos hacia la cara interna de la célula, donde se unen entre sí; en cambio se adelgazan hacia la cara externa. Por esta razón, al producirse la deshidratación de las células, éstas se acortan tangencialmente, originando tensiones que conducen a la apertura de la antera.

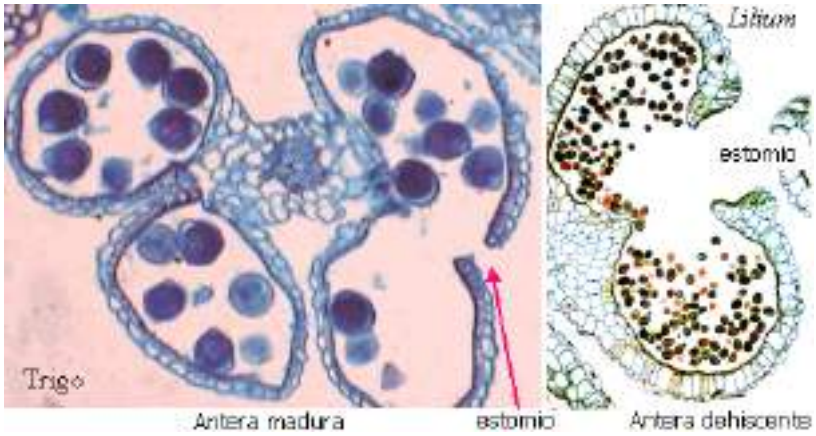
Endotecio en transcorte de pared de antera - detalles



Dibujos de Strasburger

En el lugar donde se produce la rotura: el **estomio**, la antera tiene células epidérmicas de paredes delgadas. Los dos sacos polínicos de cada teca se fusionan entre sí por ruptura o atrofia de las capas parenquimáticas entre ellos, de manera que con una abertura en cada teca, se libera el polen de los cuatro sacos polínicos.

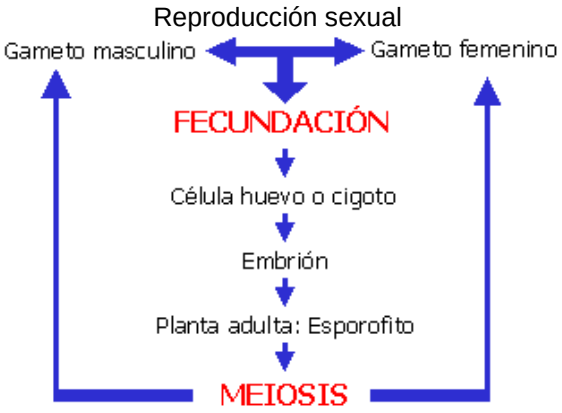
Estomio en transcorte de anteras



22.6. Reproducción Sexual

Reproducción es la capacidad de todos los seres vivos de engendrar, en algún momento, otros seres semejantes a ellos. La *reproducción asexual* ocurre exclusivamente con la intervención de divisiones mitóticas, sin fusión de gametos.
La *reproducción sexual* implica la singamia o fecundación o sea la fusión de **gametos** masculinos y femeninos para producir un **cigoto**, que al desarrollarse formará en las Embriófitas un **embrión** y éste a su vez un nueva planta. Su importancia se debe a que en el cigoto se combinan caracteres paternos y maternos, resultando diferente genéticamente a cada uno de los padres.

Este tipo de reproducción permite la variación por recombinación de caracteres, lo que facilita la selección natural.

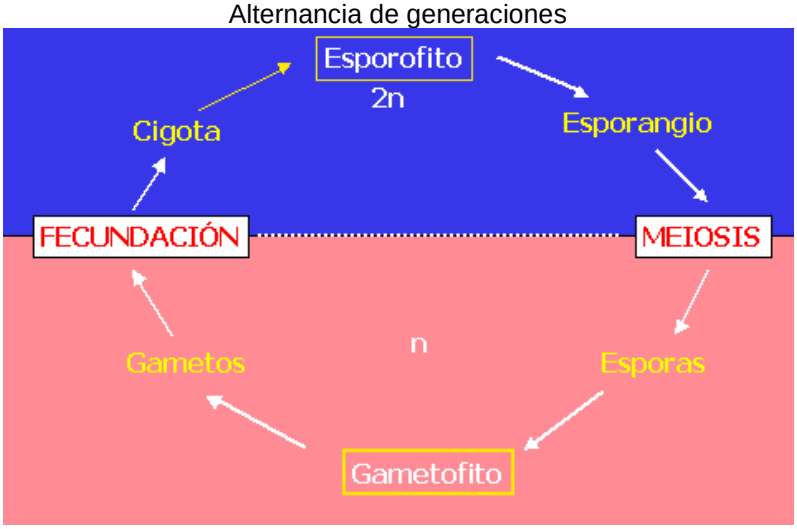


Para que a partir de las células somáticas se originen gametos tiene que ocurrir en algún momento del ciclo vital una división reduccional llamada **MEIOSIS** que produce a partir de cada célula madre **cuatro células hijas** con el **número cromosómico reducido a la mitad** (número gamético). Si ésto no sucediera, y los gametos tuvieran el mismo número de cromosomas que las células somáticas o vegetativas, el número de cromosomas se iría duplicando con cada fecundación.

Alternancia de generaciones

Los ciclos vitales de las plantas vasculares presentan alternancia de dos generaciones. La generación que produce las esporas se denomina **esporófito**, son las plantas que hemos estado describiendo y estudiando hasta ahora, cuyas células presentan número cromosómico **2n**. La generación que produce los gametos se denomina **gametófito**, y son plantas reducidas, cuyas células presentan número cromosómico **n**.

Alternancia de generaciones



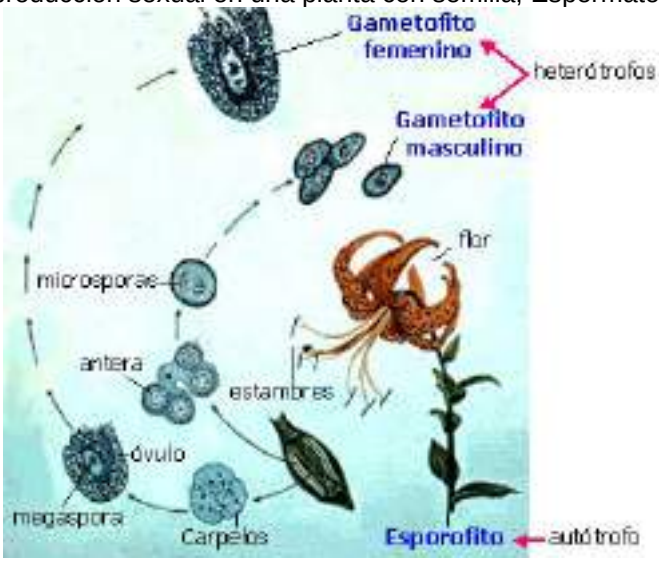
En el caso de las Pteridofitas, el esporófito es la planta con hojas, los esporangios, órganos donde se producen las esporas están ubicados en el envés de las hojas. El gametófito es verde y autótrofo pero efímero, mide unos pocos centímetros y se llama prótalo. En su cara inferior se encuentran los arquegonios y anteridios, órganos donde se forman los gametos femeninos y masculinos respectivamente.

Ciclo de vida de un helecho, Pteridofita



En las Espermatófitas los esporófitos son las plantas verdes, con hojas. En las flores, constituidas por hojas modificadas, producen dos tipos de esporas: micrósporas y megásporas. Los gametófitos no son verdes, no tienen vida independiente, son plantas parásitas, heterótrofas, que viven a expensas del esporófito. Según que tipo de gametos produzcan, hay gametófitos masculinos y femeninos.

Reproducción sexual en una planta con semilla, Espermatófitas

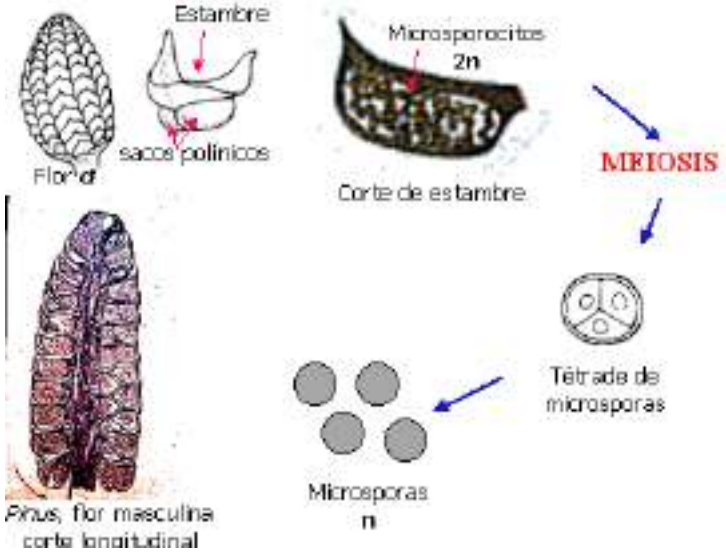


22.7. Microsporogénesis

Gimnospermas

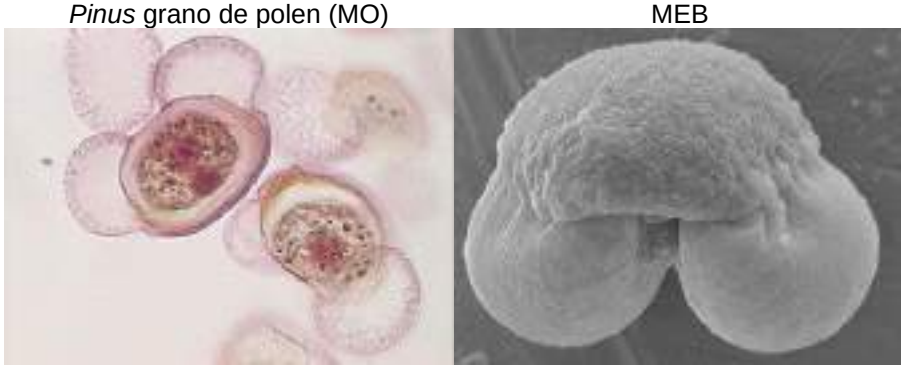
En *Pinus* el esporófito presenta flores masculinas desnudas formadas exclusivamente por los estambres (microsporófilos), cada uno de los cuales lleva dos sacos polínicos (esporangios) en la cara inferior o envés. En su interior están los microsporocitos o células madres del polen que por **meiosis** forman c/1 cuatro micrósporas o granos de polen uninucleados.

Microsporogénesis en *Pinus*, Gimnosperma



En *Pinus* el grano de polen maduro es alado (vesiculado), y contiene cuatro células formadas por divisiones mitóticas de la micróspora: dos células protálicas, una célula anteridial o generativa y una célula del tubo polínico. En este estado es liberado de las anteras y se produce la polinización.

Pinus grano de polen (MO) MEB



Angiospermas

Transcorte de saco polínico con microsporocitos

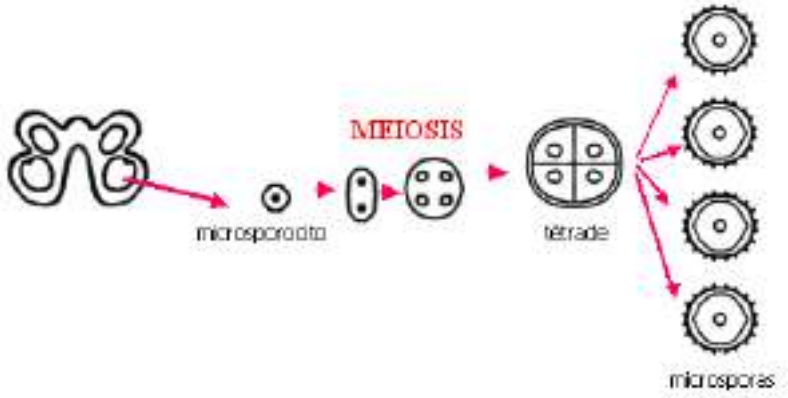


En los sacos polínicos de las anteras se encuentran los **microsporocitos** o **células madres del polen**.

Cada célula madre sufre una meiosis que da por resultado 4 células hijas que constituyen una tétrade, es decir un conjunto de cuatro microsporas.

Al comienzo de la meiosis los microsporocitos se conectan entre sí por anchos puentes citoplasmáticos que se forman por expansión de los plasmodesmos, convirtiendo toda la masa de microsporocitos de un microsporangio en un cenocito, con rápido transporte y distribución de nutrientes. Esta continuidad es responsable de la meiosis sea sincrónica dentro del microsporangio.

Microsporogénesis en Angiospermas



Meiosis

Es una división celular especial, consistente en dos divisiones sucesivas con una sola duplicación de cromosomas. La primera división o **Meiosis I,** es reduccional; la segunda o **Meiosis II,** es ecuacional. Para facilitar su descripción, se describen 4 fases en cada división.

*** Profase I:** es la etapa más larga y compleja, puede durar semanas o meses en algunas especies. Los cromosomas homólogos se aparean longitudinalmente (sinapsis), y efectúan un intercambio de segmentos de cromátidas llamado *crossing-over*. Luego los cromosomas homólogos comienzan a separarse, permaneciendo unidos por los quiasmas, puntos donde hubo intercambio. A medida que los cromosomas se separan se produce la terminalización de los quiasmas, o sea su desplazamiento hasta los extremos de los cromosomas. Al final de la profase los cromosomas están notablemente contraídos, y la envoltura nuclear desaparece.

*** Metafase I:** se visualiza el huso acromático, los centrómeros de cada cromosoma homólogo se unen a las fibras del huso. Los pares de cromosomas homólogos (bivalentes) se ordenan en el plano ecuatorial de la célula.

*** Anafase I:** los cromosomas homólogos se separan, dirigiéndose hacia los polos.

*** Telofase I:** los cromosomas agrupados en los polos sufren una ligera distensión, y puede formarse una tenue envoltura nuclear.

*** Intercinesis:** período muy breve, a veces inexistente

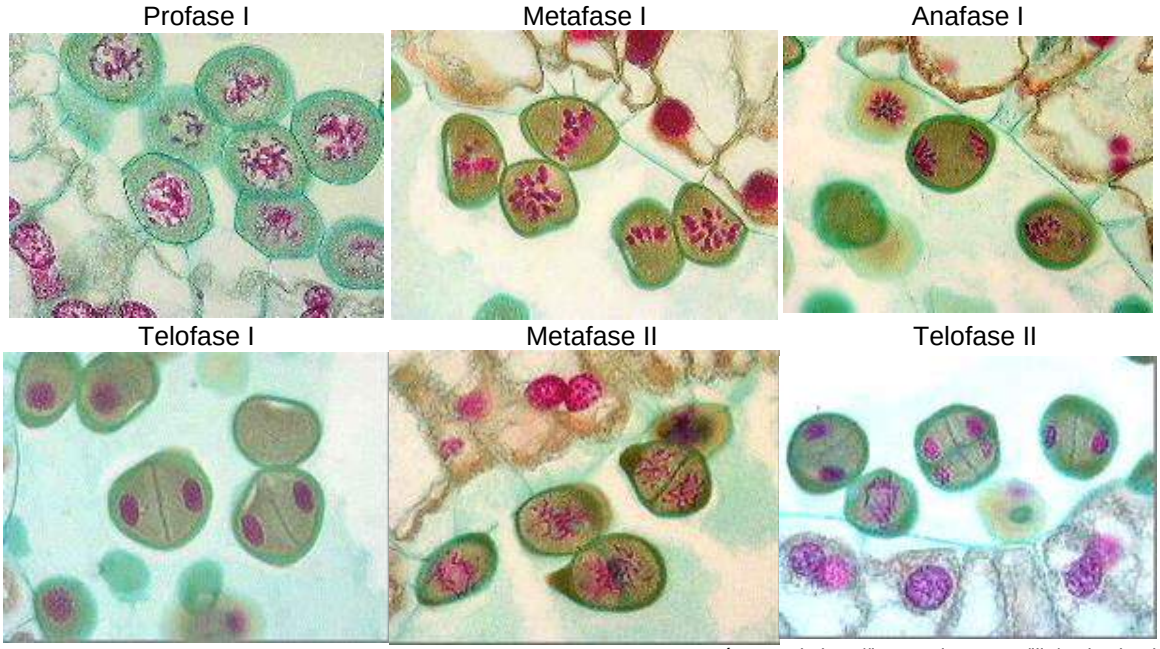
*** Profase II:** los cromosomas se contraen nuevamente.

*** Metafase II:** cada grupo de cromosomas se ubica en un mismo plano

*** Anafase II:** se separan las cromátidas de cada cromosoma pasando a formar los cromosomas hijos.

*** Telofase II**: se forman 4 núcleos hijos, con la mitad de los cromosomas de la célula madre.

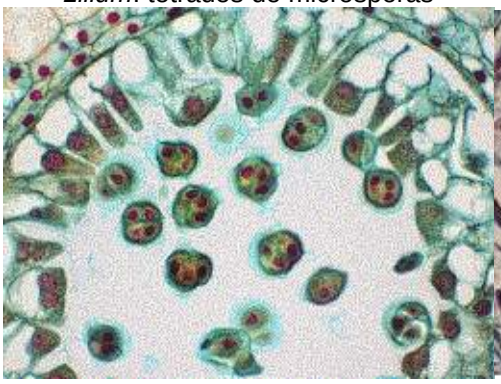
Fases de la Meiosis en microsporocitos (células madres del polen) de *Lilium*



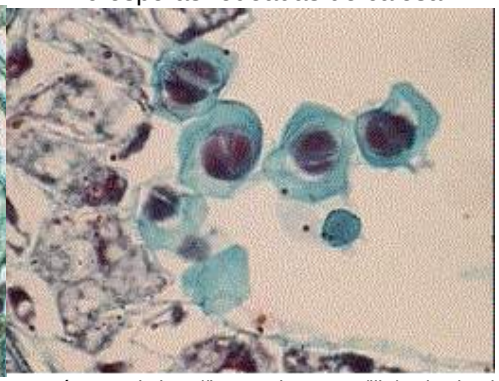
Imágenes de http://images.iasprr.org/lily/male.shtml

Los puentes citoplasmáticos desaparecen al promediar la división, y cada microsporocito queda aislado de los otros, rodeado por una gruesa capa de calosa. La tétrade resultante también queda rodeada de calosa.
Al terminar la meiosis, cada microspora se rodea de una pared de calosa, sin plasmodesmos que las conecten con las vecinas. Cisternas del RE se aplican a las regiones donde eventualmente se formarán las aperturas. Donde no hay RE debajo del plasmalema se deposita una pared de celulosa llamada primexina.
El aumento de tamaño y el depósito de la pared celular ocurren mientras las micrósporas están aún incluidas en calosa, y continúa luego que la calosa se disuelve.

Lilium: tétrades de microsporas



Microsporas rodeadas de calosa

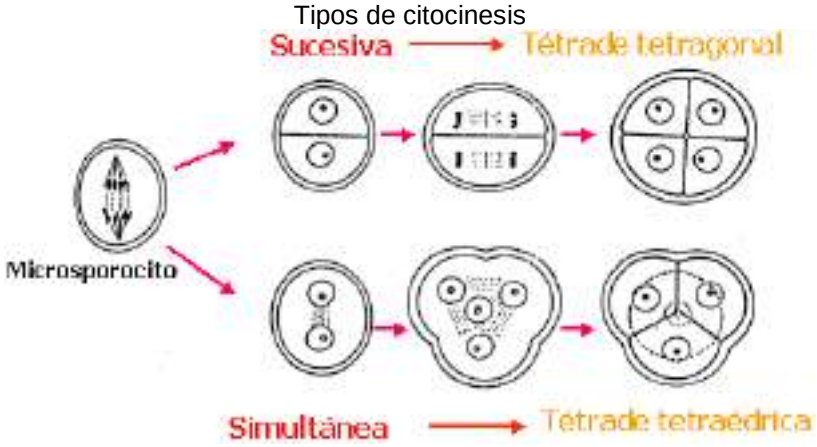


Imágenes de http://images.iasprr.org/lily/male.shtml

Citocinesis

Es la división del citoplasma que sucede al terminar la meiosis. Según el momento en que se formen las paredes y como se orienten los husos acromáticos, las cuatro células resultantes de la meiosis, que forman un conjunto llamado tétrade, pueden disponerse de distinta forma.
En la **citocinesis sucesiva** cada división es sucedida por una división de citoplasma. Ocurre en las **Monocotiledóneas** y las micrósporas quedan dispuestas en un mismo plano. Las tétrades pueden ser tetragonales, romboidales, lineares o en forma de T.
En la **citocinesis simultánea** las paredes se forman recién al terminar la meiosis. Es típica de **Eudicotiledóneas**, y las micrósporas quedan dispuestas en varios planos. Las tétrades pueden ser tetraédricas o decusadas. En los granos de polen resultantes se establece un eje polar, con el polo proximal hacia el centro de la tétrade, y el polo distal hacia la periferia.

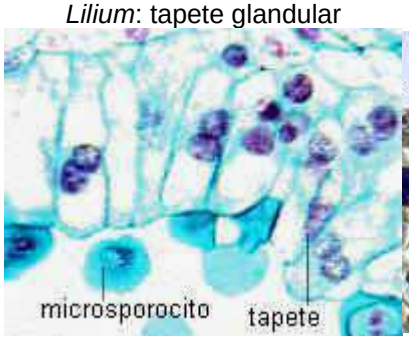
Tipos de citocinesis



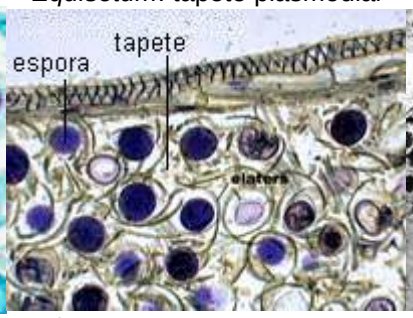
Actividad del tapete durante la meiosis

El **tapete** es el tejido encargado de la nutrición de las microsporas, la formación de parte de la exina, y la síntesis y liberación de sustancias que formarán la trifina y el cemento polínico. Sus células tienen citoplasma muy denso, son típicamente 2-4 nucleadas o con núcleo poliploide. Hay dos clases de tapete según su funcionamiento: tapete secretor o glandular, y tapete invasor o ameboide.
El **tapete secretor** desarrolla actividad secretora, luego el contenido celular progresivamente se desorganiza y finalmente sufre autolisis. Se presenta en la mayor parte de las angiospermas.
El **tapete plasmodial o ameboide** fusiona sus células formando una masa de protoplasma llamada periplasmodio, que invade el lóculo y envuelve los microsporocitos para nutrirlos. Se presenta en algunas Pteridofitas, y en algunas angiospermas como *Tradescantia*. Raramente, como sucede en *Canna* (achira) las células del tapete invaden el lóculo individualmente, sin formar el periplasmodio (Tiwari & Gunning, 1986)

Lilium: tapete glandular



Equisetum: tapete plasmodial



Imágenes: www.stolaf.edu/people/ ceumb/

Tapete plasmodial con MET

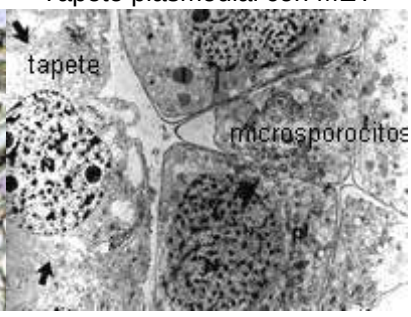


Imagen: www.humboldt.edu/ ~dkw1/

Después de la maduración de los granos de polen y durante la deshidratación de la antera, el periplasmodio se seca, y sus restos se depositan sobre los granos de polen como trifina o cemento polínico o "pollen kit". Son lipoides viscosos amarillos o rojos que tienen importancia en la polinización.

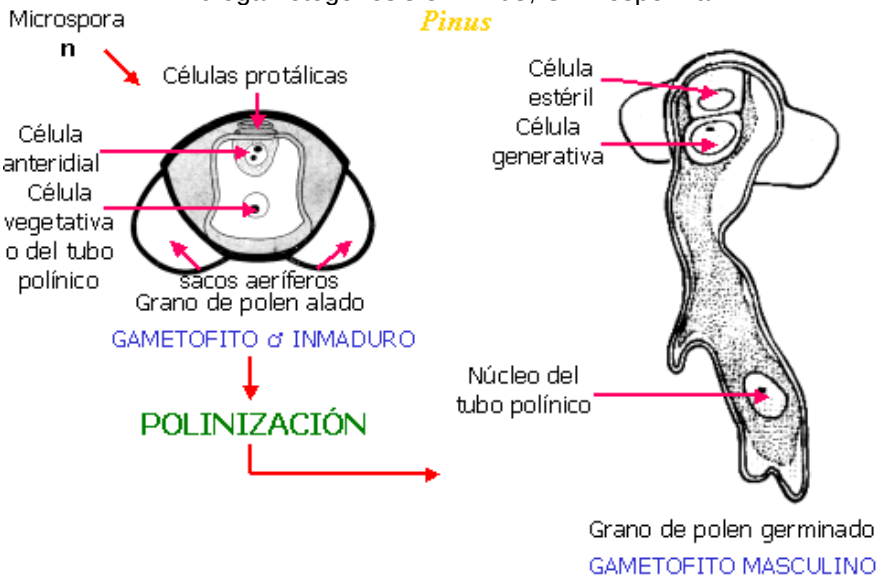
22.8. Microgametogénesis

Gimnospermas

En *Pinus,* unos meses después de la polinización, el grano de polen germina, y el tubo polínico se abre paso a través de la nucela hasta el gametófito femenino. En su interior se produce la **microgametogénesis**: la célula anteridial se divide dando dos células, una célula estéril (pedicular) y una célula generativa o gametogénica, que se divide a su vez para dar dos gametos masculinos.

El gametófito masculino maduro consta pues de varias células.

Microgametogénesis en *Pinus*, Gimnosperma



En *Ginkgo* y en Cycadales el grano de polen no es alado, llega a la cámara polínica, en la nucela, donde germina.

Polinización y microgametogénesis en *Ginkgo*, Gimnosperma



Imágenes de Camefort & Boué 1969

Gameto masculino / anterozoide de *Ginkgo biloba*

El tubo polínico cumple solamente función de fijación. En su interior se originan los gametos masculinos llamados **anterozoides** porque son ciliados. La cámara polínica se llena de líquido, y allí son liberados los gametos. Éstos nadan hasta el gametófito femenino, que al madurar queda en contacto con la cámara polínica.

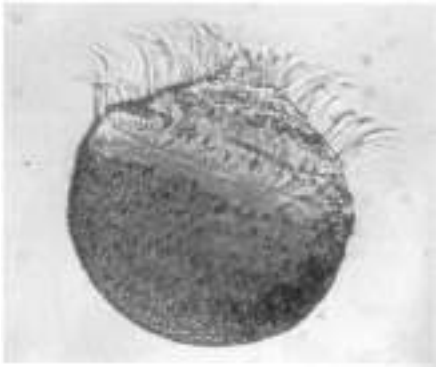
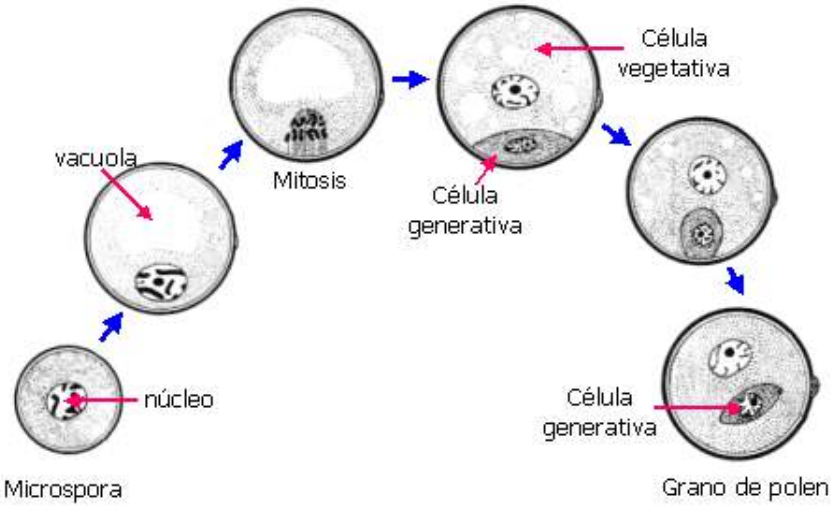


Imagen de Strasburger

Angiospermas

Mientras los granos de polen están aún dentro del saco polínico, dentro de ellos comienza la microgametogénesis o formación de gametos masculinos.
Cada micróspora o grano de polen unicelular sufre una división mitótica cuyo resultado es la formación de 2 células desiguales: una muy grande, la célula vegetativa o célula del tubo polínico que llena el grano casi por completo, y una pequeña célula lenticular, la célula generativa o gametogénica, aplicada contra la pared de la micróspora. Luego queda incluida en la célula vegetativa, en suspensión en su citoplasma, rodeada por su membrana plasmática.

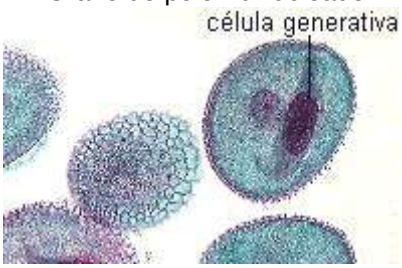
Microgametogénesis en Angiospermas - formación del grano de polen



Luego la célula generativa sufre una división (la segunda mitosis que ocurre) y produce 2 células: los gametos masculinos, que son desnudos, no forman pared celular. Esta división puede producirse aún dentro del saco polínico o recién después que el grano de polen germina, dentro del tubo polínico. Es decir que cuando un grano de polen es liberado, puede ser bicelular (célula

vegetativa + célula generativa) o tricelular (célula vegetativa + 2 gametos), condición característica de familias avanzadas como las gramíneas.

Grano de polen binucleado



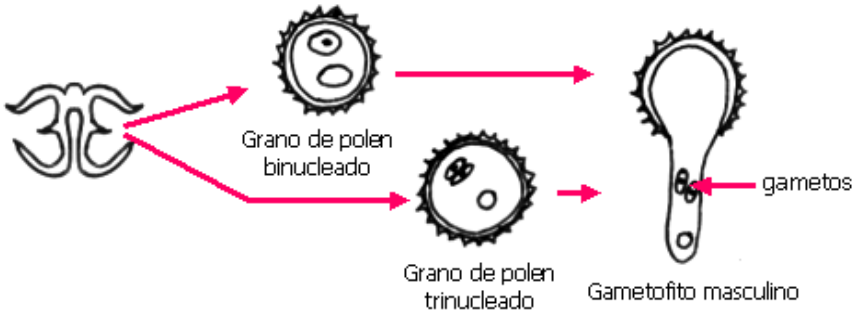
Granos de polen trinucleados



Imágenes de Raven

Cada grano de polen maduro es el **gametófito masculino**, es decir la planta que produce gametos, reducida a solamente dos células.

Gametofito masculino de Angiospermas



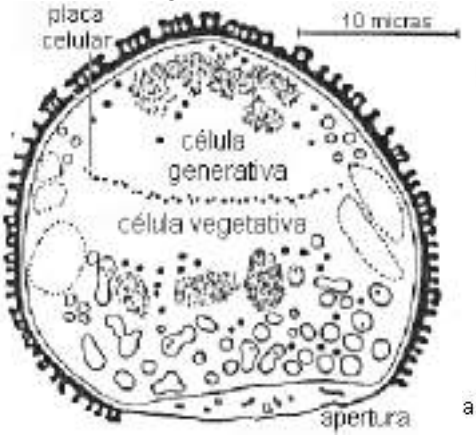
El citoesqueleto de los gametos masculinos no está formado por microfilamentos sino por microtúbulos dispuestos en una estructura en forma de canasta, conectados entre sí por medio de proyecciones laterales semejantes a las que se observan en los cilios o flagelos. Esta estructura facilitaría el cambio de forma de los gametos durante su desplazamiento a lo largo del tubo polínico (Tiezzi *et al*. 1988)

22.9. Granos de Polen

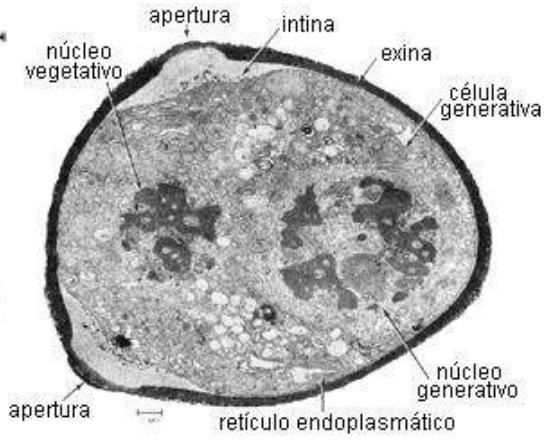
La disciplina que estudia el polen y las esporas se denomina **palinología**.
En el citoplasma de la célula vegetativa del polen hay abundantes orgánulos y reservas: RE (retículo endoplasmático), dictiosomas, plástidos con almidón que se gasta en la formación del tubo polínido, lípidos, proteínas, vitaminas. Los granos de polen de especies que deben formar tubos polínicos muy largos generalmente tienen lípidos como sustancia de reserva; los que son polinizados por animales tienen azúcares o aceites; los que son llevados por el viento tienen frecuentemente almidón.

El citoplasma de la célula generativa y los gametos tiene muchos menos orgánulos.

Haemanthus: formación de la célula generativa



Monotropa uniflora: Grano de polen bicelular



Imágenes de Esau, 1982

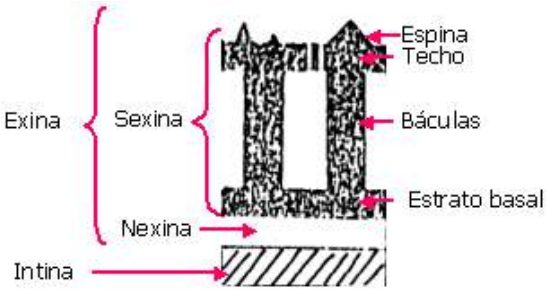
Los granos de polen, una vez liberados de las anteras, están expuestos a una serie de condiciones extremas y a menudo durante largo tiempo. La protección de su contenido está asegurada por la presencia de una pared muy resistente, también llamada esporodermis. Esta pared contiene proteínas y enzimas, responsables de las reacciones de incompatibilidad que ocurren entre el polen y el estigma. De afuera hacia dentro se pueden distinguir la exina y la intina.

La **intina** envuelve al protoplasma, es delicada, poco resistente, constituida de celulosa y pectina, es más gruesa generalmente a la altura de las aperturas.

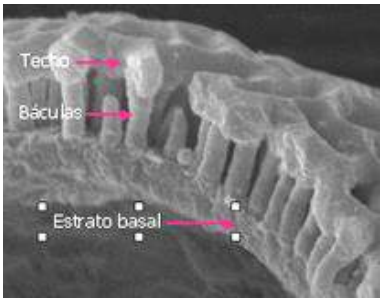
La **exina** está constituida por esporopolenina, sustancia químicamente muy resistente y solo degradable por oxidación. Es un polímero de carotenos y sus ésteres, y se conserva muy bien en fósiles. Estudios realizados en *Liriodendron* indican que los precursores de la esporopolenina son sintetizados en el RE de las microsporas y de las células del tapete. (Gavarayeba, 1996).

La exina muestra un mayor grado de diferenciación estructural en Angiospermas. En las especies más primitivas puede ser amorfa. En las demás se pueden distinguir 2 partes: la nexina, interna, homogénea, y la sexina externa, que es la porción esculturada. Consta de bastones o báculas que pueden unirse entre sí por los extremos formando el tectum. En *Heliconia* y otras monocotiledóneas la exina está muy reducida y la intina tiene en cambio gran desarrollo (Fahn, 1982).

Estructura de la esporodermis

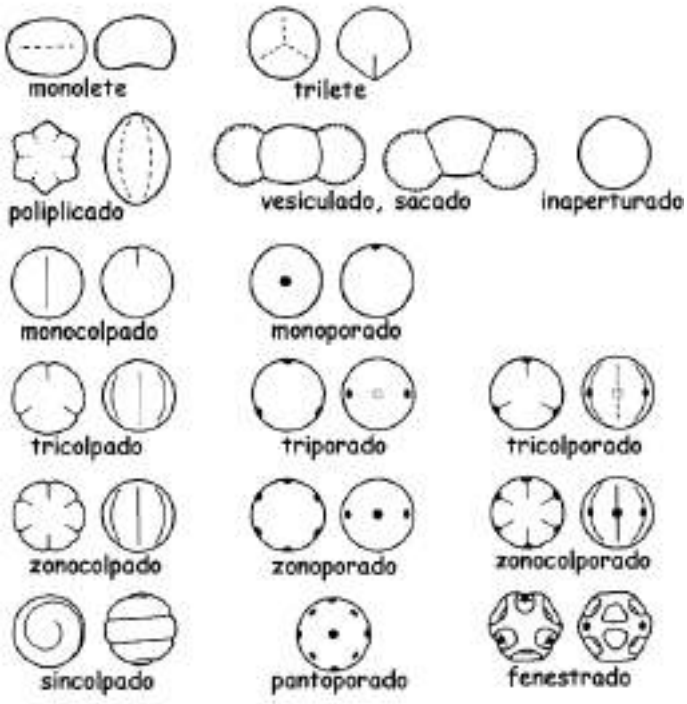


Polen de *Turnera fernandezii*



En la exina hay aperturas a través de las cuales germina el tubo polínico. El polen que no tiene aperturas es inaperturado; el que las tiene es aperturado. Hay un sistema artificial, llamado NPC para clasificar y ordenar los granos de polen teniendo en cuenta el **número, posición y clase** de aperturas, caracteres que con frecuencia poseen valor taxonómico. Por ejemplo todas las especies de la familia Turneraceae presentan el mismo NPC = 345, lo que significa que todos los granos de polen poseen 3 colporos de posición ecuatorial.

Tipos de granos de polen según el tipo y posición de las aperturas



Imágenes de Faegri & Iversen, 1964

Las aperturas tienen distinto nombre según los grupos de plantas y según su posición y forma:

- **Pteridofitas.** Las esporas presentan una apertura proximal. Según su forma, las esporas se denominan monoletes o triletes.
- **Gimnospermas***.* Los granos de polen presentan una apertura distal. Los granos de *Pinus* y otras coníferas, son vesiculados o sacados, los de *Ephedra* son poliplicados.
- **Eudicotiledóneas***.* Los granos de polen presentan 3 o + aperturas situadas en el ecuador, o en toda la superficie. Las aberturas según su forma se designan como: colpo, poro, colporo.
- **Monocotiledóneas.** Los granos de polen presentan una apertura distal, que según su forma se designa como poro o sulco.

Turnera (Eudicotiledónea): granos tricolporados

Amaranthaceae (Eudicotiledónea): grano pantoporado

Oryza, arroz (Monocotiledónea)): grano monoporado

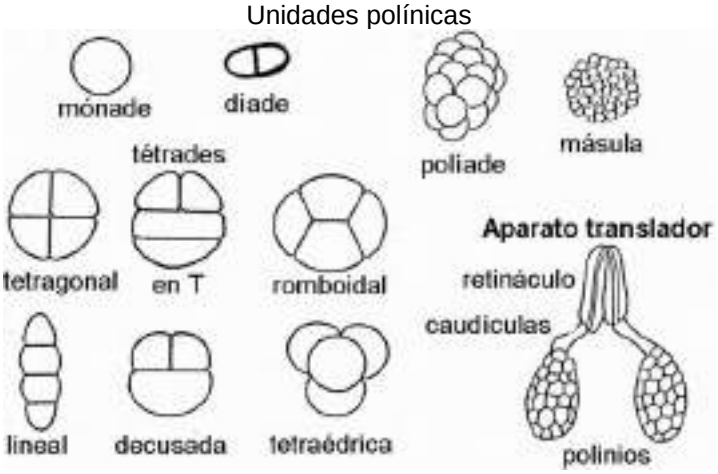


Unidades polínicas

Son las distintas formas en que se libera el polen. Los granos solitarios se llaman mónades; si están unidos de a 2: díades; de a 4: tétrades; (Ericaceae*;* algunas especies de *Ludwigia*); más de 4, hasta 32: políades (Leguminosas, Anonáceas); si el número de elementos no es discernible, másulas (Orchidaceae*);* por último los polinios son una masa de polen de 1 o más lóculos de la antera constituyendo una unidad (Asclepiadaceae, Orchidaceae).
A veces los polinios están acompañados por estructuras producidas por el androceo o el gineceo, que constituyen el **aparato translador**. En las **Asclepiadaceae** dos polinios están unidos

mediante las caudículas a una pieza llamada retináculo, que presenta un surco longitudinal; el insecto polinizador engancha el retináculo y desprende y transporta los dos polinios. En las **Orchidaceae**, dos o cuatro polinios pueden unirse entre sí formando un polinario; el retináculo es un cuerpo pegajoso llamado viscidio, que se adhiere al insecto polinizador.

Unidades polínicas



Glosario

Aceites esenciales: Los aceites esenciales, o, simplemente, esencias son mezclas líquidas, volátiles (a diferencia de los aceites grasos, no dejan manchas sobre el papel), de propiedades aromáticas, secretados por las plantas. Se encuentran casi exclusivamente en las angiospermas y en especial en algunas familias: Rosáceas, Labiadas, Umbelíferas, Lauráceas. etc.

Amorfa: Que no tiene forma determinada.

Antípodas: Cada una de las tres células que en el saco embrionario de las angiospermas se hallan en el extremo opuesto al que ocupan las sinérgidas y ovocélula.

Aparato ovular: Conjunto del óvulo y las dos sinérgidas, que se hallan en la parte superior del saco embrionario, del lado del micrópilo.

Aparato ovular: Conjunto de la ovocélula y las dos sinérgidas, que se hallan en la parte superior del saco embrionario, del lado del micrópilo.

Aperturado: Con aberturas.

Aperturas: Cada una de las aberturas que presenta el grano de polen para permitir la salida del tubo polínico.

Báculas: Porciones de la pared externa de las esporas o granos de polen, con forma de bastón.

Bicelular: Formado por dos células.

Calosa: Polisacárido formado por moléculas de glucosa, diferente a la celulosa y a la pectina, que bordea las comunicaciones intercelulares de los elementos cribosos del floema. También impregna temporalmente algunas paredes celulares de otros tejidos.

Célula del canal del vientre: En el arquegonio, la célula que se halla sobre la oósfera, entre ésta y la célula inferior del canal del cuello.

Célula del tubo polínico: Célula vegetativa del grano de polen.

Célula madre de las megásporas: Célula que posee un núcleo diploide que, por meiosis, da cuatro núcleos haploides.

Célula vegetativa: En los granos de polen, la célula que ocupa gran parte del mismo, destinada a formar el tubo polínico

Cemento polínico: material pegajoso existente en la superficie de los granos de polen de especies con polinización zoófila.

Cenocito: Masa protoplasmática multinucleada formada como consecuencia de divisiones nucleares no seguidas de citocinesis.

Citocinesis: En la mitosis y en la meiosis, división del citoplasma celular para formar las células hijas.

Colpo: En palinología, abertura alargada, fusiforme.

Colporo: Apertura compuesta consistiendo de un colpo (externo) y un poro (interno). El término mas usado es la forma adjetivada **colporado-da.**

Cómpito: Lugar del pistilo de los gineceos sincárpicos donde los canales estilares se comunican entre sí, permitiendo que los tubos polínicos puedan cambiar su dirección de crecimiento, de un carpelo a otro.

Díades: Unidades polínicas formadas por dos micrósporas.

Endexina: En los granos de polen, estrato interno de la exina más o menos diferenciado.

Endosperma primario: Tejido reservante de las semillas de gimnospermas, es el prótalo cargado de sustancias de reserva, formado a partir de divisiones mitóticas de la macróspora.

Esporangio: Dícese de cualquier estructura que contenga esporas.

Esporodermis: Pared que rodea y protege la espora.

Esporopolenina: Compuesto químico complejo que forma la esporodermis.

Exina: Pared externa del grano de polen, gruesa y a menudo con grabaduras o relieves de formas muy diversas, tales como surcos, alvéolos, verrugas, acículas, etc.

Fecundación: Unión de dos gametos haploides para constituir la cigota o célula huevo diploide. Es uno de los procesos esenciales del ciclo vital de la planta.

Gameto: Célula sexual madura, capaz de unirse a la del sexo contrario para formar la cigota.

Gametófito: Conjunto de células haploides, la generación que termina produciendo células reproductoras sexuales, las gametas.

Hilum: Apertura o zona clara irregular, vagamente delimitada a circular en esporas.

Hipanto: Estructura tubular o en forma de copa que rodea los ovarios ínferos o semiínferos. Puede estar constituido por el receptáculo ahondado, o por la adnación de cáliz, corola y androceo (hipanto apendicular).

Inaperturado: Dícese del grano de polen que carece de aberturas.

Intina: Dícese de la pared interna del grano de polen, muy delgada, hialina, incolora y de naturaleza celulósica o péctica.

Másula: Unidad polínica constituida por numerosos granos de polen.

Megasporangio: Estructura donde se forman las megásporas, representada por la nucela de los óvulos en las espermatófitas.

Megasporocito: Célula madre de las megásporas.

Meiosis: División celular que consta de dos divisiones nucleares sucesivas en las cuales el número de cromosomas se reduce a la mitad, produciéndose además la recombinación y segregación de genes. Como consecuencia de la meiosis se pueden formar gametos o esporas.

Microsporangio: Estructura donde se forman las micrósporas, representada por los sacos polínicos de las anteras en las espermatófitas.

Mónades: Unidad polínica constituida por una espora o grano de polen.

Nexina: Porción interna, no esculturada, de la pared de las esporas o granos de polen.

Nucela: Parte interna del óvulo, rodeada por el o los tegumentos, desprovista de hacecillos conductores, en la cual se desarrolla el saco embrionario o gametófito femenino.

Oósfera: Gameto femenino, célula sexual femenina.

Ovocélula: Sinónimo de oósfera, célula sexual femenina.

Óvulos: Rudimentos seminales de Gimnospermas y Angiospermas.

Periplasmodio: Masa protoplasmática formada por la fusión de las células del tapete plasmodial invasor.

Políadas: Conjunto de 8-16-32 granos de polen procedentes de varias células madres, que se liberan unidos entre sí.

Polinio: Masa que comprende la totalidad de los granos de polen de un saco polínico o de una teca.

Poro: Abertura de la exina o parte adelgazada de la misma por donde brota el tubo polínico.

Primexina: Pared primordial de la espora o grano de polen.

Protalo: Gametófito formado a partir de la espora, de tipo taloide, sin tallos ni hojas diferenciados.

Pseudosincárpico: Aplícase a los pistilos sincárpicos sin cómpito.

Saco embrionario: Conjunto de siete células y ocho núcleos que constituye una de las generaciones del ciclo vital de las angiospermas (gametofito femenino).

Saco polínico: En los antófitos, recipiente en el que se contienen los granos de polen.

Sexina: Porción externa, esculturada, de la exina de los granos de polen y esporas.

Sincrónica: Que ocurre al mismo tiempo.

Sinérgidas: Cada una de las dos células laterales que acompañan a la ovocélula en el aparato ovular del saco embrionario

Singamia: Fecundación, proceso por el cual dos gametos haploides se fusionan para formar un cigoto diploide.

Surco: En general, cavidad superficial angosta y prolongada.

Tectum: Porción continua de la exina de ciertos granos de polen, formada por encima de las báculas.

Tejido transmisor: Tejido propio del estilo, a través del cual crecen los tubos polínicos, entre el estigma y el ovario.

Tétrade: Conjunto constituido por las cuatro células resultantes de la meiosis de la célula madre de las esporas.

Tricelular: Formado por tres células.

Trifina: Material depositado sobre la superficie del grano de polen por ruptura del tapete. Se diferencia del polenkit en que contiene componentes membranosos derivados de las organelas.

Tubo floral: Estructura tubular que rodea el pistilo en flores períginas y epíginas, puede estar constituido por el receptáculo y/o por la adnación de los otros verticilos florales.

Tubo polínico: En los antófitos, tubo que se forma a expensas de la célula vegetativa del grano de polen cuando éste germina en la cámara polínica del óvulo de las gimnospermas o en el estigma de las angiospermas.

Bibliografía

Esau K. 1982. Anatomía de las plantas con semilla. 2a. ed. Hemisferior Sur. Bs.As.

Faegri K. & Iversen J. 1964. Textbook of pollen analysis. Hafner Pub. New York.

Fahn A. 1990. Plant Anatomy. 4a. ed. Pergamon Press.

Foster A.S. & Gifford E.M. 1959. Comparative Morphology of Vacular Plants. 2a. ed. Freeman, San Francisco.

Gavarayeba N. 1996. Sporoderm development in Liriodendron chinense (Magnoliaceae): a probable role of the endoplasmic reticulum. Nordic J.Bot. 16:307-323.

Gonzalez A.M. 1993. Anatomía y vascularización floral de Piriqueta racemosa, Turnera hassleriana y Turnera joelii (Turneraceae). Bonplandia 7: 143-184.

Gonzalez A.M. 2000. Tesis doctoral: Estudios Anatómicos en los géneros *Piriqueta y Turnera (Turneraceae)*. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina

Heslop Harrison J. & Shivanna K.R. 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. Ann.Bot. 41: 1233-1258.

Lindorf H., de Parisca L. & Rodriguez P. 1991. Botánica. 2a.ed. Univ.Centr.Venezuela. Caracas.

Polowick P.L. & Sawhney V.K. 1986. A scanning electron microscopic study on the initiation and development of floral organs of Brassica napus (cv. Westar). Amer.J.Bot. 73*:* 254-263.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2003. Biology of Plants. 6a. ed. Freeman/Worth.

Strasburger, Tratado de Botánica. 2004. 9a. ed. castellana. Ed.Omega, Barcelona.

Tahktajan A. 1991. Evolutionary trends in flowering plants. Columbia University Press. New York.

Tiezzi et al. 1988

Tiwari S.C. & Gunning B.E.S. 1986. Development of tapetum and microspores in *Canna* L.: an example of an invasive but non-synccytial tapetum. Ann.Bot.57:557-563.

Tiwari S.C. & Gunning B.E.S. 1986. Cytoskeleton, cell surface and the development of invasive plasmodial tapetum in *Tradescantia virginiana* L. Protoplasma 133:89-99.

Tucker S.C. 1993. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae - Papilionoideae). 1. *Myroxylon* and *Castanospermum*. Amer.J.Bot. 80: 65-75.

Williams E.G., SageT.L., Thien L.B. 1993. Functional syncarpy by Intercarpellary Growth of Pollen Tubes in a Primitive Apocarpous Angiosperm, *Illicium floridanum* (Illiciaceae). Amer.J.Bot. 80: 137-142

Tema 22: Reproducción Asexual o Multiplicación vegetativa

La multiplicación o propagación vegetativa es la producción de una planta a partir de una célula, un tejido, un órgano o parte de una planta madre.

Distintas partes del cuerpo de una planta, bajo determinadas condiciones de crecimiento (luz, temperatura, humedad, nutrientes, sanidad, etc.) pueden dar origen a un individuo completo. Esto se debe a que muchas células de los tejidos diferenciados (maduros) de la planta, conservan la TOTIPOTENCIALIDAD, con esta característica una célula ya adulta puede desdiferenciarse (retomar la actividad meristemática) y multiplicarse dando origen a los órganos vegetativos (raíz, tallo y hojas).

Reproducción sexual (*para recordar este concepto antes de empezar*):
En una célula del óvulo (célula madre de la megáspora) se produce la meiosis que concluye con la formación de cuatro megásporas haploides. En la mayoría de las angiospermas sólo una de las megásporas es funcional (las demás degeneran) y se divide por mitosis para formar un saco embrionario octonucleado integrado por una ovocélula, dos sinérgidas, dos núcleos polares y tres antípodas. La ovocélula se fecunda con una gameta masculina dando el cigoto que originará el embrión diploide y la segunda gameta masculina fecundará la célula del medio dando origen a una célula triploide que se dividirá mitóticamente para originar el endosperma.



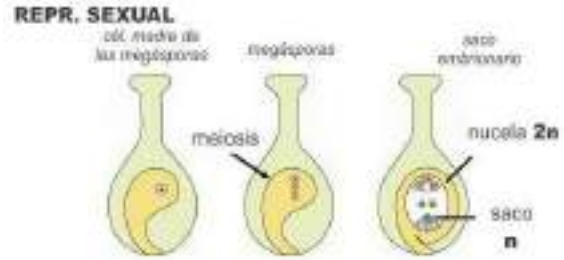


Imagen modificada de Hartmann and Kester's Plant Propagation, Principles and Practices 8th ed.

Comparando los procesos:

Reproducción sexual	Multiplicación vegetativa
▪ La descendencia o progenie no es idéntica a los padres, ya que la meiosis (que formó las gametas) y la fecundación (que originó el cigoto y embrión) recombinaron la información genética de las plantas progenitoras. ▪ Origina descendencia con caracteres variables (por ejemplo diferentes alturas o productividad). ▪ Favorece la variabilidad genética y el avance evolutivo de la especie.	▪ Se obtienen plantas idénticas al progenitor, y entre ellas (clones) ya que no hay recombinación de caracteres. ▪ Se mantienen y propagan características deseables, ej.: alta productividad, mayor calidad, tolerancia a insectos, resistencia a enfermedades, tolerancia a estrés hídrico, etc. Al ser individuos clonados (idénticos) su uniformidad es una ventaja en el manejo de un cultivo. ▪ La misma uniformidad de la descendencia es una desventaja si cambian las condiciones, ya que todos los individuos pueden ser susceptibles a nueva plaga o a cambio de condiciones climáticas.

Multiplicación vegetativa

Cuestión de terminología: hay varios términos que son usados casi indistintamente para nombrar a la **multiplicación vegetativa**. Por ejemplo: Clonación // o // Reproducción asexual // o // Reproducción clonal // o // Regeneración vegetativa.
La propagación vegetativa se conoce desde el inicio de la Agricultura con la domesticación de muchas especies de plantas que se cultivan hasta nuestros días. Existe una gran variedad de métodos, desde los procedimientos más sencillos (ej. estacas) hasta los tecnológicamente más complejos (ej. cultivo *in-vitro* de tejidos) según los requerimientos de cada caso.

Ventajas de la reproducción vegetativa

La propagación vegetativa ha adquirido gran importancia, comprende un variado conjunto de técnicas que permiten multiplicación de numerosas especies de interés agronómico. Algunos de sus objetivos son:

- Valorar genéticamente material vegetal, incluyendo estudios de interacción genotipo ambiente.
- Preservar genotipos y complejos genéticos en bancos clonales.
- Acortar los ciclos reproductivos para acelerar los procesos de cruzamiento y prueba.
- Conservar genotipos superiores que determinan características genéticas favorables (resistencia a plagas y/o enfermedades, crecimiento, tolerancia a condiciones extremas de humedad).

Tipos de Multiplicación vegetativa

Los métodos de propagación pueden ser clasificados como **naturales**, según si se trata de estructuras propias de las plantas que le permiten reproducirse asexualmente (bulbos, tubérculos, rizomas, estolones, hijuelos, apomixis) o **artificiales** si son producidas por el hombre (estaca, esqueje, injerto, acodo y cultivo in vitro).

Bulbos:

Son órganos subterráneos de almacenamiento de nutrientes. Morfológicamente es una adaptación de las hojas al almacenamiento de sustancias de reserva (engrosamiento de la vaina con transformación en catáfilas), con modificaciones en el tallo (platillo o disco) y raíces adventicias (*ver detalle en el tema adaptaciones).*
Pueden tener yemas laterales, las que durante el período de crecimiento dan origen a nuevos bulbos, denominados ***bulbillos***.
Los bulbos se clasifican en **tunicados**, en los que sus bases están rodeadas por capas superpuestas cuando el bulbo está totalmente rodeado por las bases persistentes de las hojas (ej. cebolla, ajo, tulipán, narciso) y **escamosos**, en los que dichas bases están imbricadas, son más carnosas y no tienen túnica de protección (ej. lirio, azucena). Ambas clases producen bulbillos que sirven para reproducir las plantas, una vez que han alcanzado el tamaño suficiente.

AJO*, Allium sativum*: El cultivo se establece vía asexual por medio de la plantación de los bulbos del ajo o “dientes” directamente en la tierra con el borde agudo hacia arriba. Recuerde la estructura de un diente: el extremo inferior, más ensanchado, contiene al tallo (braquiblasto, disco o platillo) que desarrollará en su base las raíces adventicias y en la parte superior lleva la yema apical, rodeada por las bases foliares de dos hojas concéntricas. La externa es delgada y de protección y la interna es reservante. Las sustancias allí almacenadas servirán de alimento para que la nueva planta crezca hasta que desarrolle las primeras hojas verdes que le permitan fotosintetizar.



Corte transversal de una cabeza de ajo con dientes. http://www.espores.org



Cultivo de los dientes



Cabeza de ajo brotada

CEBOLLÍN, *Nothoscordum inodorum* y otras especies del género son malezas de la familia de las Liliáceas, también conocidas como ajo macho, lágrima de la Virgen, cebolla del diablo. Son malezas de huertos, viveros, chacras, jardines y cultivos del NE de Argentina. Se propagan por semillas y por bulbillos (comúnmente diseminados por los instrumentos de labranza).
Hierba bulbífera, presenta un bulbo de hasta 2 cm de diámetro con numerosos bulbillos circundantes. Habita en suelos húmedos, arenosos, arenoso-humíferos y son muy difíciles de erradicar.



Detalle de los bulbillos del cebollín, http://calphotos.berkeley.edu/



http://tropical.theferns.info/image.php?id=Nothoscordum+gracile

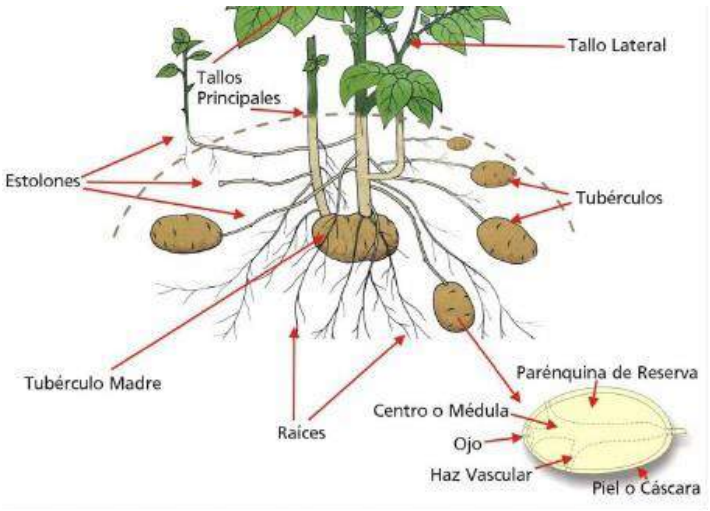
Tubérculos caulinares:

Son tallos modificados y engrosados donde se acumulan sustancias de reserva, comúnmente almidón. *Lea la estructura del tubérculo en el tema adaptaciones.* La reproducción de este tipo de plantas se realiza utilizando en la plantación el mismo tubérculo, que posee yemas en la superficie capaces de rebrotar y originar nuevos ramas y raíces adventicias.

PAPA, *Solanum tuberosum* spp. *tuberosum*,

La planta de papa, puede reproducirse por semillas (vía sexual) y también por tubérculos o “papa semilla” (vía asexual). En Argentina para establecer el cultivo, para la producción de papa consumo, se utilizan “papa semillas”.
Estas pueden ser

- “papa semillas enteras", denominadas vulgarmente “semillones” que son papas pequeñas (entre 30 - 90 g) o del tamaño de un huevo,
- "papa semilla cortada". Esta práctica no es recomendable efectuarla debido al riesgo de cortar yemas, que provoca menor número de plantas por unidad de superficie y riesgo de propagar enfermedades, deshidratación e infección.



https://redepapa.org





Semillón o "papa semilla entera". http://es.123rf.com/





Papa “semilla” cortada. http://es.123rf.com

Rizomas:

Son tallos subterráneos con varias yemas que crecen de forma horizontal emitiendo raíces y brotes herbáceos de sus nudos. Carecen de hojas pero tienen catáfilas a veces en forma de escamas membranosas (*ver detalle en el tema adaptaciones*). Los rizomas tienen un crecimiento indefinido. Pueden cubrir grandes extensiones de terreno debido a que cada año producen nuevos brotes a medida que las primeras ramas van muriendo. Para cultivar la planta, los rizomas se pueden dividir en trozos que contengan por lo menos una yema y plantarlos. Las plantas con rizomas son perennes, pierden sus partes aéreas en climas fríos, conservando tan solo el órgano subterráneo que almacena las sustancias de reserva para la temporada siguiente.

CULTIVOS: el jenjibre, *Zingiber officinalis*, es una monocotiledónea de origen asiático que se cultiva en los trópicos casi exclusivamente por vía asexual ya que muy raramente produce semillas. Los rizomas monopodiales pueden medir hasta 50 cm y frecuentemente son chatos y divididos como los dedos de una mano. El parénquima reservante es rico en almidón y oleorresinas que le dan el sabor picante. Contienen además cantidades apreciables de hierro, fósforo y ácido ascórbico.



Zingiber officinale, jengibre



Jengibre formando vástagos aéreos

MALEZAS: este es uno de los principales mecanismos de propagación de las plantas invasoras. El principal ejemplo es el *Sorghum halepense* o sorgo de alepo, que fue declarada Plaga de la Agricultura Nacional en 1930 por su capacidad de multiplicarse a partir de sus rizomas. Deben extremarse las medidas preventivas empleando, para la siembra de cualquier cultivo, semilla fiscalizada libre de semillas de esta maleza y extremando la limpieza de la maquinaria agrícola para controlar la dispersión de los rizomas.
Cuando la invasión se presenta en forma de "manchones" se evitará pasar la rastra de dientes que fracciona los rizomas y los difunde en mayor extensión… (Marzocca, 1993), recuerde que cada fragmento de rizoma que contenga al menos una yema será capaz de originar una nueva planta.




Sorgo de alepo: detalle de sus rizomas

Estolones:

Son brotes o ramas laterales más o menos delgados que nacen de la base del tallo, que crecen horizontalmente con respecto al nivel del suelo o subterráneo. Tienen entrenudos largos que generan raíces adventicias. La separación de estos segmentos enraizados da lugar a plantas hijas.

FRUTILLA, (*Fragaria x ananassa*): este cultivo se establece mediante la plantación de plantines que se obtienen a partir de una planta madre que emite estolones que, una vez enraizados, son separados de la planta original. Los plantines obtenidos por reproducción vegetativa, clonación, son genéticamente idénticos a la planta madre. La frutilla es una planta herbácea con raíces fasciculadas. El tallo es un braquiblasto vulgarmente llamado "corona". Las hojas insertas en él llevan una yema axilar que puede ser reproductiva y originar flores y frutos, o si son vegetativas pueden resolverse en nuevos braquiblastos laterales o en ramas delgadas radicantes: los **estolones**. Usualmente los estolones tienen dos entrenudos muy largos que anteceden a un braquiblasto que será la futura "corona" de la nueva planta. En el extremo del estolón la primera hoja es rudimentaria.



Planta de frutilla con estolón. http://barbieritodoarte.blogspot.com.ar



Plantines de frutilla
http://elhuertodellopez.blogspot.com.ar

Hijuelos:

Son un tipo característico de brote lateral o rama que se desarrolla sobre la base del tallo principal de ciertas plantas. Este término se aplica generalmente al tallo engrosado, acortado y con aspecto de roseta. El término hijuelo o macollo, como algunas veces se lo denomina, se aplica al cultivo de plátanos, ananá o piña, palma datilera, entre otros. La formación de hijuelos o macollos es muy importante en cultivos de Monocotiledóneas tales como los cereales de grano y forraje: trigo, cebada, centeno y avena.

ANANÁ, (*Ananas comosus*) el eje sigue creciendo para dar origen a una nueva planta, este proceso se conoce como proliferación.

En ananá la multiplicación vía agámica es la más frecuente y si bien todos los tipos de hijuelos que presenta esta especie son potencialmente capaces de generar una planta, los que se eligen y mayormente se utilizan para iniciar una plantación comercial, son aquellos provenientes de la base del tallo.



Detalle de la planta con infrutescencia e hijuelo en la base © P.Alayón



Hijuelos para multiplicación. © P.Alayón



Hijuelos en macetas. © P.Alayón

BANANO, *(Musa × paradisiaca):* las plantaciones comerciales se pueden iniciar de hijuelos o de trozos de cormo que tengan yemas. En el caso de utilizar hijuelos es necesario diferenciar aquellos denominados “haraganes” o “de agua” de aquellos llamados “espadines”. La forma de los primeros es cilíndrica mientas que los segundos son cónicos. Los más convenientes son los “espadines” ya que entran primero en producción en comparación con los “haraganes”.

Banano



Hijuelos "haraganes". © P.Alayón



Hijuelos “espadines”. © P.Alayón

Estacas o esquejes (Fitómeros):

La propagación por estacas es una técnica de multiplicación vegetal en la que se utilizan trozos de tallos, los que colocados en condiciones ambientales adecuadas son capaces de generar nuevas plantas idénticas a la planta madre. Estas porciones son fitómeros: es la menor porción formada por un nudo con la yema y una porción de los entrenudos superior e inferior que permite la multiplicación. Plantadas bajo condiciones ambientales favorables se induce a formar raíces, y luego desarrolla el vástago produciendo así una nueva planta independiente. A menudo se usa esqueje para referirse a ramas jóvenes o de menor consistencia y estaca para tallos lignificados. La capacidad de una estaca para formar un sistema radical o caulinar adventicio depende de factores endógenos, es decir propios del material, y de factores exógenos (ambiente).
Este es el método más importante para propagar arbustos ornamentales y varios cultivos arbustivos y leñosos. Un ejemplo de propagación de estacas leñosas de uno o dos años son las higueras (*Ficus carica*), el kiri (*Paulownia tomentosa*) o de estacas semileñosas son los olivos (*Olea europea*) y la vid (*Vitis sp*.).



Estacas de higo ya multiplicadas © P.Alayón



Estacas de Kiri © C.Luna



Estacas de Olivo enraizadas y con hojas© J.Caballero

En el caso del té (*Camellia sinensis*) y la yerba (*Ilex paraguariensis*), la plantación puede tener dos orígenes: semilla botánica o material vegetativo para obtener clones, denominado estaqueo. En nuestro país las plantaciones más antiguas de té se establecieron mediante plantines de semilla de fenotipos chinos, assámicos o sus correspondientes híbridos, por lo cual existe una gran variabilidad genética en los cultivos.

En ambos cultivos hace algunos años se están comenzando a utilizar plantaciones clonales de rendimiento superior. La implantación de clones selectos permite que los cultivos presenten mayor homogeneidad, rendimiento y calidad. La propagación vegetativa del té se realiza por medio de la plantación de estacas semileñosas uninodales (5 a 8 cm de longitud y 5 a 7 mm de diámetro) con una hoja y que sean de la brotación del año para que posea características de juvenilidad y así facilitar su enraizamiento adventicio.

En la yerba la estaca es multinodal, la hoja se corta media lámina para evitar el exceso de transpiración, sin la hoja presente no se produce el enraizamiento.

Una forma de distinguir un plantín clonal (de estaca) de otro de semilla (sexual), es la presencia de un sistema radical sin raíz pivotante en el primer caso (tienen "forma de estrella").

Propagación comercial en invernadero de leñosas



Estaca de *Eucalyptus grandis* mostrando el sistema radical típico de un plantín clonal



Estacas de yerba (*Ilex paraguariensis*): se deja media lámina de una hoja. © C.Luna



Estacas semileñosas de té (*Camellia sinensis*. © R.Medina

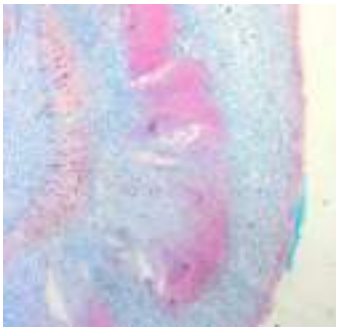
Al colocar un fitómero a enraizar recuerden que se está colocando un tallo, a veces con crecimiento secundario. Para enraizar se necesitan células totipotenciales -con núcleo- que se desdiferencien y puedan regenerar un meristema apical radical que forme una raíz completa.

En las dos fotos de cortes histológicos se ve la ONTOGENIA de la formación de raíces adventicias de la yerba: son cortes transversales de una estaca de yerba durante este proceso. En la 1º foto se observa el xilema y el floema secundario, y a partir de células del parénquima floemático se

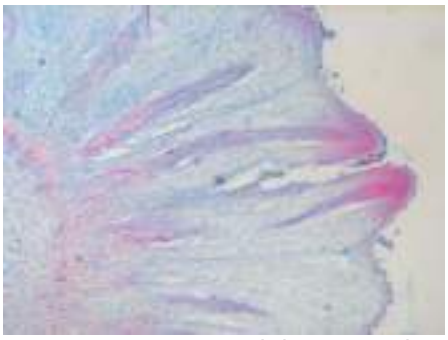
forma una zona meristemática precursora de las raíces. En la 2º foto ya se aprecian dos primordios radiculares que debieron atravesar el córtex y están emergiendo de la estaca.



Estacas multinodales de Yerba (*Ilex paraguariensis*) mostrando raíces adventicias. © J.Tarragó



1º: Corte transversal de estaca de yerba en inicio de diferenciación © J.Tarragó.



2º: Corte transversal de estaca de yerba con dos raíces emergiendo del córtex. © J.Tarragó

PINO: (y coníferas en general) se considera semilla forestal al "***cutting***" que es la porción terminal de un macroblasto, incluyendo la yema apical (cutting es la denominación usada en este cultivo en Argentina). Las plantas madre (clones selectos) dadores de cuttings se pueden mantener a campo o en viveros. La cosecha se realiza manualmente o mecanizada.

Propagación comercial en invernadero de leñosas



Plantas madre o setos clonales © C.Luna



Detalle del cutting para enraizar



Pino: Estacas enraizando y a los 4 meses. © C.Luna

MANDIOCA *(Manihot esculenta)*

Los tallos de la mandioca son particularmente importantes pues se utilizan para la multiplicación vegetativa o asexual de la especie. Porciones lignificadas del tallo, llamadas estacas, sirven como material de plantación para la producción comercial del cultivo. Para garantizar el éxito de la plantación se recomienda que las estacas se obtengan de ramas maduras, aquellas cuya proporción de leño sea igual o superior a la de la médula interna. En el leño se almacenan las sustancias de reserva que sustentarán inicialmente la brotación de las yemas laterales y el enraizamiento adventicio.

Mandioca



Estaca con raíces adventicias © A.Burgos



Cultivo © A.Burgos



Estaca con vástago joven © A.Burgos



Estaca con vástago y nuevos tubérculos

Este proceso puede realizarse también por **cultivo in vitro de tejidos** (ver más adelante...):

Mandioca: Cultivo *in vitro*



Tuberización in vitro. © R.Medina

CAÑA DE AZUCAR (*Saccharum officinarum*)

La caña de azúcar se propaga asexualmente mediante la brotación de las yemas axilares del tallo denominado en su conjunto “caña semilla” (trozo de caña con al menos una yema, conocido como **fitómero**). A partir de cada yema, se origina un brote guía o tallo primario, de las yemas axilares de estos se forman tallos secundarios y de estos a su vez, los tallos terciarios; conformando en su conjunto una **cepa o macollo**.

El enraizamiento inicial se produce a partir de la emergencia de las raíces preformadas en la banda radical del fitómero, estas se reemplazan luego por las raíces que se diferencian a partir del tallo primario.



Cultivo de caña de azúcar



Fitómero / estaca con yema © R.Medina

Acodo:

Es un método de propagación en el cual se provoca la formación de raíces adventicias a un tallo que está todavía unido a la planta madre. Luego, el tallo enraizado, acodado, se separa para convertirlo en una nueva planta que crece sobre sus propias raíces. La rama acodada sigue recibiendo agua y minerales debido a que no se corta el tallo y el xilema permanece intacto. La formación de raíces en los acodos depende de la provisión continua de humedad, buena aireación y temperaturas moderadas en la zona de enraizamiento.

Se utiliza en ornamentales y en cultivos como la vid, donde se denomina Mugrón, es un sarmiento o rama larga que, sin cortarlo de la cepa, se entierra parcialmente en el lugar próximo a la misma en el que hay una falta, doblándolo de manera que quede la punta con un par de yemas al aire, con el fin de que arraigue y dé origen a una nueva cepa. Una vez que ya tiene raíces el sarmiento enterrado, se puede "destetar" o cortar.



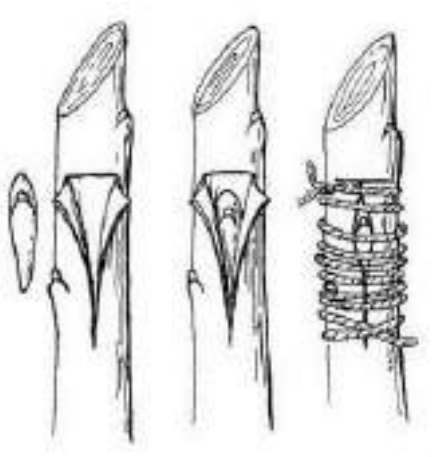
Vid (*Vitis sp*.) ©http://blogs.larioja.com/

Propagación por injertos:

Son segmentos de plantas se adhieren a otra receptiva más resistente o de mejores características (ej. cítricos, frutales de pepita, cacao). El injerto es un método de multiplicación que consiste en unir porciones de plantas de manera que formen un solo individuo. En un árbol injertado se distinguen por tanto una parte situada por debajo del punto de injerto, denominada hipobionte, portainjerto o patrón, provista generalmente de raíces y una parte superior, llamada epibionte, injerto o púa, destinada a formar la copa.

Formación de la unión del injerto, la secuencia de los pasos en la cicatrización es la siguiente:
1. El tejido recién cortado de la púa, capaz de actividad meristemática, es puesto en contacto íntimo y fijo con el tejido del patrón también recién cortado en condiciones similares, de tal modo que las regiones cambiales de ambas partes estén en contacto estrecho. Las condiciones de temperatura y humedad deben ser tales que estimulen la actividad de las células recién expuestas y de aquellas que las circundan.
2. En la región cambial tanto del patrón como del injerto, las capas exteriores de células expuestas producen células de parénquima que pronto se entremezclan y enlazan; al resultado de esa

actividad se llama “tejido del callo”.
3. Algunas de las células del callo recién formado que se encuentran en la misma línea con la capa intacta de cámbium del patrón y del injerto se diferencian hasta formar nuevas células cambiales.
4. Esas nuevas células de cámbium producen tejido vascular nuevo (xilema hacia el interior y floema hacia el exterior) estableciendo así conexión vascular entre patrón e injerto, requisito indispensable para que la unión del injerto tenga éxito.



Fases del injerto
http://articles.extension.org



Injerto de cítricos. Imagen de ©http://aggie-horticulture.tamu.edu/citrus



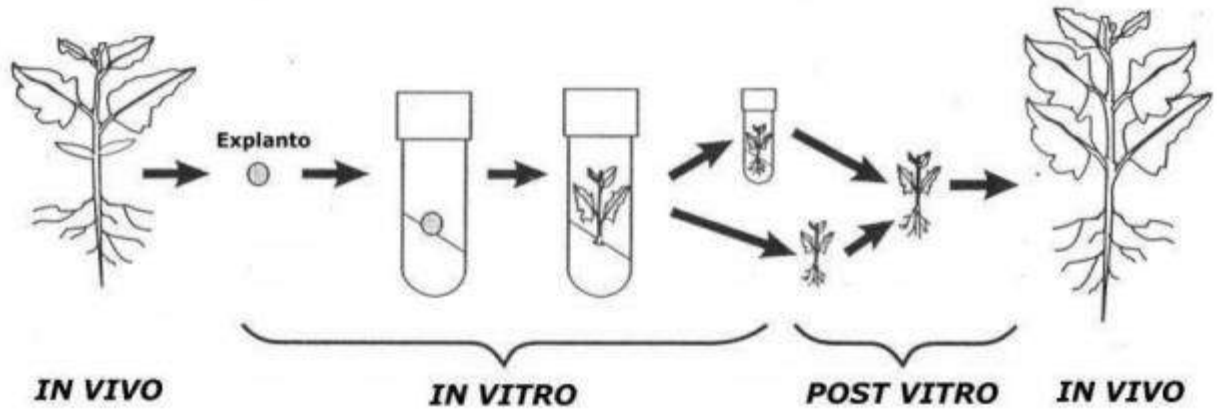
Solanum sisymbriifolium (tutiá) como pie de injerto en tomate.

Las plantas cítricas son propagadas en forma asexual a través de injertos y no a través de semillas, ya se trate de explotaciones comerciales o con otros fines. La variedad de interés es injertada sobre un pie o portainjerto. En consecuencia, la planta estará constituida por dos partes: la copa y el pie. Por lo general, la especie injertada es distinta de la del portainjerto, el cual es seleccionado en función de diversos factores ecológicos como ser suelo, clima y enfermedades. En la zona citrícola del norte argentino las especies usadas como portainjertos son:

Lima de Rangpur (*Citrus limonia*) // Limón rugoso (*Citrus jambhiri*) // Trifolio (*Poncirus trifoliata* // Mandarino Cleopatra (*Citrus reshni*) // Citranges que son híbridos entre *Citrus sinensis* x *Poncirus trifoliata*.

- La injertación en frutales. 2003. INTA. Adaptado por Gabriel Valentini - Luis Arroyo (leer en línea: http://inta.gob.ar/sites/default/files/script-tmp-intasp-valentini-bdt14.pdf)
- Video del INTA sobre injerto en citricos: http://inta.gob.ar/videos/el-injerto-en-plantas-citricas/view.

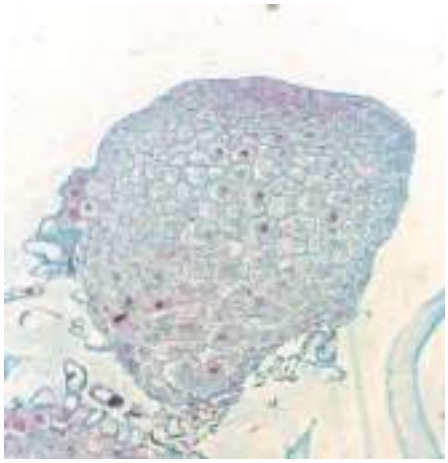
Los injertos pueden transmitir enfermedades como virus, bacterias o micoplasmas, por lo que se avanzó hacia la técnica de MICROINJERTOS *IN VITRO*. El problema fue que no se disponen de plantas sanas, por lo que la solución fue usar los meristemas. Recordando la organización de los meristemas caulinares (ver tema), son zonas en diferenciación, con elevada actividad metabólica y aún no están completamente formados los tejidos vasculares, por estas razones son partes de una planta infectada que están libres del virus y se pueden reproducir *in vitro*.



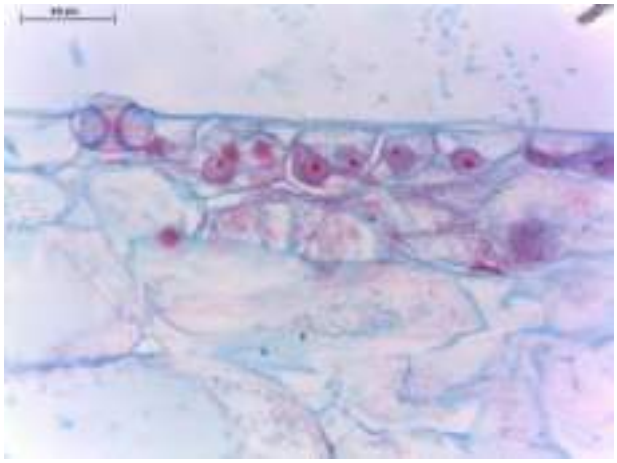
Esquema modificado a partir de Lindsey y Jones, 1989, en Plant Biotechnology in Agriculture

***Micropropagación o Cultivo in-vitro*:**

En esta técnica se utilizan células o pequeñas partes de tejidos u órganos denominados **EXPLANTOS**, los mismos son cultivados en condiciones controladas de laboratorio. La técnica se basa en el hecho de que los tejidos vivos de las plantas conservan la capacidad de dar origen a un organismo completo: **TOTIPOTENCIALIDAD**. Las células que conservan mejor esta potencialidad son las que están menos diferenciadas hacia una función específica, ya sea meristemáticas (ej. meristemas apical de tallo o raíz, cambium) o células adultas que consevan su núcleo (diversos tipos de parénquimas, como el de los segmentos nodales, el parénquima de las hojas, embriones y algunas partes florales). Gracias a la totipotencialidad, en un medio de cultivo prácticamente cualquier célula con núcleo logra (después de un período de desdiferenciación) iniciar el proceso de proliferación casi infinita (a través de divisiones mitóticas), formando un callo que originará nuevas plantas genéticamente iguales.



Callo. © AMG



Detalle donde las células superficiales se están dividiendo para originar un vástago. © AMG

El procedimiento de cultivo de tejidos se inicia con la toma de segmentos de plantas o explantos que se esterilizan y se cultivan en soluciones nutritivas especiales, con frecuencia gelificadas. A estos medios se incorporan combinaciones adecuadas de hormonas de crecimiento para obtener una proliferación celular en el segmento.

Regeneración *in vitro* de *Eucalyptus* sp.



Plántula germinada *in vitro* para fuente de explanto. © G.Ayala



Seccionamiento de la plántula para selección de explantos



Siembra de los explantos en tubos con medio de cultivo. © G.Ayala



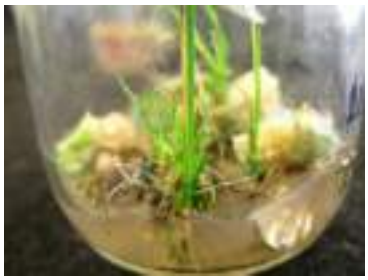
Callo regenerando vástagos © G.Ayala



Vástago ya regenerado © G.Ayala



Tubos con medio de cultivo y cotiledones de algodón usados como explanto para la multiplicación © C.Luna.



Micropropagación de arroz © M.A.Marassi.



Frascos con micropropagación de arroz in vitro por macollos © M.A.Marassi.

La multiplicación del explanto puede originar:

- **Organogénesis**: formación de vástagos, raíces y/o tallos que originen una o varias plantas nuevas completas. Este proceso puede llevarse a cabo en varias etapas, modificando la composición química del medio de cultivo y valiéndose de reguladores de crecimiento.
- **Embriogénesis somática**: formación de embriones somáticos (sin fecundación).

Organogénesis



Regeneración de vástagos de Guatambú *in vitro* © C.Luna



Enraizamiento *in vitro* de Lapacho en medio semisólido © C.Luna



Enraizamiento *in vitro* de Lapacho en bioreactores de inmersión temporal © C.Luna

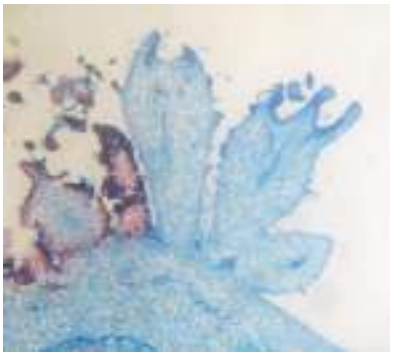


Enraizamiento *in vitro* de *Ilex paraguariensis* en bioreactores de inmersión temporal (note el sistema radical en estrella) © C.Luna

Embriogénesis somática



Callo con embriones de *C. sinensis*
© Anna Ling Pick Kiong



Embriones formados sobre el explanto de
Melia azedarach © S.Vila)



Embriogénesis somatica y regeneración de plantas de *Cedrela fissilis* © S.Vila

La formación de nuevas estructuras puede ser **directa**: a partir de células del explanto, o **indirecta**, formando primero un **callo** o cúmulo de tejido poco diferenciado y amorfo, constituido principalmente por parénquima fundamental.

Regeneración directa



Formación de vástagos de *Grevillea robusta* directamente a partir de estacas © C.Luna

Regeneración indirecta



Formación de vástagos a partir de un callo © M.A.Marassi

Semilla sintética: el resultado del cultivo *in vitro* puede alojarse o incluirse en cápsulas gelificadas y plantarse como "semillas artificiales o sintéticas".

Actualmente el concepto de semilla sintética ha sido ampliado, consistiendo no sólo en la encapsulación de embriones somáticos, sino también de meristemas caulinares, yemas axilares o segmentos nodales, que pueden ser sembrados tanto en condiciones *in vitro* como *ex vitro*



Semilla "artificial o sintética" de mandioca, © Schaller 2016

El procedimiento de cultivo *in vitro* se aplica en una gran variedad de plantas desde hierbas hasta árboles, especies comestibles hasta ornamentales. El cultivo de tejidos y células vegetales tiene otras aplicaciones tales como:

- propagación clonal.
- obtención de líneas de plantas genéticamente muy uniformes.
- almacenamiento o transporte de germoplasma vegetal.
- producción a gran escala de plantas libres de agentes patógenos (ej. bacterias, virus).
- participa de los procesos de transgénesis.

Apomixis o Agamospermia

Es una forma de multiplicación asexual con la formación de semillas con un embrión genéticamente idéntico a la planta materna, que se formó sin las etapas normales de la reproducción sexual

- NO reducen a la mitad el contenido de cromosomas durante la formación de las células reproductivas (gametas).
- NO hay fecundación.
- Se desarrolla un embrión GENÉTICAMENTE IDÉNTICO a la planta madre.

Los embriones se originan a partir de células del óvulo, o sea maternas. Se forma una semilla verdadera y perfecta, que contiene adentro un individuo idéntico a la planta materna. A veces la fecundación es necesaria para formar el endosperma, pero otras veces éste se desarrolla en forma autónoma.
Este modo de reproducción aparece naturalmente en muchas especies de plantas como las frutillas, la manzana, los cítricos, el mango, la mandioca y numerosas gramíneas forrajeras como el pasto horqueta (*Paspalum notatum*) y el pasto llorón (*Eragrostis curvula*).

Existen dos tipos de apomixis:

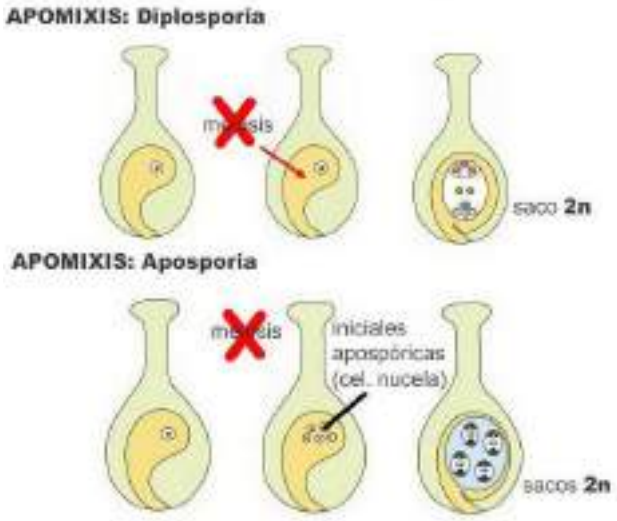
- **Esporofítica o embrionía adventicia:** uno o varios embriones se forman a partir de células no reducidas del óvulo, como ser la nucela o tegumentos. Simultáneamente ocurre meiosis que forma megásporas reducidas y un saco embrionario normal, que por fecundación forma un embrión. La semilla resultante puede tener entonces varios embriones (uno sexual y varios apomícticos genéticamente iguales a la madre).



Imagen modificada de Hartmann and Kester's Plant Propagation, Principles and Practices 8 th ed.

- **Gametofítica**: la meiosis se altera o no ocurre, en consecuencia el saco embrionario tiene sus células con la dotación completa de cromosomas (2n). No hay fecundación y la ovocélula forma directamente el cigoto y luego embrión (por partenogénesis), lo que mantiene las características maternas en su totalidad. La formación de este saco puede tener dos orígenes:

- Diplosporia: la célula madre de la megáspora no sufre meiosis o no la completa, formando un saco embrionario tipo *Polygonum* de células no reducidas (2n). Es común en pastos y Asteraceae.
- Aposporia: células de la nucela forman directamente (por mitosis) uno o varios sacos embrionarios (2n).



Imágenes modificadas de Hartmann and Kester's Plant Propagation, Principles and Practices 8 th ed.

BIBLIOGRAFÍA

- Aitken-Christie, J., T. Kozai & M. Smith. 1995. Glossary. En: Aitken-Christie, J., T. Kozai & M. Smith (Eds.). Automation and Environmental Control in Plant Tissue Culture, ix-xii p. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. The Neetherlands.
- Biotecnología y Mejoramiento Vegetal II. Editores: V. Echenique, C. Rubinstein, E. Hopp y L. Mroginski. http://intainforma.inta.gov.ar/wp-content/uploads/2010/09/bio_WEB.pdf
- Carneiro V.T.C., D.M.A. Dusi, J.P. A. Ortiz. 2006 Apomixis: Occurrence, Applications and Improvements Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology Volume I.
- Caracoche, C., Ing. Agr Morelli, G.UNLP. http://aulavirtual.agro.unlp.edu.ar/file.php/23/CURSADA/TP-S3-Guia_injertos.pdf
- Fogliata, F. 1995. Agronomía de la caña de azúcar. Tecnología. Costos. Producción. Tomo I. Ediciones El Graduado, Tucumán, Argentina. 1451 págs.
- Font Quer, P. 1993. Diccionario de Botánica. Ed. Labor. Barcelona.
- Hartmann, Hudson T. Propagación de plantas: principios y prácticas. México: Compañía Editorial Continental, 1987. 760 p. ISBN: 968-26- 0156-8.
- León, J. 1987. Botánica de los cultivos tropicales. 445p. San José, Costa Rica. IICA
- Lima, J., A. Lima, A. Bolfarini, S. Modenese-Gorla Da Silva. 2011. Enraizamento de estacas de Camellia sinensis L. em função da época de coleta de ramos, genótipos e ácido indolbutírico. Ciência Rural 41: 230-235.
- Mainardi Fazio, Fausta. Manual práctico del horticultor moderno. Barcelona: De Vecchi, 1992. 222 p.: il. byn. (Colección Agricultura y Horticultura)
- Marzocca, A.. 1993. Manual de malezas. 4a ed. 684 p. Buenos Aires: Hemisferio Sur,
- Mejía de Tafur, M. S. 2002. Fisiología de la Yuca (*Manihot esculenta* Crantz). La yuca en el tercer milenio: sistemas modernos de producción, procesamiento, utilización y comercialización. CIAT, Cali, Colombia. pp. 34–45.
- Pessino S., J.P. Ortiz, V. Echenique, A. González; G. Seijo, C. Quarín. 2008. Apomixis: una herramienta poderosa para el mejoramiento. Agromensajes 26, Facultad de Ciencias Agrarias UNR. http://www.fcagr.unr.edu.ar/Extension/Agromensajes/26/2AM26.htm
- Roca, William M. Cultivo de tejidos en la agricultura: fundamentos y aplicaciones. Cali: Centro Internacional de Agricultura Tropical, 1991. 969 p. ISBN: 958-9183- 15-8.

- Salas, Sanjúan. 2004. El cultivo de la caña de azúcar en la costa granadina. Universidad Almería, España. 109 p.
- Sessa, C. 2013. Análisis de Diagnóstico Tecnológico Sectorial Yerbatero y Tealero. Ministro de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva, Argentina. 76 págs.
- SORGHUM HALEPENSE. L. PERS. (SORGO DE ALEPO): BASE DE CONOCIMIENTOS PARA SU MANEJO EN SISTEMAS DE PRODUCCIÓN Ing. Agr. Eduardo Leguizamón*. 2006. http://www.produccion-animal.com.ar/produccion_y_manejo_pasturas/pasturas_combate_de_plagas_y_malezas/94-sorghum_halepense.pdf
- Suárez Guerra, L., V. Mederos Vega. 2011. Apunte sobre el cultivo de la yuca (*Manihot esculenta* Crantz) tendencias actuales. Cultivos Tropicales. 32 (3): 27-35.

COLABORADORES: esta página tuvo la ***valiosísima*** contribución de docentes e investigadores las siguientes cátedras de Facultad de Ciencias Agrarias, UNNE (Corrientes) que además de facilitarnos muchas imágenes contribuyeron con sus conocimientos sobre los cultivos locales.

- Silvicultura y Lab. Biotecnología aplicada y genómica funcional, Prof. Claudia Luna, Gabriela Ayala y colaboradores.
- Cultivos III, Profs. Angela Burgos, Ricardo Medina y Pamela Dirchwolf.
- Fruticultura, Prof. Paula Alayón Luaces.
- Fisiología Vegetal, Prof. María Antonia Marassi.
- Terapéutica, Prof. José Tarragó

ENLACES

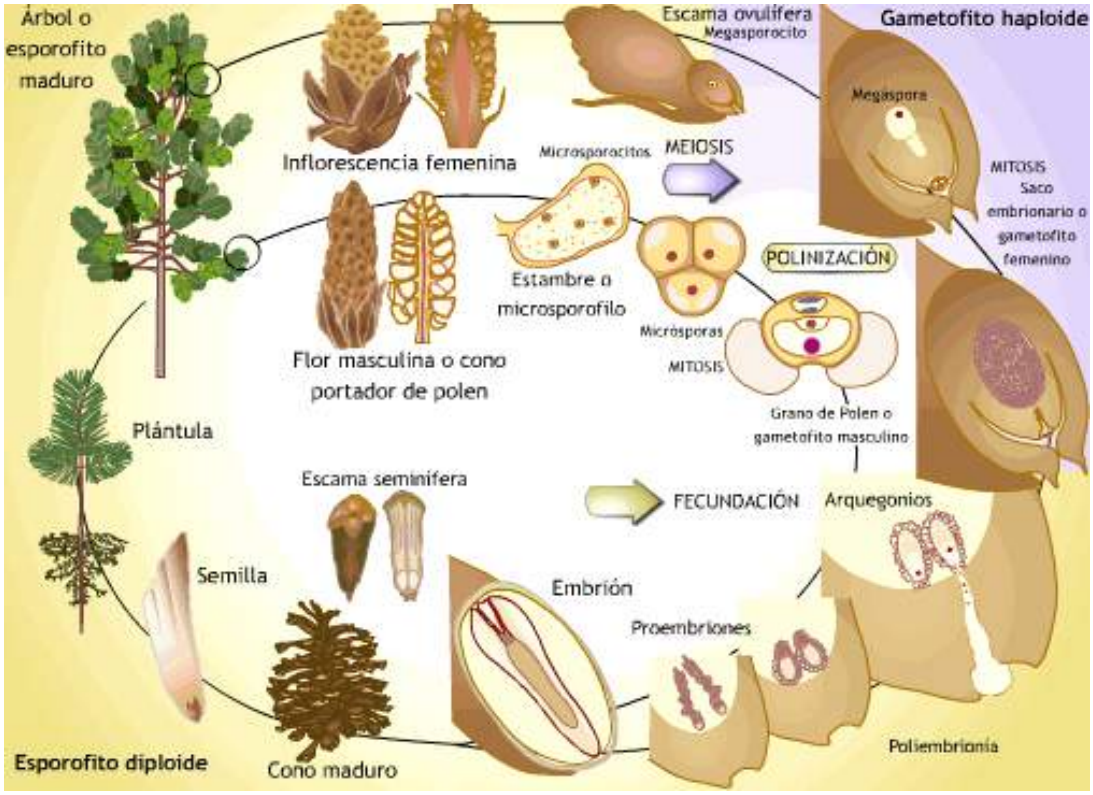
- CEBOLLA: http://inta.gob.ar/documentos/manual-del-cultivo-de-la-cebolla
- PAPA: https://redepapa.org/2015/02/02/el-cultivo-de-la-papa-en-argentina/
- Multiplicación de vegetales en su hogar: http://www.cuentamealgobueno.com/2015/08/no-los-tires-a-la-basura-pueden-volver-a-crecer

Tema 23: Reproducción y Polinización

23.1. Megasporogénesis y Megagametogénesis en Gimnospermas

Las inflorescencias femeninas de *Pinus,* los conos o piñas, son de mayor tamaño y mucho más complejas que las inflorescencias masculinas.

Ciclo vital de *Pinus*



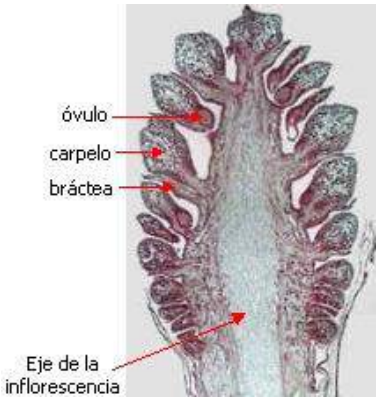
Las brácteas se disponen helicoidalmente alrededor del eje de la **inflorescencia** o **estróbilo**. Cada **flor femenina** está inserta en la axila de una **bráctea tectriz**. La flor es desnuda, está constituida solamente por un **carpelo o escama ovulífera**.
Cada escama ovulífera (carpelo) lleva 2 óvulos en su cara superior; cada **óvulo** consiste de la nucela rodeada por un tegumento y con el micrópilo orientado hacia el eje de la inflorescencia. La **nucela** es el equivalente del **megasporangio**.

Megasporogénesis en Pinus

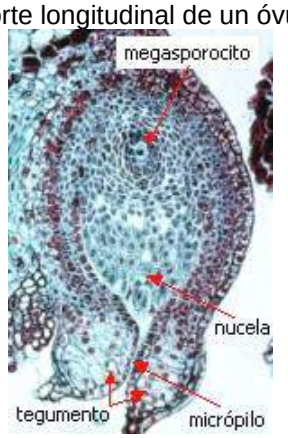
En cada megasporangio se diferencia una sola **célula madre de las megásporas** o **megasporocito**. Después de la polinización el megasporocito se divide por meiosis, formando una tétrade lineal de **megásporas**. Las tres orientadas hacia el micrópilo abortan, y sólo la ubicada más profundamente es funcional

Pinus, gimnosperma: inflorescencia femenina

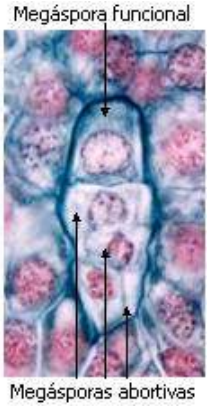
Corte longitudinal de un cono femenino



Corte longitudinal de un óvulo



Resultado de la meiosis

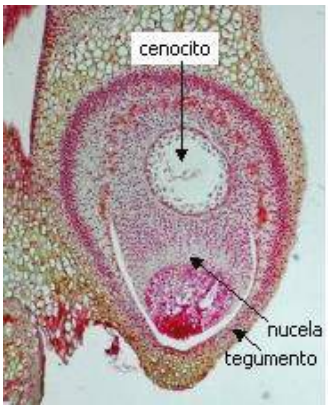


Megagametogénesis en Pinus

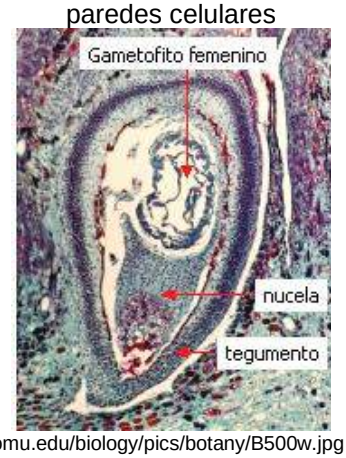
La megáspora funcional se divide por **mitosis** muchas veces, iniciando la formación del gametofito femenino. Inicialmente hay una etapa de divisiones nucleares libres, sin formar paredes celulares, hasta constituir un **cenocito** con unos 2000 núcleos. En este estado pasa el invierno, y en la primavera siguiente reanuda el crecimiento. Entonces comienza la formación de paredes entre los núcleos del cenocito, constituyendo el endosperma primario o prótalo o **gametófito femenino.**

Pinus: óvulos con gametófitos femeninos en formación

En divisiones nucleares libres



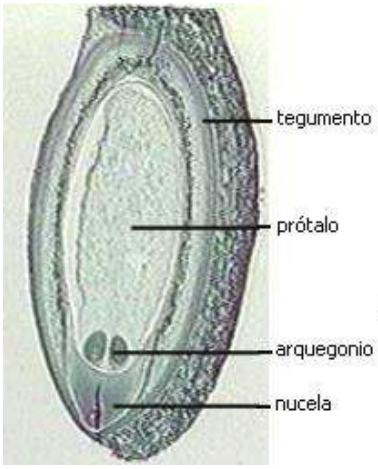
Inicio de la formación de paredes celulares



http://departments.bloomu.edu/biology/pics/botany/B500w.jpg

Una vez que termina la formación de paredes celulares, en el prótalo se forman 2 o 3 **arquegonios** hacia el extremo micropilar. Cada arquegonio está formado por una **ovocélula** o **gameto femenino** voluminoso, por encima del cual están las **células del canal del cuello** y una **célula del canal del vientre** ubicada en el centro. El gametófito femenino maduro es el prótalo con los arquegonios.

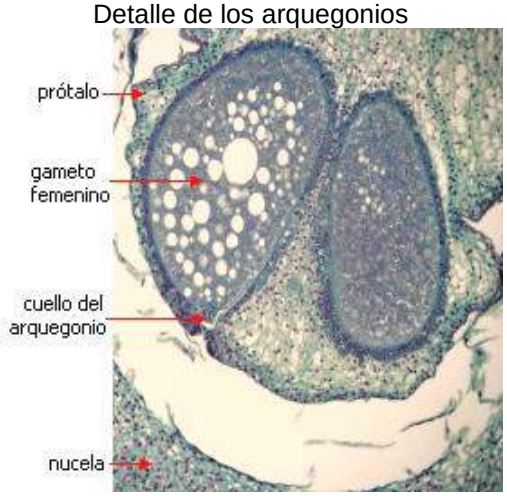
Gametofito femenino maduro



http://www.uleth.ca/bio/ bio1020/images/

Óvulos de

Detalle de los arquegonios

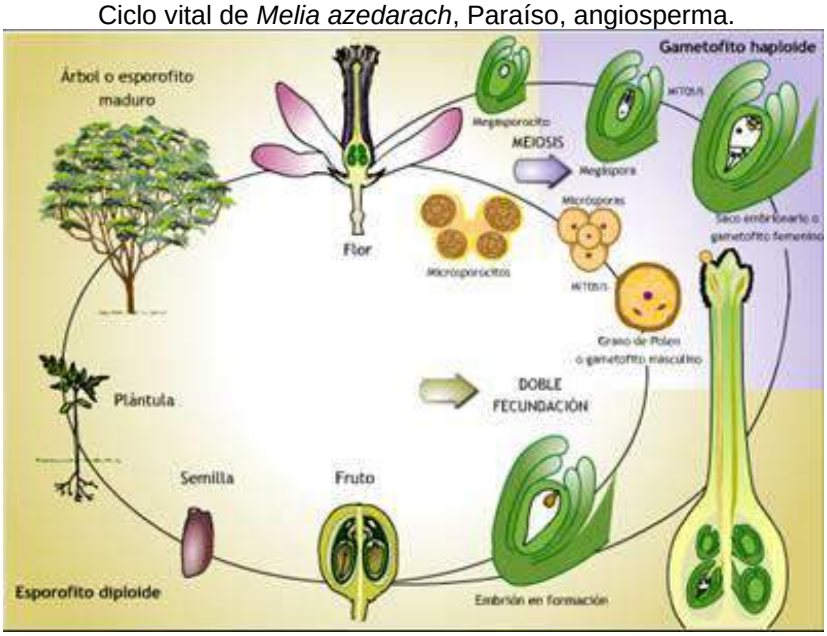


http://departments.bloomu.edu/biology/pics/botany/

23.2. Megasporogénesis y Megagametogénesis en Angiospermas

En las Angiospermas, la parte femenina del proceso reproductivo sexual tiene lugar en los óvulos.

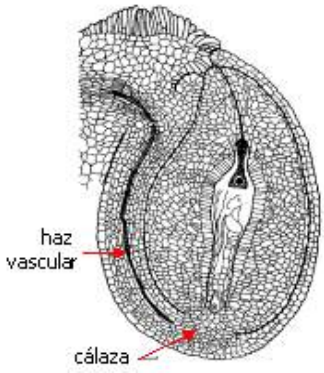
Ciclo vital de *Melia azedarach*, Paraíso, angiosperma.



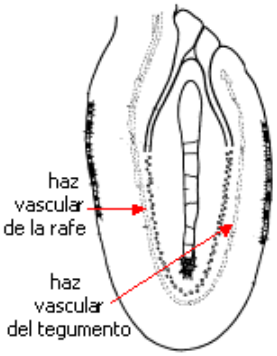
Cada óvulo está inervado por un haz vascular que atraviesa el funículo y llega hasta la cálaza; en los óvulos anátropos recorre toda la rafe. En raras oportunidades el haz vascular se ramifica e inerva parcial o totalmente los tegumentos, como ocurre en los óvulos de algunas Annonaceae, Euphorbiaceae y en los del irupé.

Vascularización de óvulos anátropos

Linum, haz vascular en la rafe

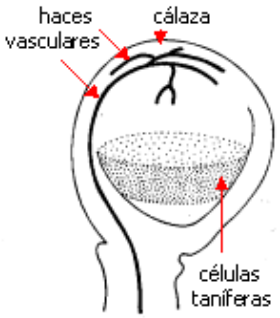


Artabotrys (Annonaceae): tegumento vascularizado



Esquema: Svoma 1997

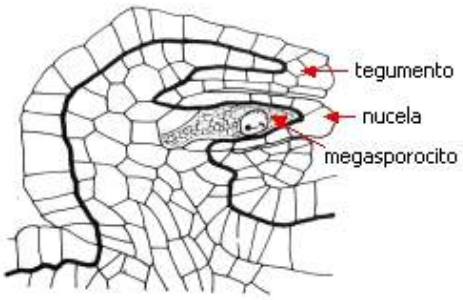
Victoria cruziana, irupé, esquema tridimensional



Esquema: Valla & Martin 1976

La **nucela** del óvulo es el **megasporangio**. En la nucela se diferencia una **célula madre de las megásporas** o **megasporocito**. En los **óvulos tenuinucelados** la célula está en posición subsuperficial, debajo de la epidermis. En los **óvulos crasinucelados**, se diferencia profundamente en la nucela.

Spigelia humboldtiana: óvulo tenuinucelado



Lopezia: óvulo crasinucelado

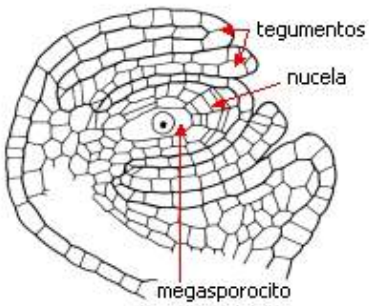
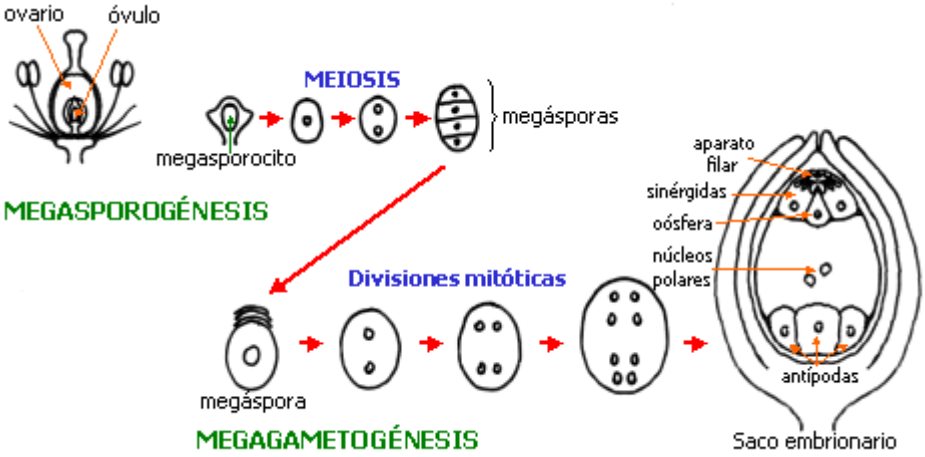


Imagen de Maldonado 1989

Megasporogénesis en Angiospermas

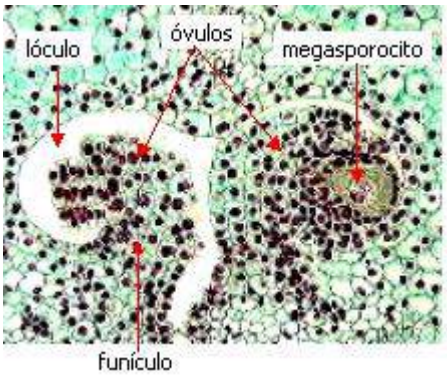
Síntesis de la megasporogénesis y megagametogénesis en Angiospermas



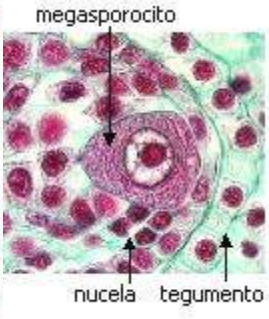
El megasporocito se divide por **meiosis** formando cuatro **megásporas** haploides que se disponen en una tétrade lineal. Comúnmente las tres ubicadas hacia el micrópilo, degeneran, y la más interna originará el **saco embrionario** o **gametófito femenino.** A menudo se forma una pared de **calosa** durante la meiosis, que aísla la megáspora que sobrevive (en los sacos tetraspóricos no se forma calosa).

Megasporogénesis en *Lilium*, angiosperma, en transcortes de ovario

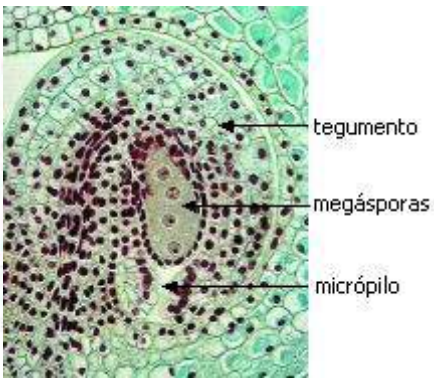
Lóculo con 2 óvulos



Detalle del ápice de un óvulo



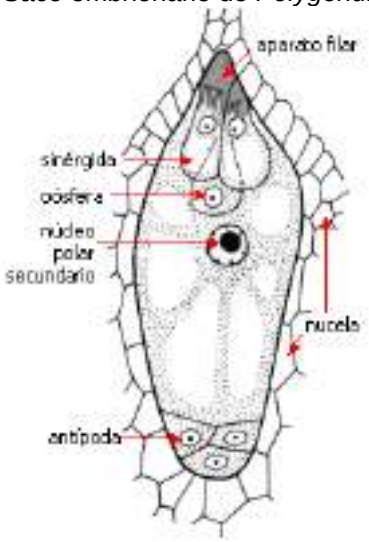
Óvulo con tétrade lineal de cuatro megásporas



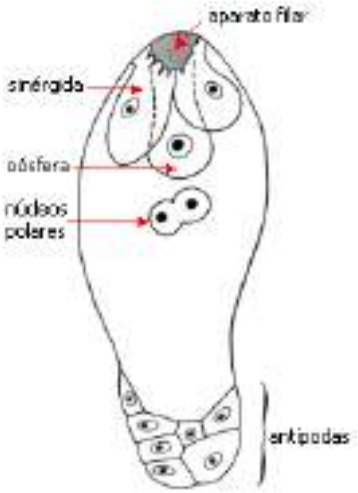
Imágenes de http://images.iasprr.org/lily/female.shtml

Megagametogénesis en Angiospermas

Saco embrionario de *Polygonum*



Saco embrionario del maíz



Esquemas de Camefort & Boue, 1969

Para formar el saco embrionario o gametófito femenino, la megáspora sufre 3 mitosis sucesivas, se forman 8 núcleos que se distribuyen en 7 células.
Dos grupos de 3 células, se ubican cada uno en un polo, rodeados de pared celular.
El grupo que se ubica en el polo micropilar constituye el **aparato ovular**: una ovocélula o **gameto femenino** u **oósfera** y dos **sinérgidas** laterales.

Las sinérgidas son las células más llamativas por su organización: son células de transferencia, presentan en el ápice el **aparato filar**, una pared con una serie de protuberancias internas, de apariencia fibrosa, formada por hidratos de carbono, hemicelulosa y pectina principalmente.

Su función es la de atraer y recibir al tubo polínico, y también está involucrada a menudo en absorber nutrientes de la nucela y en hacerlos llegar a la ovocélula. En algunos casos forman haustorios.

La pared que las separa de la oósfera a menudo es incompleta, hacia el polo calazal a menudo hay solo plasmalema.

Arabidopsis thaliana: sinérgidas
sc: sinérgidas; fa: aparato filar
cw: pared celular;

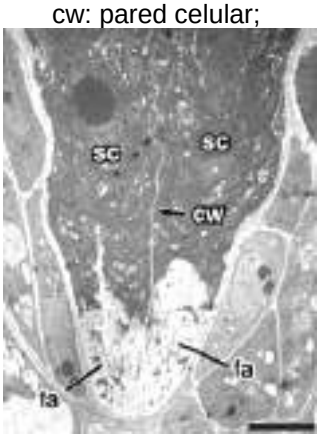


Imagen de Kasahara *et al*. 2005

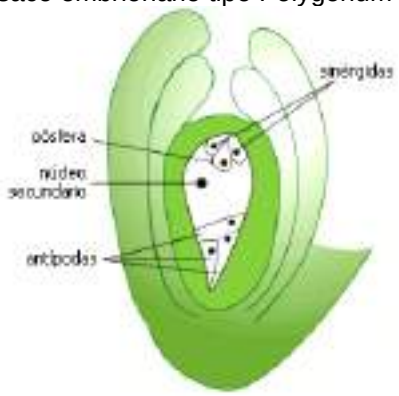
El grupo que se ubica hacia el polo calazal del saco embrionario constituye las **antípodas** que aparentemente participan en la nutrición del saco embrionario; en ciertas especies son haustoriales. En las gramíneas habitualmente se encuentran varias antípodas, en *Sasa paniculata*, bambú, hay unas 300 antípodas en cada saco.

Los dos núcleos restantes, denominados **núcleos polares** se ubican en la **célula del medio**, y frecuentemente se fusionan antes de la penetración del tubo polínico, constituyendo el **núcleo secundario 2n**.

Tipos de saco embrionario

Hay varios tipos de sacos embrionarios según el número de macrósporas que intervienen en su formación, y el número de divisiones mitóticas que se producen.
El tipo más común (80% de los casos conocidos) es el **MONOSPORICO**, que deriva de una macróspora. Es el tipo fundamental, llamado tipo *Polygonum* porque se descubrió en este género.
Una variante es el saco monospórico tipo *Oenothera*: la macróspora sufre sólo dos divisiones dando 4 células, 3 forman el aparato ovular (la oósfera y 2 sinérgidas) y la cuarta es la célula del medio, que en este caso es haploide.

Melia azedarach, paraíso: saco embrionario tipo Polygonum



SACOS BISPORICOS. Intervienen 2 macrósporas en su formación. En el tipo *Allium*, cada macróspora sufre 2 mitosis, y los 8 núcleos resultantes se ubican igual que en *Polygonum*.

SACOS TETRASPORICOS. Participan las 4 megásporas en la formación del saco embrionario.
En el tipo *Adoxa*: cada megáspora se divide una vez, y los 8 núcleos se acomodan como en *Polygonum*.
En el saco tetraspórico tipo *Fritillaria*: 3 megásporas se fusionan formando un núcleo 3n; las células sufren dos divisiones, se forman 8 núcleos, cuatro n, y cuatro 3n. Las células del aparato ovular y un núcleo polar son n; las antípodas y un núcleo polar son 3n; el núcleo secundario de la célula del medio es 4n. El género *Lilium* presenta este tipo de saco embrionario.
Es importante señalar que no es raro hallar más de un tipo de saco embrionario en una especie o incluso en el mismo individuo. En *Delosperma* (Aizoaceae) se hallaron 5 tipos diferentes (Mauseth, 1988). En el saco embrionario de *Plumbago* no hay sinérgidas, la ovocélula presenta aparato filar en el polo micropilar.

Tipos de Saco Embrionario

Tipo	Megasporogénesis		Megagametogénesis				
	CCM	Meiosis	1° Mitosis	2° Mitosis	3° Mitosis	Saco Embrionario	
Polygonum							Monospóricos
Oenothera							
Allium							Bispórico
Fritillaria							Tretraspóricos
Adoxa							

23.3. Polinización

La polinización es el transporte de los granos de polen desde los **sacos polínicos** de las anteras hasta el micrópilo de los óvulos en Gimnospermas y hasta el estigma en las Angiospermas.

La Biología floral o ecología floral es la ciencia que se ocupa de investigar la variedad de fenómenos que se producen en la polinización de los espermatófitos.

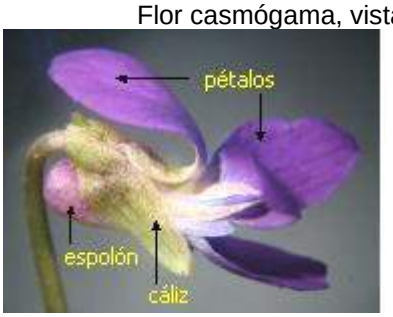


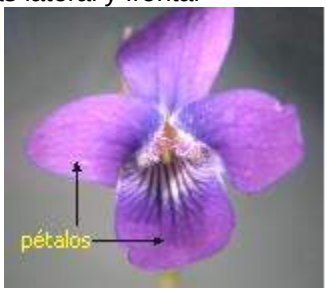
Cleistogamia y casmogamia

La polinización puede producirse antes o después de la **antesis**. El primer caso es la **cleistogamia**, cuando la polinización se realiza ya en el capullo o botón floral, la autogamia o sea la fecundación con las gametas del propio polen, es obligada porque las flores no se abren. Su ventaja es que permite, a una especie bien adaptada, perpetuarse en un medio más o menos estable. Su desventaja es que por la autogamia, la especie presenta menor variabilidad hereditaria, y pierde plasticidad evolutiva.
Hay plantas como el maní, *Arachis* (Leguminosa), y la violeta, *Viola odorata* (Violaceae), que presentan los dos tipos de flores: producen flores casmógamas, y al comienzo o al final de la floración presentan flores cleistógamas, de tamaño, forma y colores diferentes. En *Viola odorata* las flores cleistógamas tienen pétalos rudimentarios, y las anteras son más pequeñas, con menor cantidad de polen.

Viola odorata, violeta

Flor casmógama, vistas lateral y frontal





Estambre



Flor cleistógama, vista lateral y con los sépalos abiertos





Estambre



La **casmogamia** es el proceso que ocurre después de la antesis, en flores abiertas. En las flores casmógamas puede tener lugar la autogamia o la alogamia, polinización cruzada.

POLINIZACION DIRECTA - AUTOGAMIA

Cuando el transporte de polen, y por ende, la fecundación, ocurre entre flores del mismo individuo, el proceso se denomina **autogamia**. Está muy difundida entre las malezas, las plantas pioneras y las especies insulares, que necesitan la fructificación de individuos aislados. En especies autógamas, las flores con frecuencia son inconspicuas, con piezas florales reducidas, menor cantidad de polen, sin fragancia y sin néctar.

En las flores monoclinas o perfectas o **cosexuales**, es posible la autofecundación, ya sea por la acción de diversos dispositivos florales o por la intervención de un polinizador.

En el lirio, *Lilium martagon*, el estilo inicialmente erecto, se mueve curvándose para ponerse en contacto con los estambres para autopolinizarse.

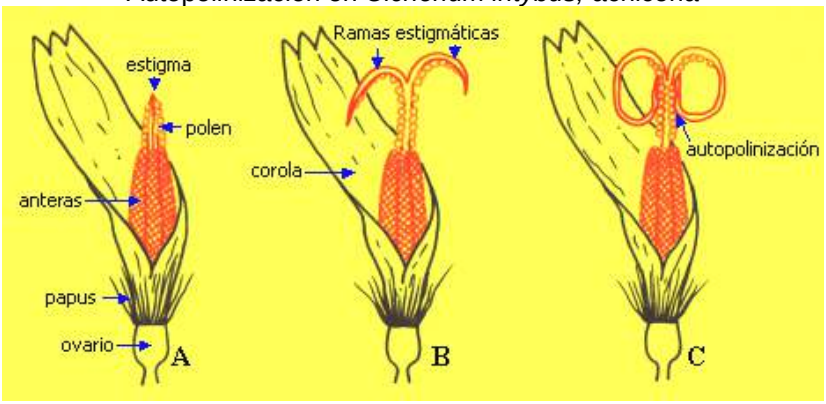
Lilium martagon: estilo móvil



Foto de Spencer C.H.Barrett

En la achicoria, *Cichorium intybus,* las flores son protándricas, es decir que el androceo madura primero; el estilo al crecer, se carga de polen en su cara externa. Si no ocurre polinización cruzada por medio de insectos, las ramas estigmáticas se alargan y se curvan sobre sí mismas, poniendo en contacto su superficie receptiva interna con el propio polen.

Autopolinización en *Cichorium intybus,* achicoria



Esquemas modificados de Valla 1979

En *Turnera orientalis,* con flores homostilas, cuando no hay polinización cruzada por medio de insectos, ocurre la autogamia al marchitarse la corola, porque los pétalos se juntan y retuercen poniendo en contacto anteras y estigmas. Se forman frutos en ausencia de polinizadores.

Turnera orientalis, flor homostila



Flor marchita



En flores erectas, disciformes y cóncavas, como las de *Ranunculus*, el agua de lluvia puede provocar la autopolinización o, por salpicadura, la alogamia.
Cuando la polinización ocurre entre flores distintas del mismo individuo se habla de **geitonogamia**, situación común en especies con floración masiva, como el lapacho (*Tabebuia heptaphylla*), el ibirá-pitá (*Peltophorum dubium*), el palo borracho (*Ceiba speciosa*).

Genéticamente es equivalente a la autogamia.
Si la planta es monoica, como la de maíz, por ejemplo, la geitonogamia es obligada.

Peltophorum dubium, ibirá-pitá



Tabebuia heptaphylla, lapacho



Delonix regia, chivato



23.4. POLINIZACIÓN CRUZADA - ALOGAMIA

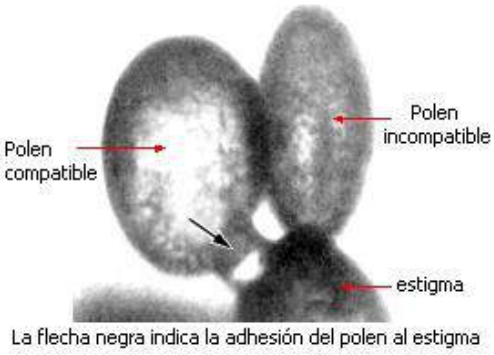
Cuando el transporte de polen ocurre entre flores de individuos diferentes, tenemos polinización cruzada, y por ende, fecundación cruzada o alogamia.

En muchas especies es obligada, a veces las flores, aún cuando sean cosexuales (hemafroditas), son **autoincompatibles**, es decir que tienen barreras genéticas y fisiológicas que impiden la germinación del propio polen o el desarrollo del tubo polínico (*Malus sylvestris*, manzano).
La autoincompatibilidad puede ser esporofítica o gametofítica:

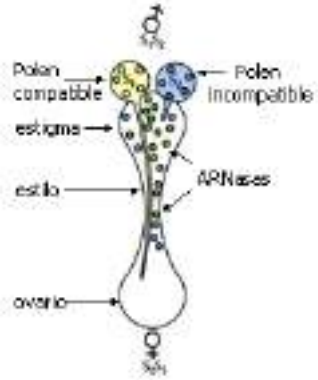
- La incompatibilidad esporofítica depende de la pared del grano de polen, que es de origen esporofítico. Para que el grano de polen pueda germinar, debe adherirse al estigma, lo que ocurre solamente cuando hay compatibilidad entre las proteínas de reconocimiento que se encuentran en la esporodermis, y los receptores que existen en el estigma.

- La incompatibilidad gametofítica depende de la constitución genética del gametofito masculino, el polen puede germinar, pero el crecimiento del tubo polínico es detenido después de su penetración en el estilo.

Autoincompatibilidad esporofítica



Autoincompatibilidad gametofítica



Imágenes de http://www2.unil.ch/lpc/images/docu04/illustr_flor.htm

Las ventajas de la alogamia radican en la producción de nuevas combinaciones genéticas en la población, que aseguran la variabilidad de la especie y en consecuencia, la posibilidad de sobrevivir a los cambios de medio ambiente. Por eso las Angiospermas desarrollaron numerosas adaptaciones florales para favorecer la alogamia, como por ejemplo la separación espacial y temporal de los sexos y otras variaciones como la presentación secundaria de polen.

Las flores de las plantas que poseen un sólo tipo de flores, frecuentemente presentan estambres y pistilo de longitud semejante, y se denominan **homostilas**.

DICOGAMIA (separación temporal)

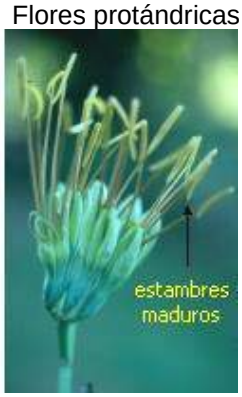
Los estambres y estigmas de una misma flor no alcanzan al mismo tiempo la madurez para la polinización. Si los estambres maduran antes, las flores son **protándricas**, la flor funciona primero como flor masculina y luego como flor femenina. La protandria favorece la alogamia, y es el caso más frecuente en especies con dicogamia intrafloral.

Protandria en *Agave* (Bromeliaceae)

Inflorescencia | Inflorescencia parcial | Flores protándricas | Flores en estado femenino









www.infojardin.com/

Protoginia en *Magnolia grandiflora*

Cuando el gineceo madura antes que el androceo, las flores son proteroginas o **protoginas** (*Magnolia grandiflora*, *Plantago*, especies de Leguminosas). En este caso, la flor funciona primero como flor femenina y luego como flor masculina. Es menos frecuente. Frecuentemente la protoginia intrafloral está asociada con autocompatibilidad, así que este proceso parecería un recurso evolutivo para asegurar la producción de frutos y semillas (Bertin & Newman,1993).





Imágenes de K.R.Robertson, http://www.life.uiuc.edu

La dicogamia puede ocurrir tanto en plantas con flores monoclinas (intrafloral) como en plantas monoicas con flores diclinas (interfloral). Por ejemplo, en *Cucurbita maxima* var. *zapallito*, el zapallito tronco, con flores diclinas, primero aparecen las flores masculinas y unas dos semanas después, las flores femeninas.

Cucurbita maxima, flor femenina



C. maxima, flor masculina

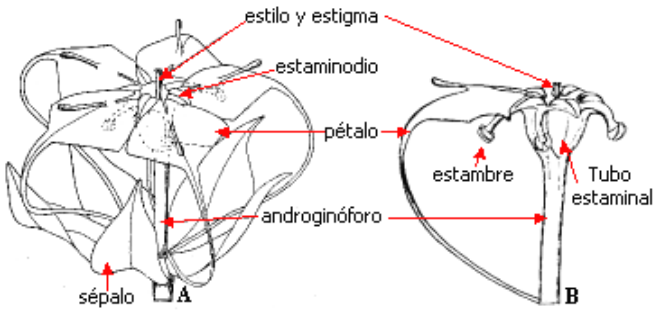


23.5. HERCOGAMIA (separación espacial)

La presentan aquellas flores en las cuales las anteras y estigmas están muy separados unos de otros; es bastante común, generalmente reduce la autopolinización intrafloral, tal como la dicogamia.

En algunos casos muy especializados las flores poseen una conformación tal que dificulta o impide la autogamia (*Iris,* Asclepiadaceae, Orchidaceae). Las flores de *Ayenia* (Sterculiaceae) presentan androginóforo, que eleva el gineceo y el tubo estaminal formado por 5 estambres y 5 estaminodios. Los pétalos presentan una larga uña, y cada uno se apoya sobre el tubo estaminal por encima de un estambre. De esa manera, el estigma queda por encima de los pétalos, y los estambres por debajo, impidiendo la autopolinización

A. Flor de *Ayenia* entera en vista súpero-lateral
B, vista lateral del androginóforo, tubo estaminal y un pétalo



Dibujos de Cristóbal,1960.

Ayenia mansfeldiana,
flor en vista lateral

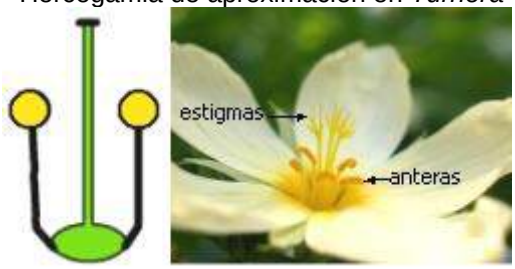


Foto de M.Bonifacino, http://www.plantsystematics.org/

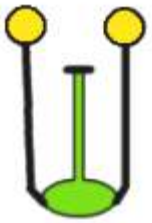
Según la posición relativa de anteras y estigmas se presentan varios tipos:

1) Hercogamia de aproximación: los estigmas están por encima de las anteras, y son los primeros en contactar a los polinizadores a su ingreso en la flor.
2) Hercogamia revertida: las anteras están por encima de los estigmas; ocurre en flores tubulosas, polinizadas por lepidópteros.

Hercogamia de aproximación en *Turnera*



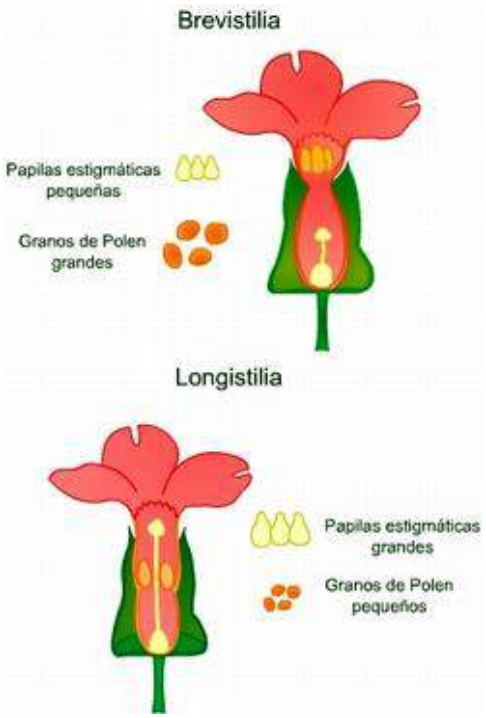
Hercogamia revertida



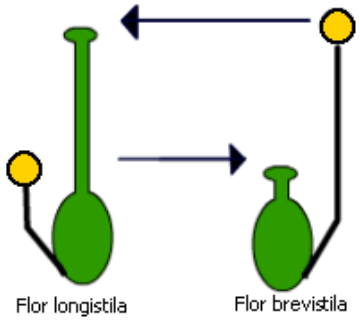
3) Hercogamia recíproca o Heterostilia. Las poblaciones están compuestas por individuos hermafroditas, pero hay 2 (distilia) o 3 (tristilia) tipos de individuos con formas florales caracterizadas por la disposición y longitud recíproca de anteras y estigmas.
En las especies distilas hay flores **longistilas** (estilos largos y estambres cortos) y **brevistilas** (las anteras están por encima de los estigmas). Los granos de polen de las flores brevistilas son mayores, y a veces presentan escultura diferente. En las flores con estigmas papilosos hay correspondencia entre el tamaño de los granos de polen y la longitud de las papilas del estigma.
En las especies tristilas hay una tercera forma floral, las flores **mediostilas**.
El estigma y el estilo actúan como filtros impidiendo la germinación o llegada del polen propio: autoincompatibilidad genética, hay barreras a distintos niveles. La fructificación resulta óptima sólo cuando la polinización es cruzada.
Se presenta con frecuencia en flores tubulosas, actinomorfas, nectaríferas, polinizadas por

diferentes insectos. La distilia es frecuente en Sterculiaceae, Plumbaginaceae, Turneraceae, Rubiaceae y Borraginaceae. La tristilia se presenta en los géneros *Lythrum, Pontederia, Eichhornia* y *Oxalis*.

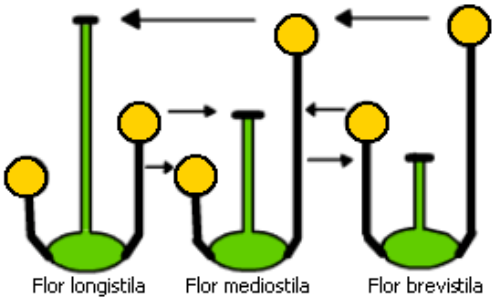
Distilia en *Primula*



Distilia



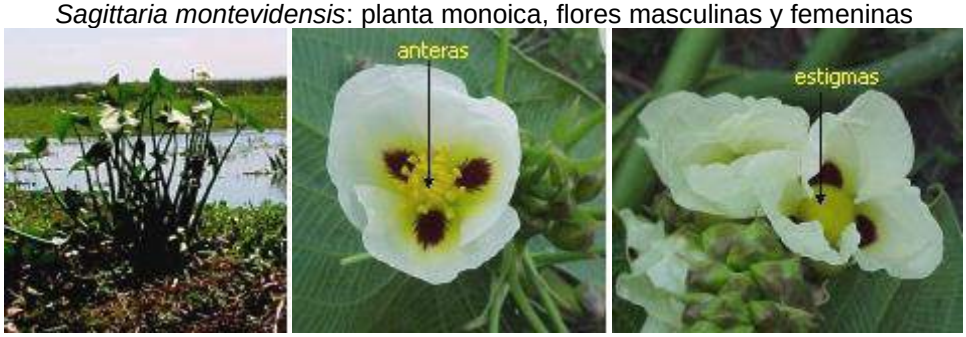
Tristilia



Nasrallah y col. (1999) hallaron un gen localizado en el locus S: "cysteine-rich protein," llamado SCR para abreviar. Es el determinante masculino del proceso reproductivo de la planta. El gen es la clave de porqué el estigma aceptará el polen de otro pie o rechazará el polen del propio pie. El gen se expresa en la antera, donde se produce y codifica el polen.

4) Hercogamia interfloral o monoecia. Las plantas monoicas producen flores unisexuales, femeninas y masculinas. Este fenómeno evita la autopolinización; puede estar asociada o no con autoincompatibilidad. Las plantas monoicas autocompatibles presentan geitonogamia obligada. Se ha comprobado que las especies monoicas pueden alterar la proporción de flores masculinas y femeninas en respuesta a estímulos ambientales. Esta plasticidad reproductiva es la principal virtud del sistema.

Sagittaria montevidensis: planta monoica, flores masculinas y femeninas



5) Enantiostilia. Es un fenómeno por el cual el pistilo, órgano sexual femenino, está desviado a la izquierda o a la derecha, de manera que cada tipo de flor es la imagen especular (mirror-image) de la otra. Esta asimetría promueve la polinización cruzada en plantas visitadas por abejas, y disminuye el nivel de geitonogamia. Se presenta en flores sin néctar, con anteras dimorfas: la flor presenta varias anteras que proveen polen a los insectos, y una antera polinizadora. Cuando ambos tipos de flor se encuentran en el mismo individuo, se denomina **enantiostilia**

monomórfica, presente por ejemplo en *Cassia chamaecrista y Solanum rostratum.* Cuando cada tipo de flor está en individuos diferentes se denomina **enantiostilia dimórfica**, por ej: *Cyanella alba* (Jesson & Barrett, 2003).

Enantiostilia en *Cassia chamaecrista*

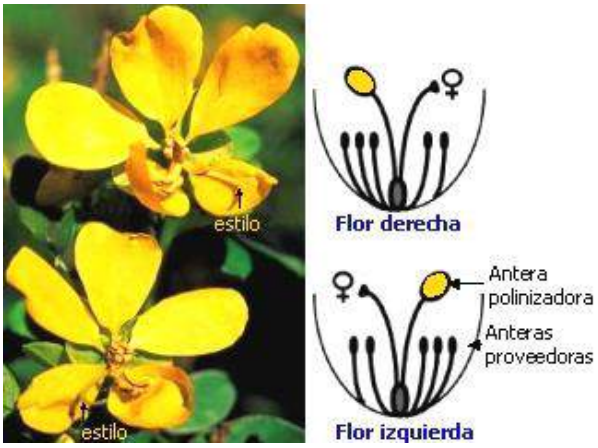
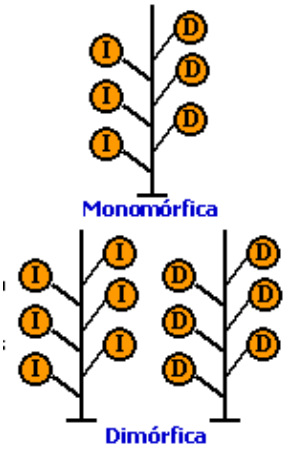


Foto de Jesson; esquemas de Jesson & Barrett 2003

Tipos de enantiostilia



D: flor derecha. I: flor izquerda

6) Dimorfismo estigmático altitudinal (Stigma-height dimorphism). Las plantas presentan dos tipos florales que difieren en la altura de los estigmas. En la forma L (longistila), los estigmas están ubicados por encima de los estambres, mientras en la forma B (brevistila) los estigmas están por debajo de las anteras. La diferencia con la heterostilia es que la longitud de los estambres es similar en los dos casos, o sea que no hay reciprocidad entre la longitud de las estambres y de los pistilos de los dos tipos florales. Se presenta en familias con heterostilia y sin heterostilia (Ericaceae, Liliaceae, Amaryllidaceae) (Barrett & Harder, 2005).

Dimorfismo estigmático altitudinal en *Narcissus assoanus*



Esquemas y foto de Baker *et al.* 2000

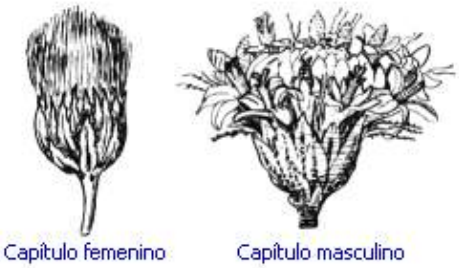
23.6. DIOECIA

Es la separación de los sexos en distintos pies (mamón, palmera datilera, el género *Baccharis* (Compuesta) al que pertenece la carqueja, *B. articulata*). Cada especie presenta individuos con flores masculinas e individuos con flores femeninas, lo que determina la alogamia obligada. Muchas plantas dioicas presentan flores relativamente pequeñas, blancas, amarillentas o verdosas, de morfología no especializada, que atraen una variedad de insectos pequeños, especialmente abejas pequeñas de las familias Halictidae, Megachilidae y Meliponini.

A menudo está asociada con plantas de gran tamaño y polinización abiótica (*Salix,* sauce). La dioecia es rara en plantas con flores grandes, especializadas, con morfología compleja.

Baccharis pingraea, planta femenina





Dibujos de Flora de Entre Ríos

PRESENTACIÓN SECUNDARIA DE POLEN

Es la transferencia del polen de las anteras a otra estructura de donde es recogida por los polinizadores. Es virtualmente universal en las Compositae y es común en las Leguminosae Papilionoideae. Por ejemplo en *Pisum sativum* (arveja) el estilo lleva sobre la cara adaxial un conjunto de pelos que semejan un cepillo. La quilla y el estilo son reflejos. Con la visita de un polinizador el estilo baja, y al retomar su posición recoge polen sobre el cepillo desde el cual lo recoge el polinizador.

Pisum sativum, arveja, flor con presentación secundaria del polen



Foto de www.davesgarden.com

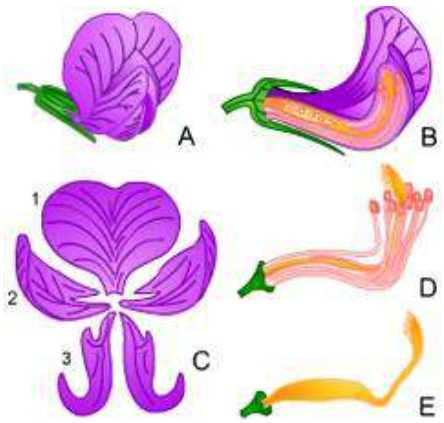
A. Vista frontal de la flor

B. Corte longitudinal de la flor

C. Pétalos separados:
1. estandarte o vexilo
2. alas
3. quilla

D. Androceo diadelfo y Gineceo

E. Gineceo, con estilo reflejo y cepillo de pelos en su parte superior



En *Stylosanthes gracilis* los estambres son monadelfos; antes de la antesis las anteras pequeñas y redondeadas de los estambres del verticilo interno están por debajo de las anteras grandes, ya dehiscentes, de los estambres del verticilo externo. Enseguida de la antesis las anteras pequeñas están por encima de las grandes, sus filamentos se han alargado rápidamente, y junto con el estilo ayudan a empujar el polen hacia afuera cuando una abeja visita la flor. En la antesis tardía, con la visita de otra abeja, se abren y presentan el polen las anteras pequeñas (Yeo, 1993).

23.7. AGENTES POLINIZADORES

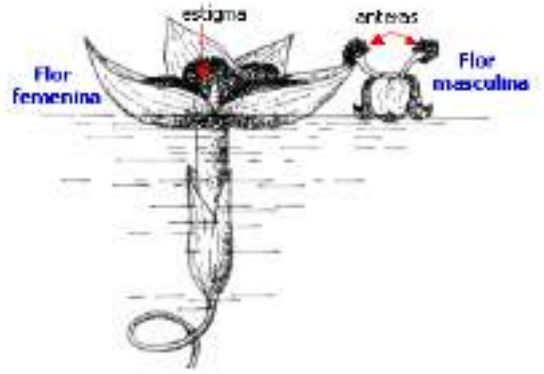
Los granos de polen son inertes, su transporte está asegurado por agentes externos, abióticos como agua y viento, o bióticos como animales diversos.

HIDROFILIA: Polinización por medio del agua.

Vallisneria (monocotiledónea acuática) presenta flores flotantes, las femeninas permanecen fijas a la planta por un largo pedúnculo floral; las flores masculinas se desprenden, flotan y son llevadas por la corriente del agua o el viento hasta las flores femeninas.

Vallisneria spiralis (monocotiledónea) - polinización hidrófila

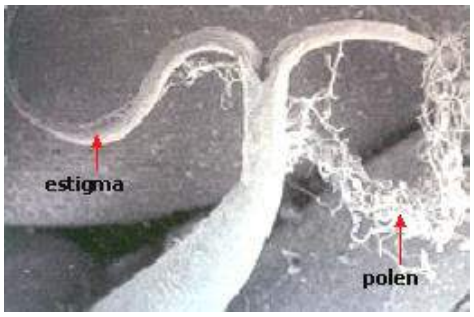




Algunas Angiospermas hidrófitas como *Potamogeton striatus* y *P. pusillus*, *Najas marina* (Monocotiledóneas) *Ceratophyllum demersum* (Eudicotiledónea) propias de nuestros humedales, tienen flores masculinas y femeninas sumergidas, en ese caso la reproducción también está adaptada y la polinización es hidrófila. En todos los casos el polen es llevado por el agua hasta los estigmas, y a pesar de que las plantas no están emparentadas, el polen tiene aspecto similar: es filamentoso, flexible, pegajoso. Las flores de *Zostera marina,* planta que vive sumergida en el mar, las flores presentan granos de polen filiformes de más de 2 mm de longitud, y las unidades se adhieren entre sí formando copos. En otras especies con polen esférico, las unidades van embebidas en largas tiras de mucílago. Su forma facilita el contacto y la adherencia a los largos estigmas.

Zostera marina, planta sumergida y polen y estigma





http://www.laisladelsur.com Imagen de Cox 1993

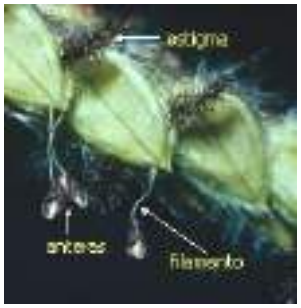
ANEMOFILIA: Polinización por medio del viento

La polinización por medio del viento se presenta en la mayoría de las Gimnospermas. Es más frecuente en Monocotiledóneas (Gramíneas, Cyperáceas, Palmeras) que en Eudicotiledóneas (Salicáceas, Chenopodiáceas, Fagáceas). El transporte de polen no está orientado, por lo cual se producen grandes cantidades de polen, de tamaño pequeño, superficie lisa (facilita la dispersión), y seco, por escasa formación de cemento polínico o por su rápida desecación.
En *Pinus* (Gimnosperma) los granos de polen tienen sacos aeríferos para aumentar la flotabilidad, llegan directamente a los óvulos, que presentan en el micrópilo gotas receptoras de polen, mucilaginosas o azucaradas. En ese momento, las escamas y las brácteas de la inflorescencia están bien separadas. Cuando la gota de fluido micropilar se evapora, el polen se hunde y queda sobre la nucela. Después de la polinización las escamas se juntan, protegiendo a los óvulos entre ellas. Poco después que el polen queda en contacto con la nucela, germina, emitiendo el tubo polínico.
En Angiospermas las flores anemófilas carecen de medios de atracción (perianto, olor, néctar), suelen ser unisexuales, las masculinas más numerosas que las femeninas, que generalmente son uniovuladas. Los estilos y estigmas están agrandados para facilitar la captación del polen, como se puede ver en las flores de *Poterium sanguisorba*; la expulsión del polen está facilitada por la

movilidad de los filamentos estaminales (Gramíneas) o del eje de la inflorescencia (gimnospermas, *Quercus, Alnus*). La floración es temprana, las flores aparecen antes que el follaje que puede obstaculizar la captación del polen. Las plantas están reunidas en poblaciones grandes y en lugares expuestos al viento (llanuras o estratos superiores de los bosques). No hay plantas anemófilas en las selvas tropicales ricas en animales antófilos.

La anemofilia tiene baja eficiencia. Se calcula que un pie de maíz produce 50 millones de granos de polen; para fecundar los óvulos de un pie son necesarios sólo 1.000 granos.

Paspalum dilatatum, pasto miel (Gramínea), inflorescencia muy aumentada

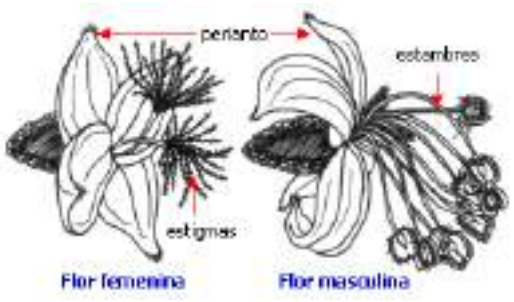


Alnus acuminata, aliso, amentos masculinos péndulos



http://www.nybg.org

Poterium sanguisorba: flores con polinización anemófila (muy aumentadas)



Dibujos de Strasburger

23.8. AGENTES POLINIZADORES

ZOOFILIA: Polinización por medio de animales

Los agentes polinizadores son variados, los más comunes son:

- **insectos** (Entomofilia), pueden ser de diversos tipos:
  - Colépteros (escarabajos) flores **cantarófilas**
  - Moscas (moscas): flores **miófilas**
  - Himenópteros (abejas y avispas): las flores se llaman **melitófilas**
  - Lepidópteros (mariposas)
- **pájaros** (Ornitofilia)
- **murciélagos** (Quiropterofilia).

Los agentes polinizadores buscan alimentos, recompensas, que son el **polen** (rico en proteínas, grasas, glúcidos y vitaminas) o el **néctar**. Las flores presentan atractivos para asegurar la visita de los agentes, que pueden ser de naturaleza óptica (color) o química (olor).

Los olores atraen a los polinizadores, algunos tienen el olfato muy desarrollado, especialmente los insectos y los murciélagos. De acuerdo con la sensibilidad humana, los olores se clasifican en simpáticos (agradables) o idiopáticos (desagradables). Entre los primeros tenemos olores aromáticos (canela, vainilla, etc.), dulces (miel, rosa, violeta, etc.), a frutas (naranja, banana, etc.). Entre los olores idiopáticos tenemos olores fétidos (olor a carne en descomposición, a excrementos) y olores feos (a pescado, caprino, etc.). También están las feromonas, aromas producidos por los animales para provocar una respuesta de comportamiento reproductivo en un receptor de la misma especie.

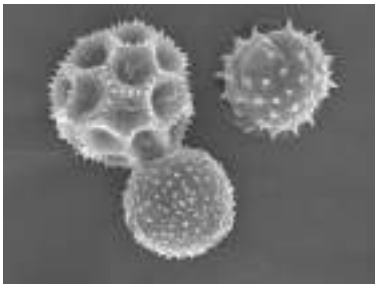
Raramente todas las especies de una familia presentan el mismo tipo de polinización: las Aristolochiaceae son uniformemente **miófilas** y las Loranthaceae, Cannaceae y Heliconiaceae

son casi exclusivamente **ornitófilas**. En general en cada familia o en el mismo género hay especies adaptadas a diferentes polinizadores (Vogel, 1990).

Flores Entomófilas, polinizadas por insectos

La diversificación de las Angiospermas y de los insectos se produjo al mismo tiempo (co-evolución).
El polen de las flores entomófilas presenta púas, espinas, irregularidades que facilitan la adhesión, cemento polínico o hebras de viscina.
Si los polinizadores transportan el polen en el dorso, se habla de nototribia, si lo llevan sobre la cara ventral, de esternotribia.

Polen de plantas entomófilas (MEB)



Coleópteros: flores **cantarófilas**. Son las más primitivas, son flores poliníferas, es decir que ofrecen polen como recompensa, tienen muchos estambres que producen polen en exceso. Son generalmente flores rotáceas, fácilmente accesibles, robustas, verdosas o blanquecinas, fuertemente olorosas. Son frecuentes en las Magnoliaceae, Ranunculaceae, Nymphaeaceae. Probablemente las Rosaceae, Papaveraceae y Dilleniaceae (*Paeonia*) son secundariamente poliándricas y poliníferas.

Los coleópteros, con sus fuertes mandíbulas masticadoras, además de comer las anteras, destruyen frecuentemente diversas partes florales, por esta razón los óvulos de las flores cantarófilas están profundamente ubicados.

Flores cantarófilas: *Nuphar* (Nymphaeaceae) y *Hepatica americana* (Ranunculaceae)

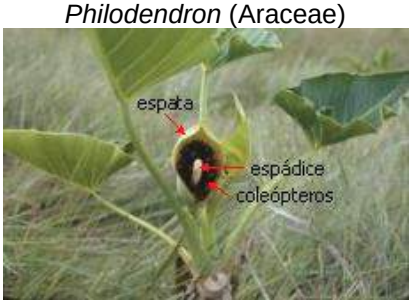




Foto de Raven 2003

La inflorescencia de muchas Aráceas, cuando está lista para la polinización, sufre un brusco aumento de temperatura, gracias a la oxidación de sustancias de reserva acumuladas (en *Philodendron scandens,* planta nativa de América del Norte, la inflorescencia alcanza 46°C cuando la temperatura ambiente es de 4°C). Los coleópteros que visitan estas plantas son atraídos por el olor desagradable, similar a la carne en putrefacción, provocado por sustancias químicas como aminas e indoles, que se dispersan más eficientemente con el calor.

Philodendron (Araceae)

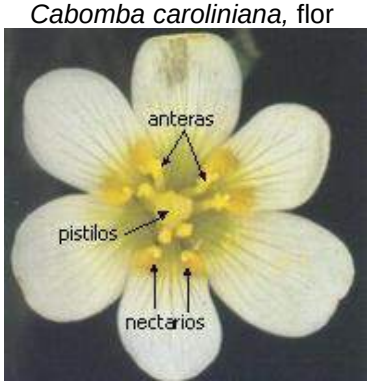


Al atardecer, se reúnen cantidades de coleópteros en el interior de la espata, y allí se alimentan de polen y partes florales al mismo tiempo que se aparean.

Al otro día salen cargados de polen, que depositan sobre las flores femeninas de la inflorescencia en la que se alojan la noche siguiente

Dípteros (moscas): flores **Miófilas**. Las flores polinizadas por estos insectos son heterogéneas.

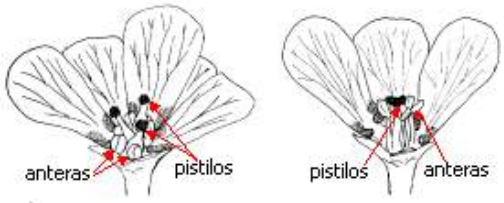
Cabomba caroliniana, flor



Algunas flores son más o menos inodoras, presentan corola pequeña y néctar libre. Una especie polinizada por moscas es *Cabomba caroliniana*, planta acuática de nuestros humedales.

Cada flor de 2 cm de diámetro aproximadamente, se abre dos días consecutivos; los pétalos presentan en la cara adaxial dos pequeños nectarios;las flores son protoginas, el primer día los 3 pistilos están separados, y los estambres son cortos e indehiscentes.

Antesis de Cabomba: 1º y 2º día



El 2º día los pistilos se juntan en el centro, y están rodeados por los estambres que se han alargado, de manera que cada antera queda por encima de un nectario.

Cuando las moscas visitan las flores en su segundo día de antesis, al libar el néctar su cabeza toma contacto con la antera y se carga de polen.

Al visitar flores en su primer día de antesis, al buscar el néctar, la cabeza deposita el polen sobre los estigmas.

Moscas visitando flores en su 2º día



Esquemas y fotos de Schneider & Jeter 1982

Flor de *Rafflesia arnoldi* (casi un metro de diámetro)



Imagen de www.btinternet.com

Otras flores polinizadas por dípteros tienen olor desagradable, a carroña, que atrae a las moscas necrófagas, como por ejemplo las flores de *Rafflesia arnoldii* (Rafflesiaceae), planta del sudeste de Asia, la flor más grande conocida.

Algunas especies polinizadas por dípteros presentan flores trampa con flores unisexuales protoginas. La inflorescencia de *Arum maculatum* es un espádice, está protegida por la espata; en la parte basal presenta flores femeninas, luego están las flores masculinas fértiles, y luego flores estériles (flores neutras) con una gruesa cerda orientada hacia abajo; la porción apical

constituye un osmóforo que produce olor fétido. La espata está dilatada en la base formando una urna, estrechada a la altura de las flores estériles y ampliamente abierta arriba formando el dispositivo de reclamo. La epidermis interna es muy lisa, con gotitas de aceite secretadas por papilas. Las moscas, atraídas por el olor emitido por el osmóforo, resbalan y caen en la urna, de la que no pueden salir por las cerdas de las flores neutras. A la noche las flores masculinas fértiles liberan el polen que espolvorea los insectos. Al día siguiente se marchitan las flores masculinas estériles y los insectos cargados de polen pueden salir y se precipitan generalmente en otra flor en la que polinizan las flores femeninas.

Arum maculatum, polinización miófila

Planta con inflorescencia



Inflorescencia: espata cortada longitudinalmente en la base



Imagenes de http://www.rz.uni-karlsruhe.de

Detalle de la porción florífera

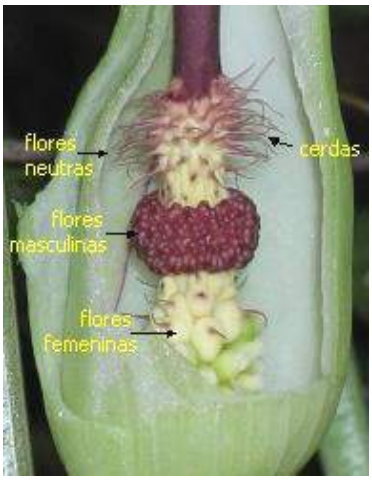


Imagen de http://bib18.ulb.ac.be

23.9. ZOOFILIA: Polinización por medio de animales.

Himenópteros (abejas y avispas): flores **melitófilas**. Estos insectos tienen aparato bucal suctor, buscan néctar accesible, porque tienen órganos bucales cortos. Las flores nectaríferas tienen un costo energético menor para la planta, por que el néctar constituye un ahorro de polen.

Las flores melitófilas atraen a las abejas por una combinación de forma, olor y color. Las corolas de estas flores son generalmente amariposadas, labiadas o en fauce, con superficies para que la abeja se pose, con guías (manchas o líneas coloreadas) que señalan dónde se encuentra el néctar. Las flores producen sustancias aromáticas en los osmóforos, que se encuentran en la corola (*Citrus*), corona (*Narcissus*) u otros órganos florales.

Rosmarinus officinalis, flor melitófila *Angelonia integerrima,* carayá-caá *Citrus,* azahar, fragante



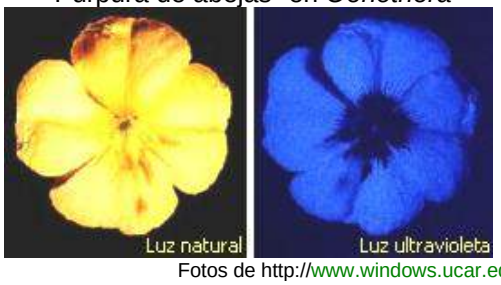




Foto de Raven 2003

"Púrpura de abejas" en *Oenothera*

Las abejas perciben el amarillo, el azul, el blanco; no perciben en cambio el rojo puro. También perciben los rayos ultravioletas, no visibles por los ojos humanos, y por esta razón, muchas flores que son amarillas a nuestros ojos, a los ojos de las abejas se ven de un color llamado "púrpura de abejas".

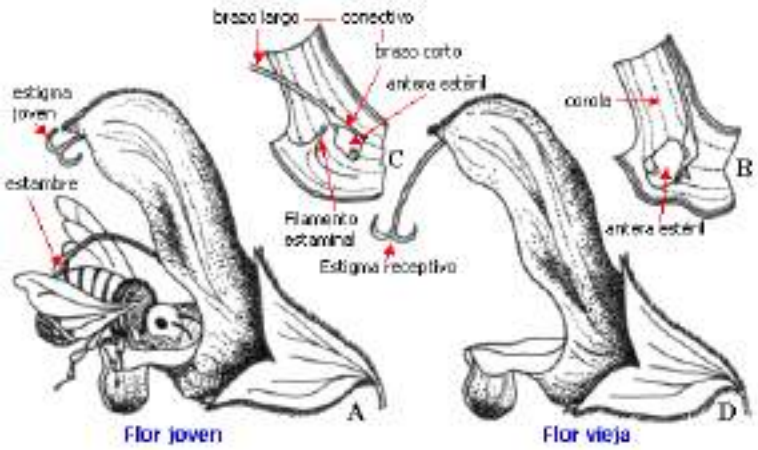


Fotos de http://www.windows.ucar.edu

Las abejas son capaces de memorizar sensaciones (color y olor) de una visita favorable, y la repiten varios días en flores de la misma especie: asocian nutrición con atributos florales, y además pueden transmitir la información a sus compañeras mediante el lenguaje por danza.

Las flores se abren gracias a la habilidad de la recolectora; ciertas flores sólo pueden ser polinizadas por animales con una determinada estructura corpórea. La flor de *Salvia pratensis* posee 2 estambres adnatos a la corola, en los cuales el filamento es corto y el conectivo es largo, con 2 brazos; el brazo largo lleva la teca fértil, y el brazo corto una teca estéril convertida en una plaquita que se une con la del otro estambre (Fig. C). Esta plaquita, en posición normal (Fig. B) impide el libre acceso al néctar. Al ser presionada por el polinizador (Fig. C), abejas o abejorros del género *Bombus*, los extremos largos de los conectivos descienden y sus tecas fértiles, unidas entre sí, frotan el dorso del insecto depositando el polen (Fig. A). Las flores son protándricas, así en flores viejas, el estilo se alarga, y estigma receptivo ocupa el lugar de las tecas fértiles (Fig. D), y cuando *Bombus* visita una de ellas deja el polen en el estigma.

Salvia pratensis: polinización entomófila por abejas *Bombus*



Dibujos de Strasburger 2004

Bombus

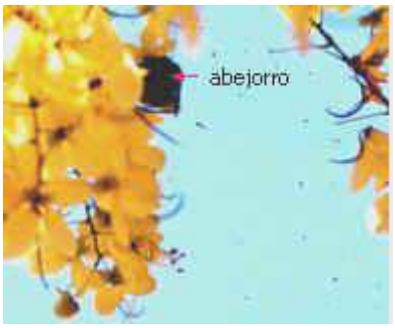


en.wikipedia.org

En ciertas especies de plantas (Ericaceae, Melastomataceae, *Solanum spp., Cassia*) la recolección del polen es vibrátil (buzz-pollination).
Es llevada a cabo por abejas o abejorros (*Bombus*). Estos insectos se aferran a la flor y con rápidas contracciones de sus músculos para vuelo indirecto producen el zumbido característico que hace vibrar las anteras provocando la salida del polen.

Cassia fistula, lluvia de oro, flor e inflorescencia





Las flores con polinización vibrátil comparten algunas características: corola en forma de bol o con pétalos reflexos, tamaño pequeño a mediano, frecuentemente falta de néctar, anteras con dehiscencia poricida, granos de polen pequeños o medianos, no grasos, de superficie lisa. (Knudsen & Olesen, 1993).

Hay flores engañosas que imitan la forma, pilosidad y olor de las hembras de ciertas avispas o abejas. El caso mejor conocido es el de *Ophrys insectifera* (D. 46). (Proctor: 206-208, fig. 7.20), orquídea del sur de Europa; es visitada únicamente por dos especies de avispas del género *Argogorytes*. Los machos nacen en primavera varias semanas antes que las hembras, y en sus primeros vuelos son atraídos por la fragancia de las flores de *Ophrys*, similar a las feromonas secretadas por las hembras (Proctor 206). Además, el labelo presenta forma, color y textura similar a las hembras. El proceso se designa como pseudo-copulación porque las avispas macho intentan aparearse con la flor, y al hacerlo, entran en contacto con la antera, trasladando los polinios de una flor a otra en intentos sucesivos.

Ophrys insectifera, planta y flor



http://linnaeus.nrm.se/



http://pdubois.free.fr/orchidees/

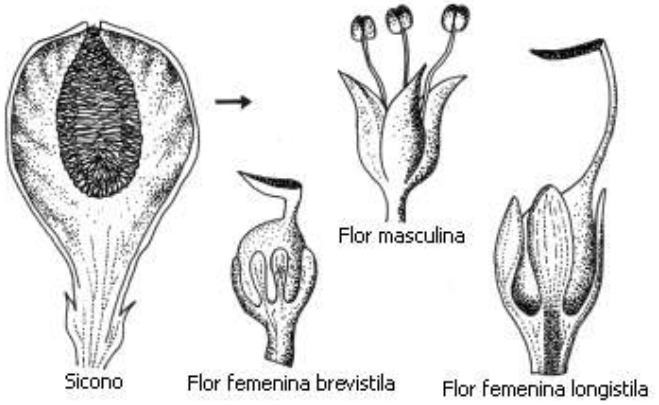
Argogorytes:
pseudocopulación



Foto de http://bib18.ulb.ac.be

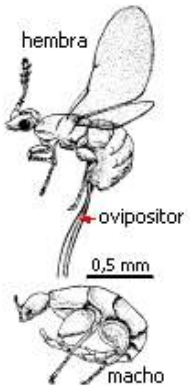
Ficus carica, Higuera: el higo de Esmirna, el higo comercial más importante, presenta sólo flores femeninas longistilas. Para producir frutos necesita la polinización cruzada con la higuera silvestre o cabrahigo, con flores masculinas y femeninas. El polinizador es una avispa diminuta, *Blastophaga psenes*. El cabrahigo tiene flores masculinas fértiles, flores femeninas fértiles longistilas y flores femeninas estériles brevistilas donde las avispas ponen sus huevos, pues su ovipositor es tan largo como el estigma. En primavera nacen las avispas, se aparean y las hembras fecundadas salen cargadas de polen. Entran en los siconos de la higuera de Esmirna; como éstos tienen solo flores longistilas, no pueden depositar allí sus huevos, pero las polinizan.

Ficus carica, higuera: sicono y tipos de flores



Dibujos de Strasburger, 2004

Blastophaga



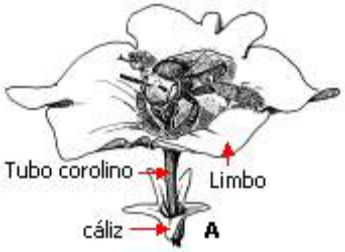
Proctor & Yeo, 1996

También existen otras recompensas, las llamadas "flores de aceite" ofrecen aceites o cuerpos grasos secretados o almacenados en glándulas especiales llamadas elaióforos. Las flores de la familia Malpighiaceae, y de varias especies de orquídeas presentan esta característica, que atrae a determinados grupos de himenópteros (abejas Antophoridae).
Nierembergia hippomanica, chuscho (Solanaceae) tiene flores con corola hipocrateriforme, con tubo largo y delgado y limbo amplio, 5-lobado. Presenta pelos secretores en la parte basal del limbo corolino y sobre la porción basal de los estambres. Sus polinizadores más efectivos son dos especies de *Tapinotapsis*, que recogen aceites de los pelos glandulares, juntan polen, duermen y copulan en la flor. Las abejas polinizan la flor al juntar polen, se posan sobre las piezas fértiles, primero el abdomen toma contacto con el estigma (Fig. B); luego al girar hacia abajo para poder recoger polen con las patas traseras, el abdomen toma contacto con las anteras, recogiendo polen que luego depositará en el estigma de otra flor (Fig. C).

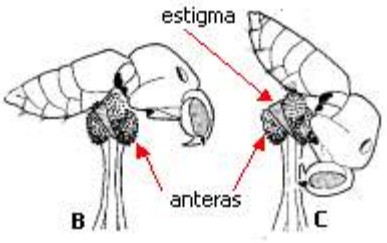
Flores de *Nierembergia*



Tapinotapsis en flor de *Nierembergia*



Polinización de *Nierembergia*



Dibujos de Cocucci 1984 y 1991

Glosario

Antesis: Momento de abrirse el capullo floral.

Antípodas: Aplícase a cada una de las tres células que en el saco embrional de las angiospermas, se hallan en el extremo opuesto al que ocupan las sinérgidas y la ovocélula.

Aparato filar: Pared externa laberíntica (de transferencia) de las sinérgidas.

Aparato ovular: Conjunto de células formado por la ovocélula y las sinérgidas en el saco embrionario de Angiospermas.

Arquegonio: Órgano donde se forman los gametos femeninos en Pteridófitas y Gimnospermas

Bráctea: hoja de la región florífera, distinta por su forma, tamaño, consistencia, color, etc., de las hojas normales y de las que, transformadas constituyen las piezas florales.

Bráctea tectriz: hoja de la región florífera, que en su axila lleva una flor o una inflorescencia.

Brevistilas: dícese de las flores de estilo corto cuando hay polimorfismo floral.

Cálaza: Base de la nucela del rudimento seminal, hasta donde llega el hacecillo vascular, que penetra en él por el funículo para ramificarse allí y dirigirse a los tegumentos.

Calosa: Substancia distinta de la celulosa y de la pectina, que impregna temporalmente algunas membranas y constituye el callo de los tubos cribosos.

Carpelo: Ver megasporófilo

Casmógamo: Término que se aplica a las plantas y a las flores, cuya polinización se realiza estando éstas abiertas.

Célula del canal del cuello: En el arquegonio, cada una de las células superpuestas que se hallan en el interior del cuello.

Célula del canal del vientre: En el arquegonio, la célula que se halla sobre la oosfera, entre ésta y la célula inferior del canal del cuello

Célula del medio o célula central: En Angiospermas, célula binucleada del saco embrionario, contiene los dos núcleos polares que pueden unirse entre sí formando el núcleo secundario.

Célula madre de las megásporas: Ver megasporocito.

Cenocito: Masa protoplasmática multinucleada como consecuencia de divisiones nucleares no seguidas de divisiones citoplasmáticas.

Cigota: Célula huevo, producto de la fecundación o singamia. Al desarrollarse formará el embrión.

Cleistógama: Término que se aplica a las plantas o flores, cuya polinización se realiza estando éstas cerradas. Se opone a casmógamo.

Diploide: Dos juegos de cromosomas (uno de origen materno y otro de origen paterno). La mitosis da como resultado células diploides.

Disciformes: En forma de disco.

Endosperma: Tejido de reserva de las semillas, formado en las Angiospermas a partir de la fecundación de la célula del medio con una gameta. Es un tejido frecuentemente triploide que puede ser digerido por el embrión.

Endosperma primario: En las Gimnospermas es el prótalo femenino, formado a partir de la megáspora. Es el tejido de reserva de las semillas

Escama ovulífera: Sinónimo de escama seminífera. En flores e inflorescencias de las coníferas y de otras gimnospermas, es el carpelo o megasporófilo de la flor femenina, ubicado en la axila de la bráctea tectriz.

Esporofito: Generación que forma esporos como estructuras reproductivas, éstas son asexuadas. En las plantas vasculares el nivel de ploidía del esporofito es 2n.

Funículo: Cuando los sedimentos seminales y luego las semillas, se unen a la placenta mediante un filamento llamado funículo.

Gametofito: Generación que forma gametos, éstos son sexuados. En las plantas vasculares el nivel de ploidía del gametofito es n.

Generación: Conjunto de células vegetativas, nacidas por sucesivas mitosis a partir de una determinada célula reproductiva (espora, o zigoto, o estructuras equivalentes como las yemas adventicias, los propágalos, etc.

Haploide: Un juego de cromosomas. La meiosis da como resultado células haploides.

Haustorios: Término propuesto por De Candolle que, en general, equivale a chupador. Órganos de morfología muy diversa, que sirven para absorber jugos vitales de algún tejido.

Hemicelulosa: Polisacárido parecido a la celulosa, pero más soluble e hidrolizable; se encuentra sobre todo en las paredes celulares.

Inflorescencia o estróbilo: piña de los pinos. Nombre empleado por Linné para designar el pseudocarpo de las coníferas.

Longistila: De estilo largo. Opuesto a brevistila.

Megagametófito. Gametófito femenino en plantas heterospóricas. En Gimnospermas es el prótalo o endosperma primario. En Angiospermas es el saco embrionario

Megagametogénesis. Proceso de formación de los gametos femeninos. En las Pteridofitas ocurre en el prótalo. En las plantas con semilla tiene lugar en la nucela del óvulo.

Megáspora o Macróspora: Espora grande, por oposición a micróspora. Espora (n) que originará un gametófito femenino en plantas heterospóricas (muchas pteridófitas, angiospermas y gimnospermas)

Megasporangio: órgano donde se diferencia el megasporocito; esporangio donde se forman las megásporas. En las plantas con semilla es la nucela del óvulo.

Megasporocito: Célula (2n) que se divide por meiosis y produce cuatro megasporas haploides. También llamada célula madre de las megasporas.

Meiosis: División celular en la cual se forman cuatro células hijas con la mitad de cromosomas que la célula madre

Micrópilo: En los rudimentos seminales, es la abertura que a modo de canalículo, dejan en el ápice los tegumentos.

Mitosis. División celular en la que se forman dos células hijas con igual número de cromosomas que la célula madre.

Monadelfos: Aplícase a las plantas, flores, etc, que tienen los estambres soldados por los filamentos en un solo cuerpo.

Monoclinas: Grupo de plantas que comprende todas las eudicotiledóneas de flores hermafroditas. Opuesto a diclinas.

Monoica: Dícese de las especies en que ocurre el fenómeno de monoecia.

Mucílago: Carbohidrato que tiene la propiedad de hincharse con el agua, proceden de las degradaciones de la celulosa, calosa, lignina y sustancias pécticas.

Nucela: Parte interna del rudimento seminal, rodeada por el o los tegumentos; en las plantas con semilla, es el megasporangio.

Núcleo primario del endosperma. En Angiospermas, núcleo resultante de la fusión de un gameto masculino con los núcleos polares de la célula central del saco embrionario.

Núcleos polares. Los dos núcleos contenidos en la célula central o célula del medio del saco embrionario de Angiospermas. Se fusionan constituyendo un núcleo secundario 2n.

Núcleo secundario: en Angiospermas, el núcleo formado por la fusión de los dos núcleos polares de la célula del medio del saco embrionario.

Oósfera: ver ovocélula.

Osmóforo: Que trae olor, que despide fragancia.

Ovocélula: Gameto femenino de las plantas con semilla. En Pteridofitas y Gimnospermas situada en el arquegonio, en Angiospermas en el saco embrionario.

Óvulos tenuinucelados: La nucela tiene espesor variable. Si es pequeña, el óvulo es tenuinucelado.

Óvulos crasinucelados: Cuando la nucela tiene varias capas de células por fuera del saco embrionario el óvulo es crasinucelado.

Pectina: Cualquiera de las substancias de propiedades gelatinizantes. Se encuentran en frutos maduros, remolachas, zanahoria, etc.

Plasmalema: Banda externa del citoplasma próxima a la pared; consiste de una única membrana, también llamada membrana celular o membrana plasmática.

Prótalo. Gametófito de las Pteridófitas. Ver megagametófito.

Proterogina: Dícese de la planta, flor, etc., dicógama en que el gineceo alcanza su madurez sexual antes de que los estambres tengan polen formado, y puedan emplearse en la polinización.

Quilla: carina, conjunto de los dos pétalos inferiores o delanteros de la flor papilionada, que son los más internos.

Saco embrionario: El gametófito femenino de las Angiospermas.

Saco embrionario monospórico. Formado a partir de una megáspora.

Saco embrionario bispórico. Formado a partir de dos megásporas

Saco embrionario tetraspórico. Formado a partir de cuatro megásporas

Sacos polínicos: Microsporangios de las plantas con semilla, cada lóculo de las anteras.

Sinérgida: Cada una de las dos células laterales que acompañan a la ovocélula en el aparato ovular del saco embrionario en Angiospermas.

Tétrade. Conjunto de cuatro esporas resultantes de la división meiótica de un microsporocito o megasporocito.

Viscina: sustancia viscosa.

Bibliografía

Baker, A.M., Thompson J.D. & Barrett S. C. H. 2000.

Barrett S.C.H. & Harder L.D. 2005. The evolution of polymorphic sexual systems in daffodils (Narcissus). New Phytologist 165: 45-53.

Bertin R.I. & Newman C.R. 1993. Dichogamy in Angiosperms. Bot.Rev. 59: 112-120.

Burkart A. 1974. Flora Ilustrada de Entre Ríos. Dicotiledóneas Metaclamídeas. Colección científica del INTA. Tomo VI, Parte VI. 554 págs.

Cocucci A.A. 1984. Polinización en Nierembergia hippomanica (Solanaceae). Kurtziana 17: 31-47.

Cocucci A.A. 1990. Pollination biology of Nierembergia (Solanaceae). Pl.Syst.Evol. 174: 17-35

Cocucci A.E. 1994. Los ciclos Biológicos en el reino vegetal. Academia Nac.Ciencias de Córdoba.

Cox P.A. 1993. Water pollinated plants. Scientific American 269(4): 159-165

Cristóbal C.L. 1960. Revisión del género Ayenia L. Opera Lilloana 4: 1-230.

Esau K. 1982. Anatomía de las plantas con semilla. 2a. ed. Hemisferior Sur. Bs.As.

Jesson L.K. & Barrett S.C.H. 2003. The comparative biology of mirror-image flowers. Int.J.Plant Sci. 164(Suppl.): S237-S239.

Kasahara R.D., Portereiko M.F., Sandaklie-Nikolova L., Rabiger D.S. & Drews G.N. 2005. MYB98 Is Required for Pollen Tube Guidance and Synergid Cell Differentiation in Arabidopsis. The Plant Cell 17: 2981–2992.

Knudsen J.T. & Olesen J.M. 1993. Buzz-pollination and patterns in sexual traits in North European Pyrolaceae. Amer.J.Bot. 80: 900-913.

Maldonado de Magnano, S. 1989. Embryological studies in Spigelia humboldtiana (Loganiaceae). Phytomorphology 39: 299-309.

Nasrallah J., Nasrallah M. and C. Schopfer. 1999. The Male Determinant of Self-Incompatibility in Brassica. Science (número de noviembre)

Proctor M., Yeo P. & Lack A. The Natural History of Pollination. Timber Press. Portland, Oregon. 479 págs.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2003. Biology of Plants. 6a. ed. Freeman/Worth.

Strasburger, Tratado de Botánica. 2004. 9a. ed. castellana. Ed.Omega, Barcelona.

Schneider E.L. & Jeter J.M. 1982. Morphological studies of the nymphaeaceae. XII. The floral biology of Cabomba caroliniana. Amer.J.Bot. 69(9): 1410-1419

Svoma, E. 1997. Seed development and function in Artabotrys hexapetalus (Annonaceae). Pl.Syst.Evol. 207: 205-223.

Valla J.J. & Martín M.E. 1976. La semilla y la plántula del irupé (Victoria cruziana D'Orb.) (Nymphaeaceae). Darwiniana 20: 391-407.

Valla J.J. 1979. Morfología de las plantas superiores. Ed. Hemisferio Sur. 332 págs.

Vogel S. 1990 Radiación adaptativa del sindrome floral en las familias neotropicales. Bol.Acad.Nac.Ci.Córdoba 59: 1-30.

Yeo P.F. 1993. Secondary pollen presentation: Form, function and evolution. Plant Syst.Evol. Suppl. 6

Tema 24: Fecundación y embriogénesis

PTERIDOFITAS

En este grupo de plantas los gametos masculinos son móviles, presentan cilios u otro tipo de apéndices para desplazarse, de manera que la presencia de agua es imprescindible para que ocurra la fecundación. Los gametos masculinos se desplazan hasta los arquegonios, se abren paso a través del cuello, y penetran la ovocélula para formar la célula huevo o cigoto.

La primera división del cigoto puede ser horizontal con respecto al eje del arquegonio, o longitudinal. En el primer caso, los embriones pueden ser **exoscópicos**, si el ápice caulinar se orienta hacia afuera (*Psilotum*, *Tmesipteris*, *Equisetum*, algunas Ophioglossaceae), o **endoscópicos,** si el ápice caulinar se orienta hacia el fondo del esporangio. En el último caso, puede tener suspensor, un conjunto de células estériles que empuja el embrión propiamente dicho hacia adentro (*Lycopodium*, *Selaginella*, alg. Marattiaceae) o no (*Isoetes*, alg. Marattiaceae y Ophioglossaceae). Si la primera división es vertical, el embrión es **prono**, el ápice caulinar crece lateralmente con respecto al eje del arquegonio, y no tiene suspensor (helechos leptosporangiados).

Generalmente el embrión de las pteridófitas tiene tres partes: un pie (la porción adherida al prótalo), el ápice caulinar y la primera raíz. El embrión no es bipolar como el de las plantas con semillas.

Embrión de Pteridófita

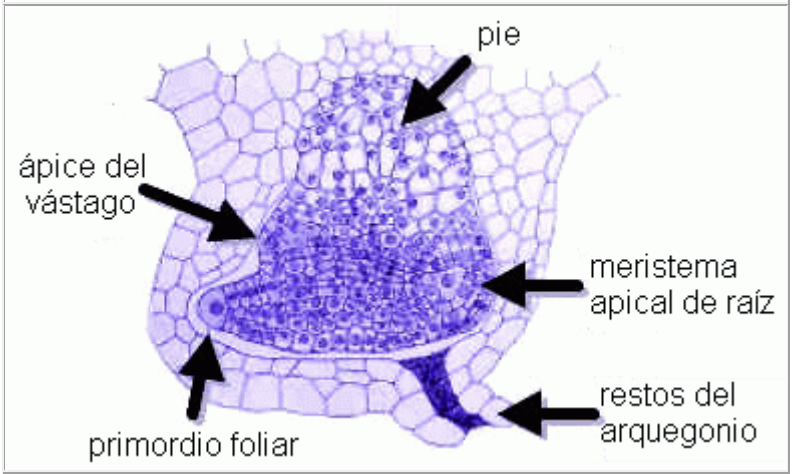
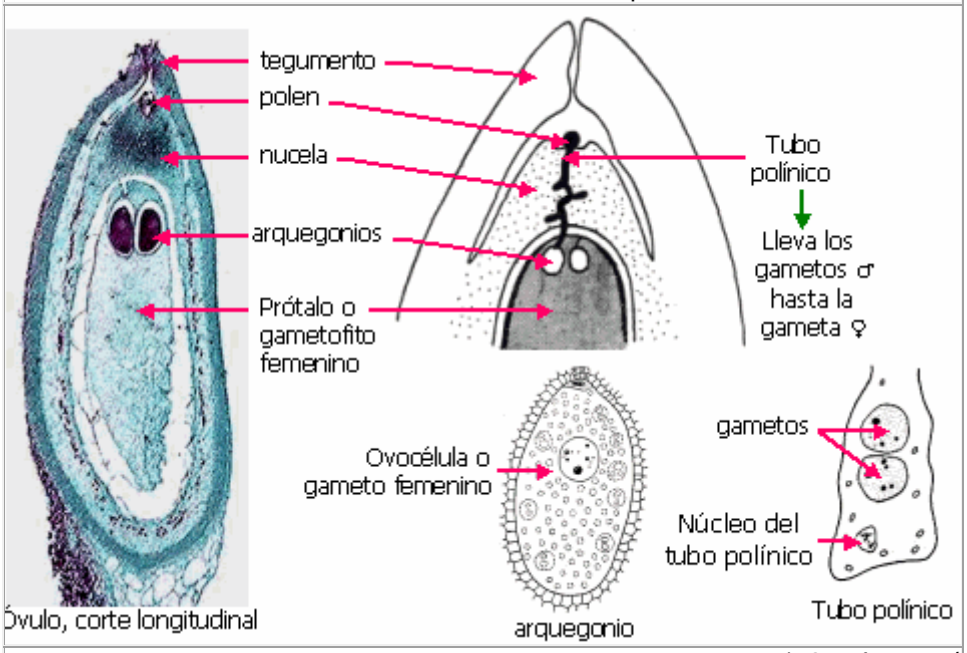


Imagen de http://www.botany.hawaii.edu/faculty/webb/

GIMNOSPERMAS

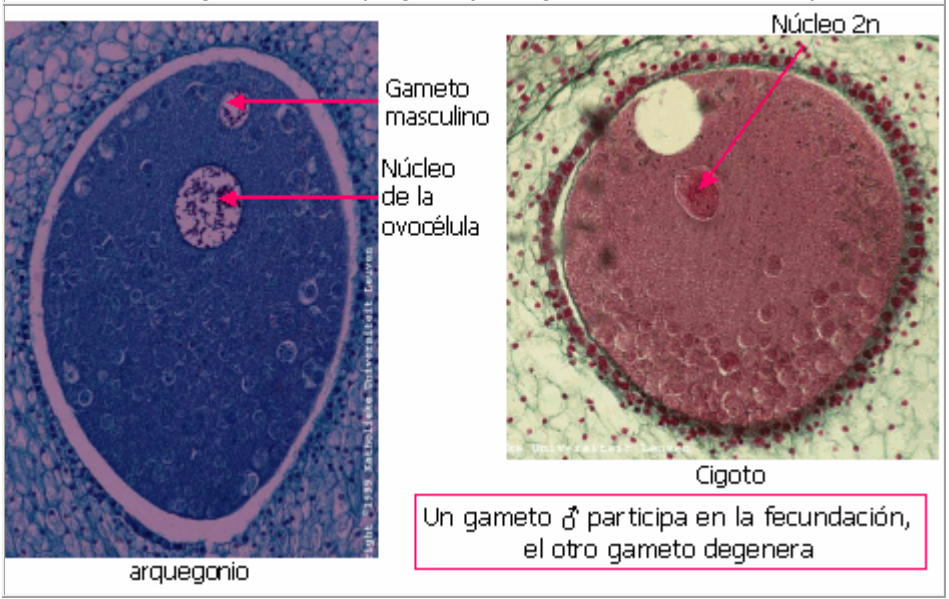
Pinus. El tubo polínico crece muy lentamente, abriéndose paso a través de la nucela del óvulo. Cuando llega hasta el gametofito femenino, se abre paso entre las células del cuello del arquegonio, penetra en la ovocélula o gameta femenina y descarga en ella su contenido. Allí ocurre la **fecundación**: uno de los gametos se une con el núcleo de la ovocélula y el otro degenera, igual que el núcleo vegetativo y las demás células del arquegonio.

Fecundación en *Pinus*, Gimnosperma



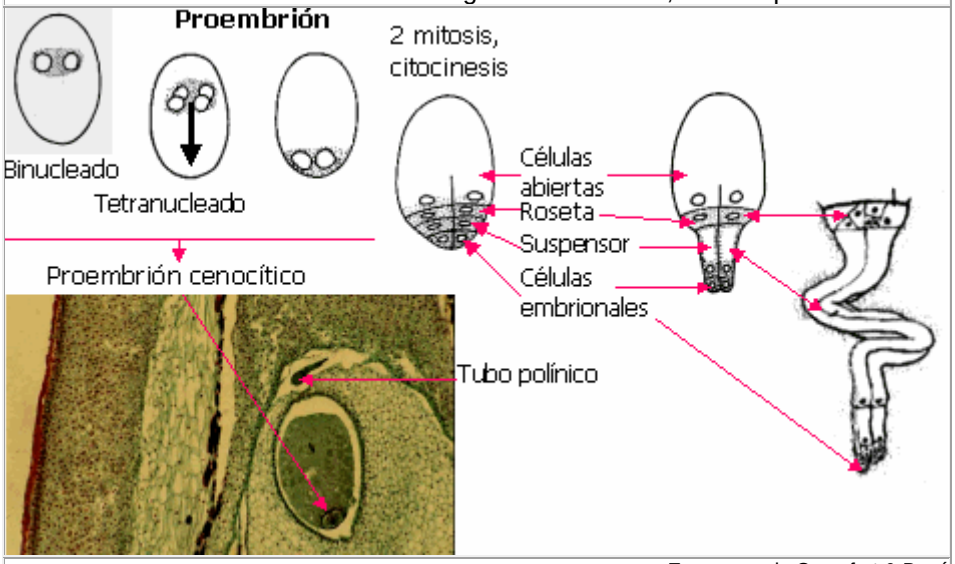
Esquemas de Camefort & Boué

Fotomicrografías del arquegonio y el cigoto de *Pinus*, Gimnosperma



Generalmente son fecundados todos los arquegonios y todas las ovocélulas comienzan la embriogénesis. Se inicia el desarrollo de tantos embriones como arquegonios hay. Este tipo de **poliembrionía** se denomina **policigótica** porque ocurre a partir de cigotos diferentes. Las 2 primeras divisiones del **cigoto** son nucleares libres; los 4 núcleos se hunden hasta el fondo de la célula donde se disponen en un solo plano (**proembrión cenocítico**). Allí los cuatro núcleos se dividen mitóticamente dos veces al tiempo que se produce la citocinesis, de manera que se forman 4 estratos de 4 células cada uno.

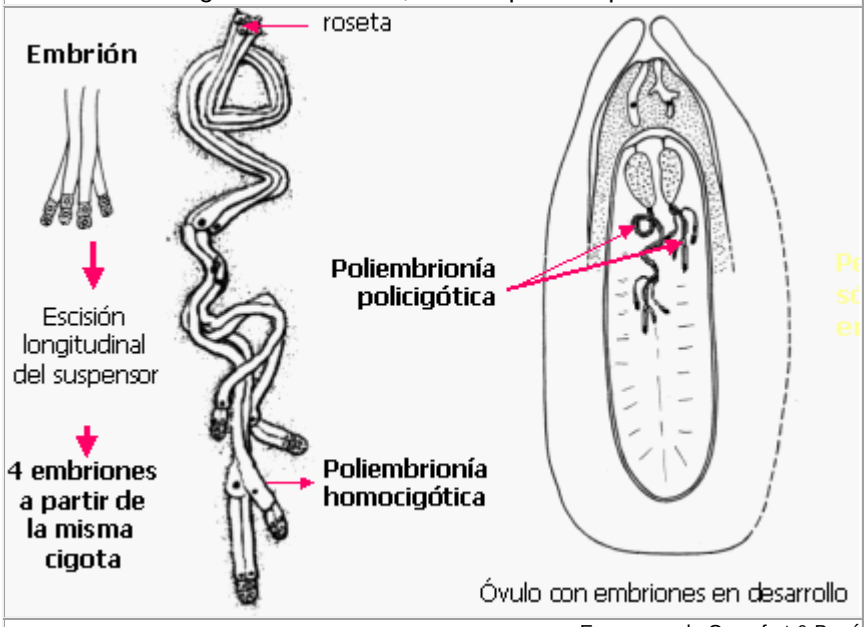
Estadios iniciales de la embriogénesis en *Pinus*, Gimnosperma



Esquemas de Camefort & Boué

Los 4 núcleos superiores no completan la formación de paredes y terminan por degenerar. El segundo estrato de cuatro células constituye la **roseta**, y desarrolla una gruesa pared que lo separa del primero: la **placa basal**. El 3° estrato forma el suspensor, y empuja al cuarto hacia el prótalo cuyas células están llenas de reservas.

Embriogénesis en *Pinus*, Gimnosperma - poliembrionía



Esquemas de Camefort & Boué

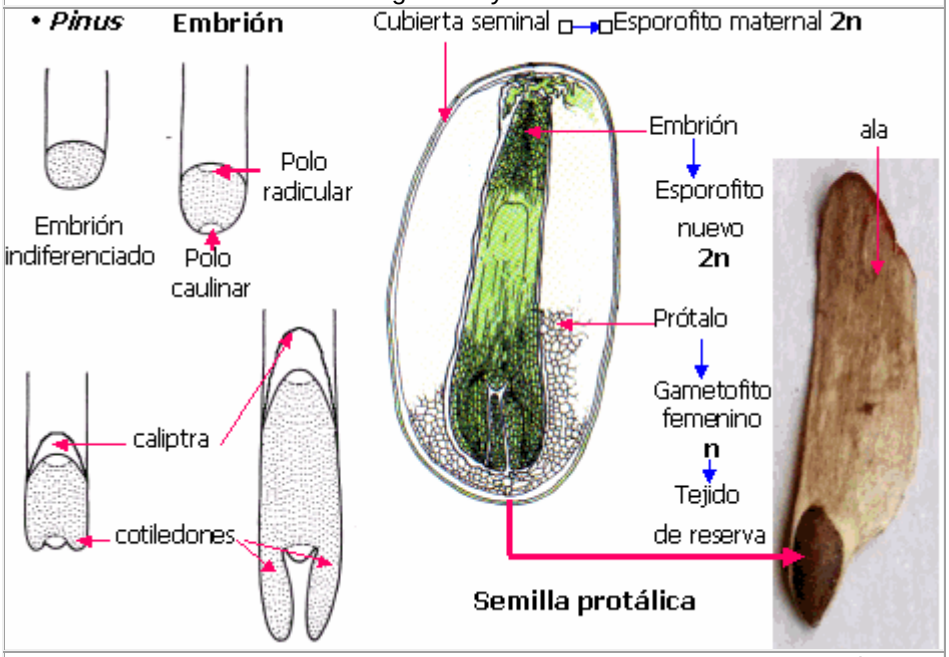
El cuarto estrato es el que formará el embrión. Cada una de las 4 células formará un embrión, es decir que ocurre un segundo tipo de poliembrionía, llamada **homocigótica** porque tiene lugar por división del cigoto.

Cada embrión se desarrolla por la actividad de una **célula apical piramidal**. Cuando consta de varios cientos de células, la célula apical ya no se distingue. Lo primero que se desarrolla en el embrión son los **polos** radicular y caulinar y por último se inician los **cotiledones**, generalmente 8, por encima del eje hipocótilo-radicular.

Solo un embrión se desarrollará totalmente, los demás degeneran. El embrión está listo, maduro, cuando las semillas son liberadas, dos años después de la aparición de las flores.

En la semilla de pino se combinan tejidos de origen y ploidía diferentes. El tegumento es 2n, producido por la planta madre, el esporófito maternal; presenta un ala, formada por una parte adelgazada de la escama ovulífera que se desprende de ella. El tejido de reserva es el endosperma primario n, que es parte del gametófito femenino. El embrión 2n que se forma después de la fecundación, es el nuevo esporófito.

Estadios finales de la embriogénesis y formación de la semilla en *Pinus*



Esquemas de Camefort & Boué y Raven

***Ginkgo biloba*:** La especie es dioica. En el pie femenino los óvulos están dispuestos por pares en el extremo de un corto pedúnculo. Cuando están maduros para la polinización, el micrópilo segrega un líquido viscoso al que quedan adheridos los granos de polen.

Ginkgo biloba (Gimnospermas)



Arbol de 1000 años, Kumamoto, Japón



óvulos





Óvulos - semillas en el suelo

Esquema de www.botany.utoronto.ca/

En la nucela se ha formado una concavidad apical: la cámara polínica. Después de la polinización la nucela y el micrópilo se cierran, dejando encerrados a los granos de polen, que comienzan a germinar. Los óvulos caen del árbol antes de que ocurra la embriogénesis, y en climas fríos, incluso antes de que ocurra la fecundación.

Ginkgo biloba: óvulo y ápice del óvulo en el momento de la liberación de los gametos masculinos

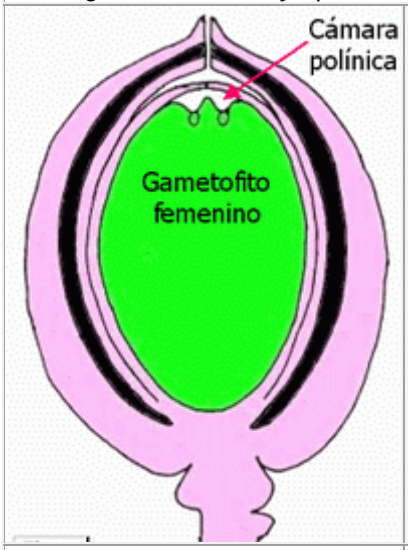


Imagen de www.botany.utoronto.ca/

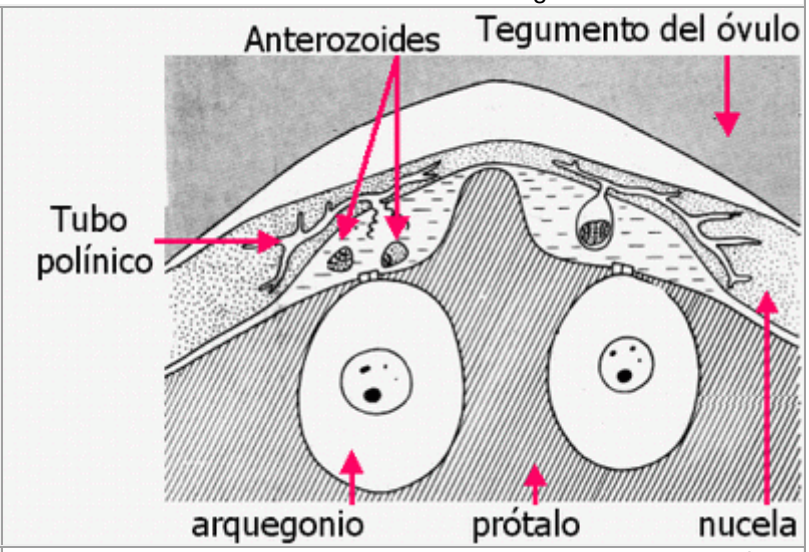
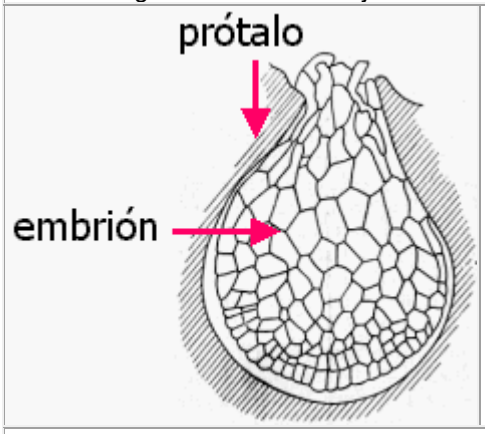


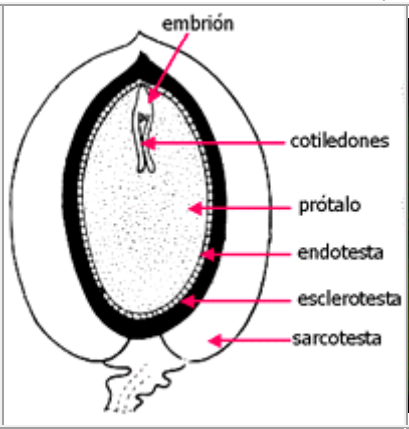
Imagen de Camefort & Boué 1969

En la **fecundación**, cada gameto masculino se fusiona con la ovocélula de un arquegonio para producir la célula huevo o cigoto. Éste comienza a dividirse mitóticamente para formar el embrión. Como cada gametofito femenino tiene dos o más arquegonios, se inician varios embriones, pero usualmente completa su desarrollo sólo uno. Inicialmente el embrión crece dentro del arquegonio, luego se desarrolla dentro del prótalo.

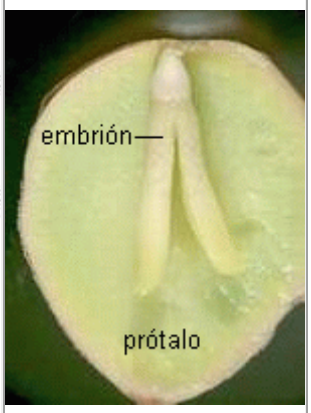
Los embriones de *Ginkgo biloba* presentan radícula, hipocótilo, plúmula y 2-3 cotiledones.

Ginkgo biloba: embrión joven - semilla inmadura - semilla madura, sin cubierta seminal





Imágenes de Camefort & Boué



www.csupomona.edu/

ANGIOSPERMAS

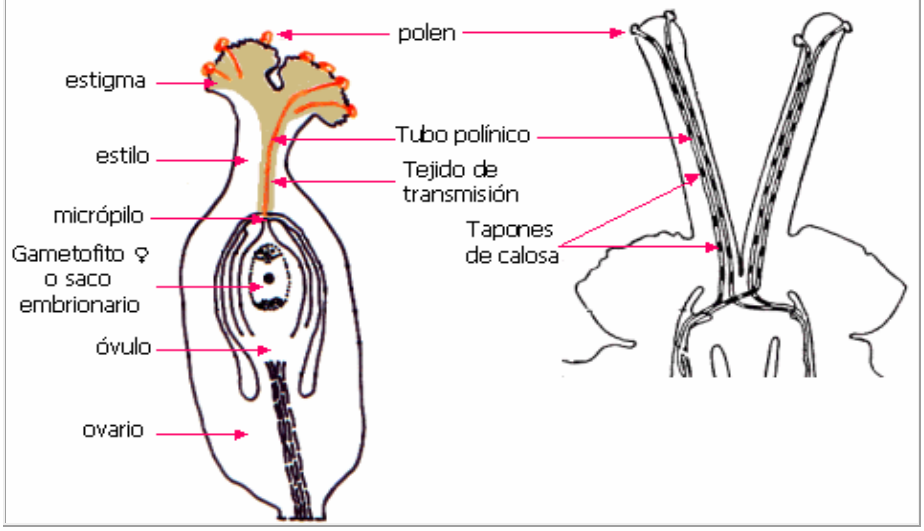
El proceso de la fecundación se inicia con la **germinación** del grano de polen sobre el estigma, desarrollando el tubo polínico. La relación del tubo polínico con la intina no ha sido totalmente aclarada: con microscopio óptico, el tubo parece empujar a los lados la capa de intina que hay en la abertura; con microscopio electrónico la intina se ve continua con la pared del tubo.
El tubo polínico crece sobre el tejido transmisor, sobre las células, entre ellas o en las paredes mismas. Las paredes o las laminillas medias son disueltas por enzimas pectinasas producidas en el extremo del tubo. El tubo crece por alargamiento, esencialmente por un proceso de síntesis de pared celular en la extremidad, llevado a cabo por dictiosomas que aportan su contenido (sustancias pécticas y hemicelulosas) para constituir la pared celular, mientras su membrana alarga el plasmalema. En la parte superior se forman tapones de calosa que sellan sucesivamente las partes viejas vacías.

Muchos granos llegan al estigma y germinan, pero solo uno producirá la fecundación de cada óvulo.

El tubo sigue su desarrollo sobre el tejido transmisor ovárico y llega al óvulo, al que penetra generalmente por el micrópilo: porogamia. Excepcionalmente puede penetrar por otros lugares: aporogamia (*Ulmus*: tegumentos; *Casuarina*: cálaza).

Los óvulos de algunas plantas (*Beta, Gasteria, Paspalum, Ornithogalum*) presentan un exudado micropilar viscoso que contiene proteínas y carbohidratos. Posiblemente sirve como fuente nutricional y también como guía para el tubo polínico. En *Gasteria* el exudado parece ser secretado por el aparato filar. (Franssen-Verheijen & Willemse, 1993).

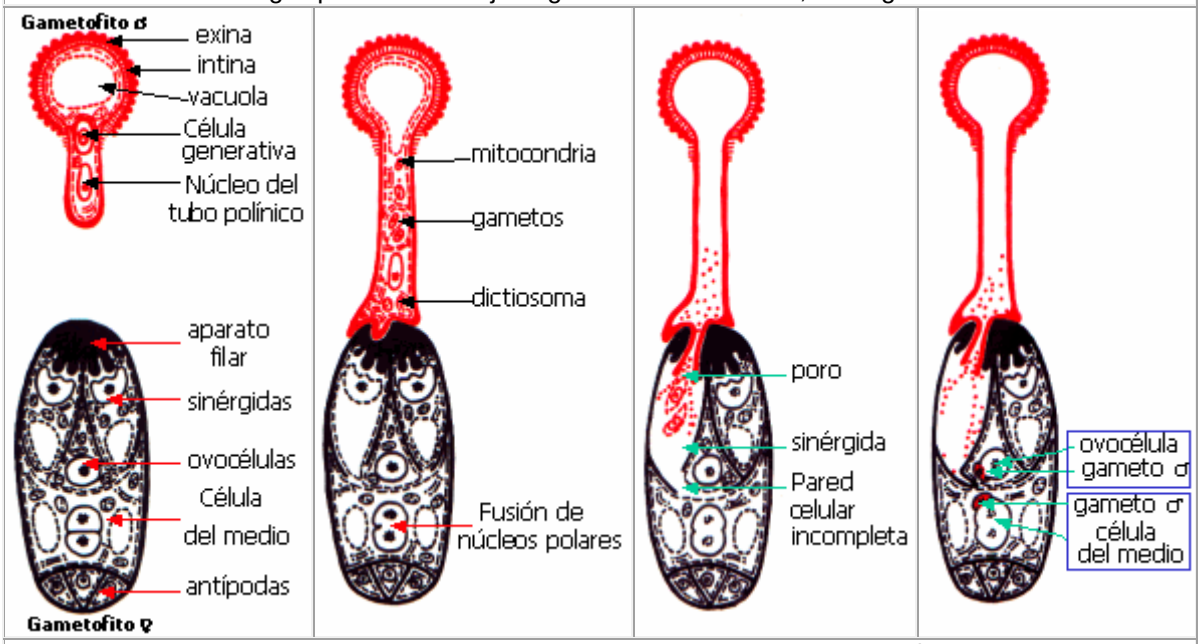
Germinación del polen y desarrollo del tubo polínico en Angiospermas



En algunas Gramineae (Andropogoneae y Paniceae: *Stipa, Cenchrus, Pennisetum, Brachiaria*) las células del ápice de la nucela se hipertrofian y proyectan al canal micropilar. Son células de transferencia, tienen paredes gruesas, con invaginaciones y protoplasma denso. Se ha sugerido que participan en la nutrición del tubo polínico por su aspecto glandular. Esta estructura se denomina **embellum** (*embellishment*: ornamento) (Busri *et al*. 1993).

El citoplasma, los gametos y el núcleo de la célula vegetativa se encuentran en la porción apical del tubo polínico. Más arriba se encuentra una gigantesca vacuola que aumenta de tamaño por incorporación de agua.

Fecundación en Angiospermas - en rojo el gametofito masculino, en negro el saco embrionario



Imágenes modificadas de Cocucci

El tubo polínico hace contacto con el saco embrionario en el aparato filar de la sinérgida, lo atraviesa, y luego se forma un poro en el extremo del tubo para que pueda descargar su contenido en el citoplasma de la sinérgida. Esta recibe los gametos y parte de su citoplasma. El núcleo vegetativo del tubo se desorganiza. Uno de los gametos penetra en la ovocélula, y se fusiona con ella para constituir la célula huevo o cigoto 2x. El otro penetra en la célula del medio y se fusiona con el núcleo secundario formado por la fusión de los dos núcleos polares, constituyendo el núcleo primario del endosperma, generalmente triploide, 3x.

Este proceso, llamado **doble fecundación**, es característico de las Angiospermas. Desde la polinización hasta la fecundación pueden transcurrir 12-48 horas (lo más frecuente).

Variantes: en *Taraxacum kok-saghys* el proceso es muy rápido, requiere apenas 15 minutos, mientras en *Quercus* dura 14 meses.

Doble fecundación en Lilium

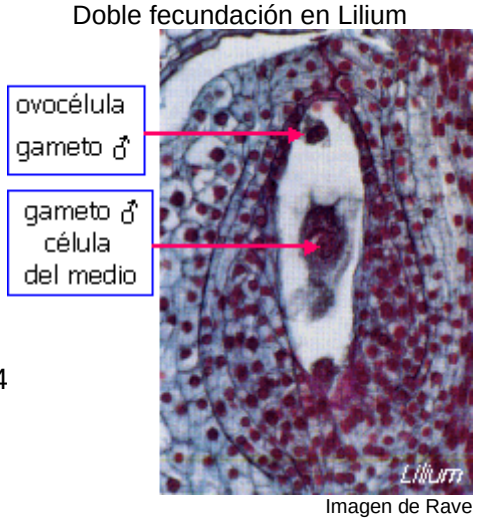


Imagen de Rave

La **embriogénesis** comienza generalmente después que se inicia el endosperma, unas pocas horas después de la fecundación, o después de varios meses.

El cigoto muestra una diferenciación citológica entre los polos calazal y micropilar, es decir que se define un **eje**. La polarización del cigoto, proceso controlado por el complejo membrana plasmática-citoesqueleto, es la base del desarrollo ontogenético. El polo calazal es el asiento de la mayor parte del crecimiento, el **embrión** se desarrolla de células formadas en este polo. El polo micropilar tiene esencialmente función vegetativa, su crecimiento produce el **suspensor** que asegura al embrión en la zona micropilar y suministra un mecanismo de transferencia de nutrientes.

La primera división del cigoto en angiospermas es transversal, excepto en las Piperaceae donde aparentemente es longitudinal; las siguientes pueden ser transversales, verticales u oblicuas. Los embriones muestran una gran variación en la derivación de sus partes a partir de las hileras producidas por las divisiones iniciales en la cigota y sobre esta base se han establecido diversas clasificaciones, muy complejas, con numerosas excepciones, que no tienen mayor importancia porque se aplican al **proembrión**, es decir a los primeros estadios del desarrollo, incluyendo el suspensor.
Haccius propone una clasificación simplificada, en 3 tipos, según la cantidad relativa de material celular que toma parte en la formación del embrión propiamente dicho:

I) solo una parte de las derivadas de la célula apical
II) todas las derivadas de la célula apical
III) las derivadas de la célula apical y parte de las derivadas de la célula calazal (Ej.: *Capsella bursa-pastoris*)

Embriogénesis de *Capsella bursa-pastoris*.

La célula huevo o cigoto se divide transversalmente en 2 células: la célula micropilar o célula basal que se divide transversalmente repetidas veces para formar el **suspensor** y la célula calazal o terminal que se divide verticalmente.

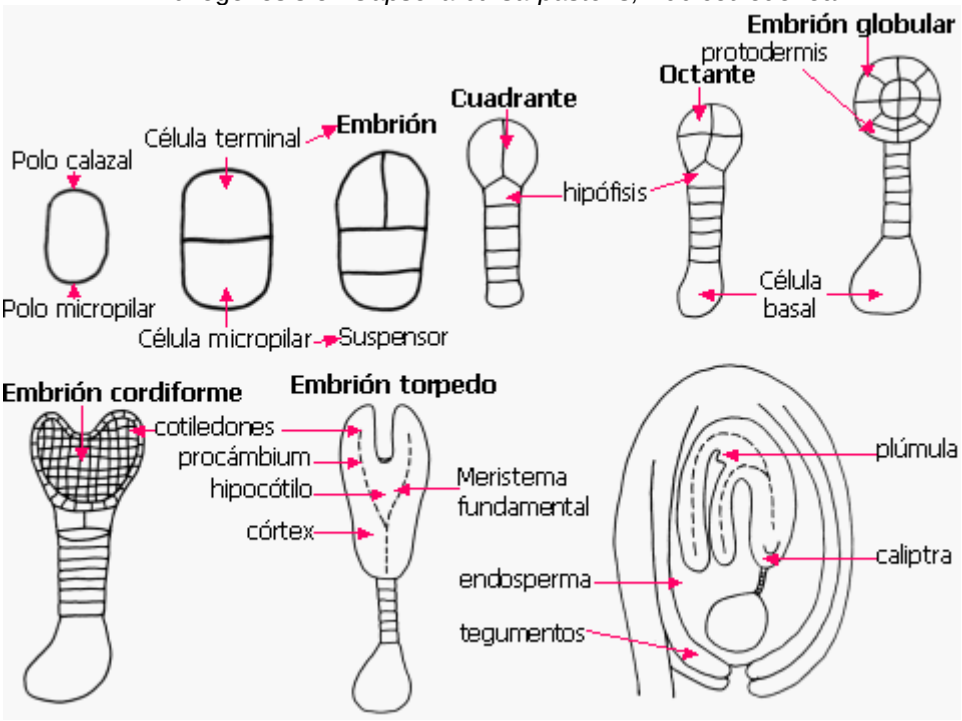
En el suspensor se puede distinguir una célula basal, la más cercana al micrópilo, muy grande, vacuolada, con una extensa red de proyecciones parietales, que participa en la nutrición del embrión, y varias células calazales que pronto degeneran. La célula basal vive un poco más pero finalmente desaparece. La célula interna se diferencia en **hipofisis**. A medida que crece el suspensor empuja hacia adentro al embrión, hacia el tejido nutricio que se está formando.

En las células derivadas de la célula calazal ocurre otra división vertical, en un plano perpendicular al primero. Luego estas 4 células (cuadrante) se dividen transversalmente formando 8 células (octante). Luego éstas se dividen periclinalmente: el embrión es ahora una estructura **globular**. Las divisiones siguen hasta que el **embrión globular** consta de 64 células.

Divisiones localizadas en este cuerpo globoso forman 2 prominencias que originan los **cotiledones**. El embrión adopta así la forma de **cuerpo cordiforme**; en este estado se diferencia la **protodermis** a partir de las células superficiales.

Las divisiones celulares continúan y se alargan cotiledones e **hipocótilo**. El embrión toma forma de **torpedo**. Divisiones verticales esbozan el **procambium** delimitándolo del meristema fundamental y del cortex. El crecimiento continúa, los cotiledones alcanzan el polo calazal del saco embrionario y el embrión se curva.

Embriogénesis en *Capsella bursa-pastoris,* Eudicotiledónea

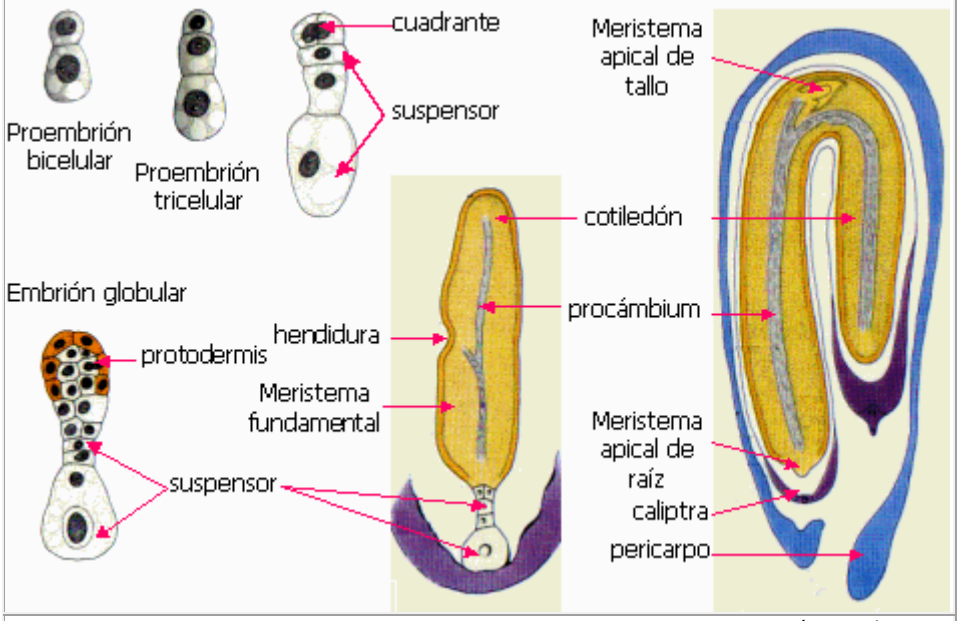


Se organiza el **ápice caulinar: plúmula**. El **meristema apical** se localiza entre los cotiledones. El **procambium** forma el centro del eje hipocotilo-raíz y se extiende a los cotiledones. La hipófisis, por una serie de divisiones repetidas contribuye a formar la **caliptra** y el **ápice radical**, formándose la **radícula** separada de los cotiledones y de la plúmula por el hipocótilo. Durante el crecimiento del embrión, el **endosperma** pasa del estado de **núcleos libres** al estado **celular**. El nucelo es digerido.

Embriogénesis de Monocotiledóneas

Los estadios iniciales, hasta la formación del embrión globular son idénticos. Se diferencia en que el cotiledón se desarrolla apicalmente, y el ápice caulinar está en una hendidura lateral. Según algunos investigadores, la posición lateral del ápice es aparente, desplazada por el cotiledón. Primero se diferencia el cotiledón, y luego las otras partes del embrión.

Embriogénesis en *Sagittaria,* Monocotiledónea



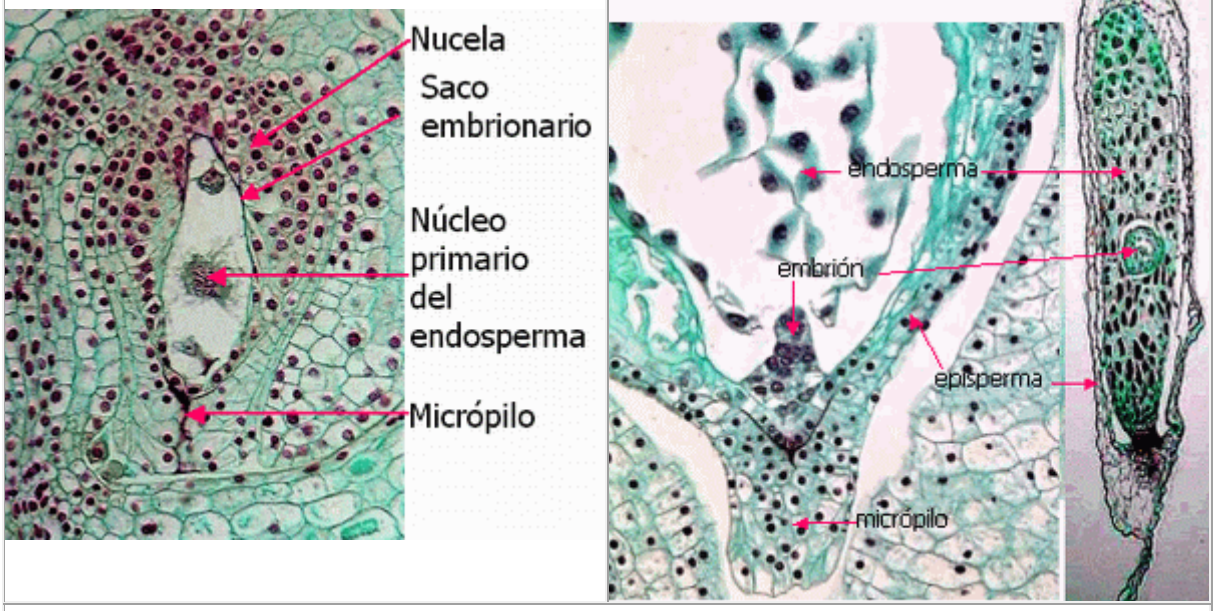
Imágenes de Raven

Formación del endosperma

El endosperma es una estructura propia de las Angiospermas. La célula madre del endosperma comienza a dividirse antes que el cigoto, generalmente es triploide.

El endosperma sirve inicialmente para nutrir al embrión, más tarde puede desaparecer por completo o conservarse en la semilla como tejido de reserva o **albumen**.

Endospermogénesis en *Lilium*



La formación del endosperma puede ocurrir en tres formas básicas:

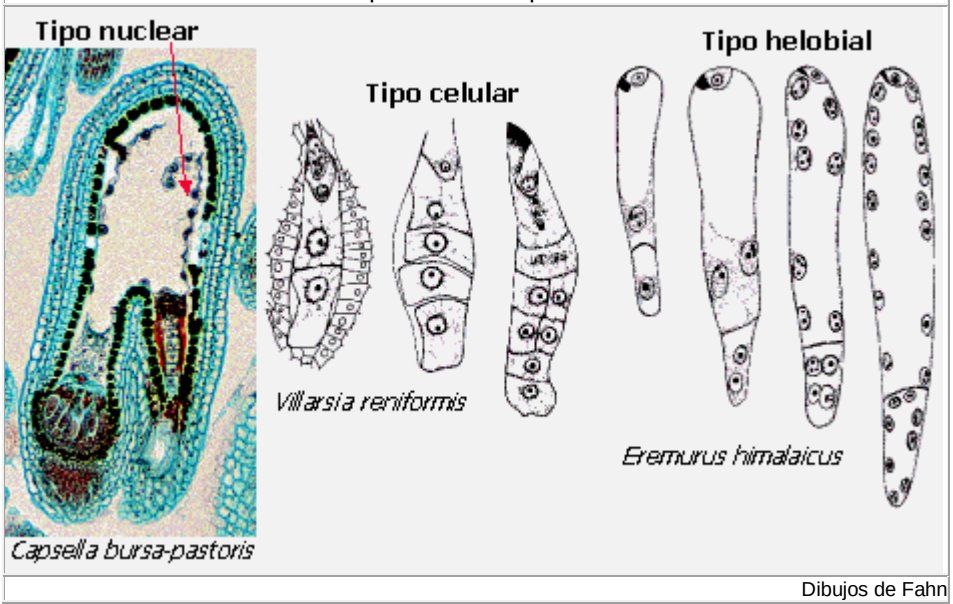
Tipo nuclear

La célula madre se divide varias veces produciendo numerosos núcleos (8 a 2.000). Las paredes se forman después de cierto tiempo. Puede digerir las células de la nucela e incorporar células tegumentarias. Ejs.: *Malva, Malus, Capsella*.

Tipo celular

Cada división nuclear es seguida de formación de paredes. Este tipo de endosperma se encuentra en el género *Senecio*.

Tipos de endosperma



Dibujos de Fahn

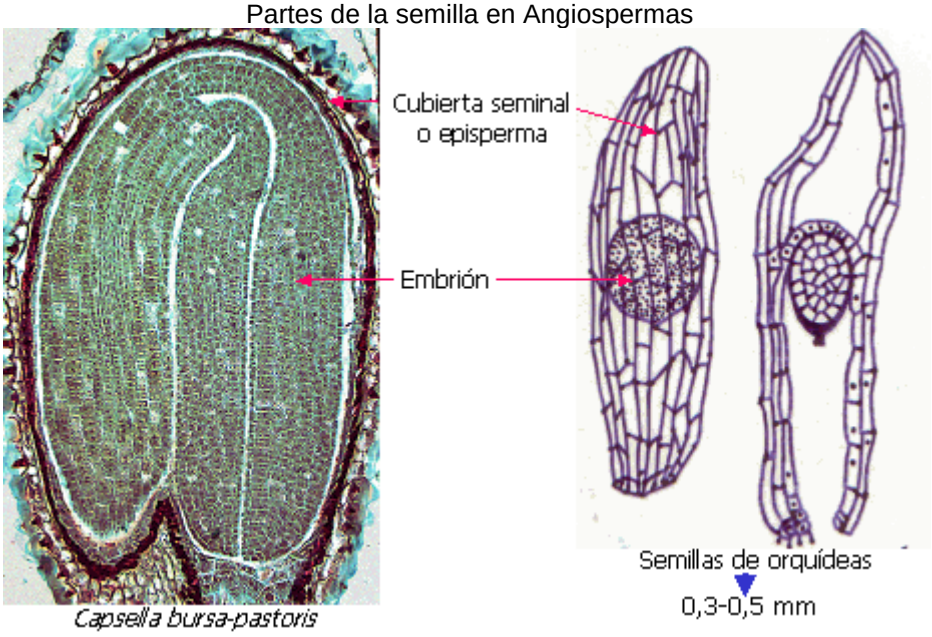
Tipo helobial

Este tipo de endosperma es frecuente en las especies del orden Helobiales (Monocotiledóneas). La primera división es transversal, se forman 2 células de tamaño diferente, una pequeña calazal, en la que ocurren divisiones nucleares libres poco abundantes, y una grande micropilar en la que ocurren numerosas divisiones nucleares libres. En las derivadas de la célula pequeña calazal el contenido citoplasmático disminuye y los núcleos comienzan a degenerar. En las derivadas de la célula grande micropilar pueden formarse paredes por citocinesis simultánea.

ESTRUCTURA DE LA SEMILLA

La semilla está formada por el embrión, la cubierta seminal o episperma y a veces tejido de reserva.

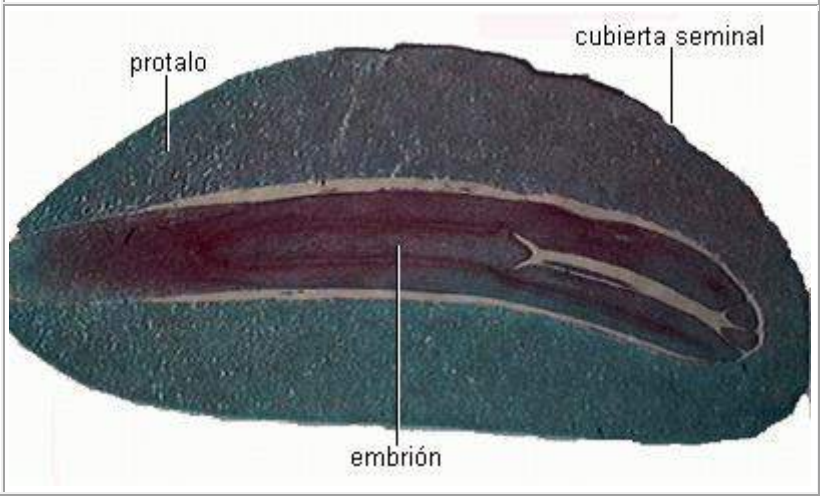
Partes de la semilla en Angiospermas



EPISPERMA

La cubierta seminal o episperma se forma a partir de los tegumentos del óvulo. A veces intervienen las capas periféricas de la nucela.

En *Ginkgo* el episperma presenta tres capas que de afuera hacia adentro son: sarcotesta (carnosa), esclerotesta (leñosa) y endotesta (delgada). Las células de la sarcotesta carnosa tienen ácido butírico, y despiden un olor desagradable al descomponerse. Por esta razón en parques y jardines sólo se cultivan pies masculinos, que se propagan vegetativamente.

	Semilla de *Pinus* en corte
En *Pinus* el tegumento tiene tres capas, la central está formada por esclereidas y actúa como cubierta seminal.	

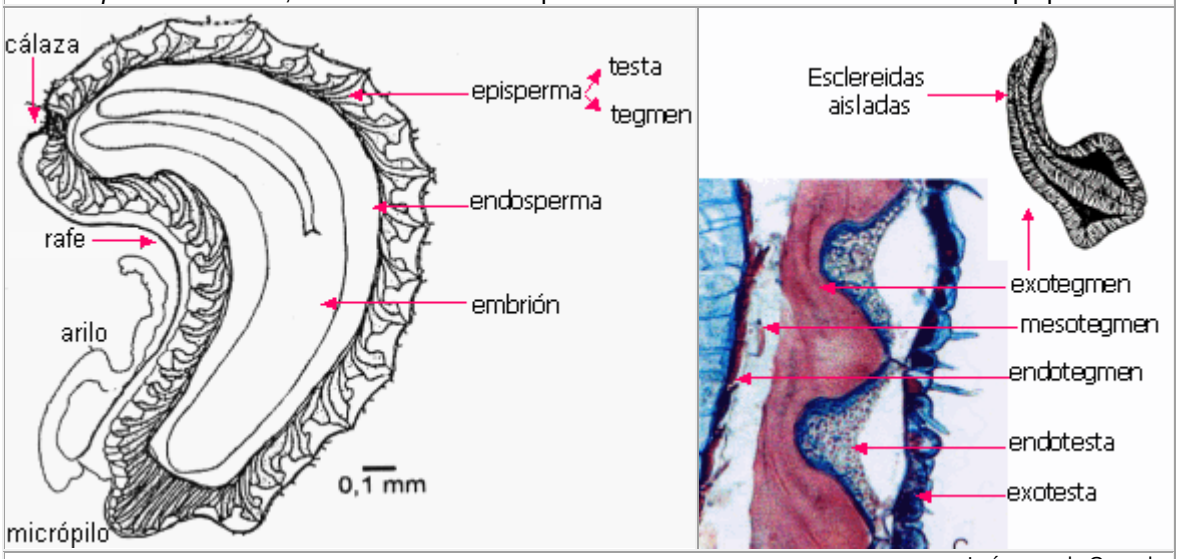
En Angiospermas el episperma es generalmente seco. Las semillas de Orchidaceae (orden Microspermales, Monocotiledoneae) son microscópicas, miden menos de 1 mm; presentan una cubierta seminal simplificada formada por una lámina transparente de células delgadas

que forman un saco aerífero donde está suspendido el embrión indiferenciado rodeado por el tegumento interno atrofiado; no hay tejidos de reserva.

En *Hymenocallis (*Liliaceae*)* los tegumentos son verdes y con estomas; el desarrollo embrionario está en conexión con la actividad de este tejido.

En el episperma se observan comúnmente dos capas, la externa, la **testa**, derivada del tegumento externo y la interna, el **tegmen**, derivado del tegumento interno del óvulo y/o de la nucela.

Piriqueta racemosa, Eudicotiledónea: esquema de corte de semilla - detalle del episperma



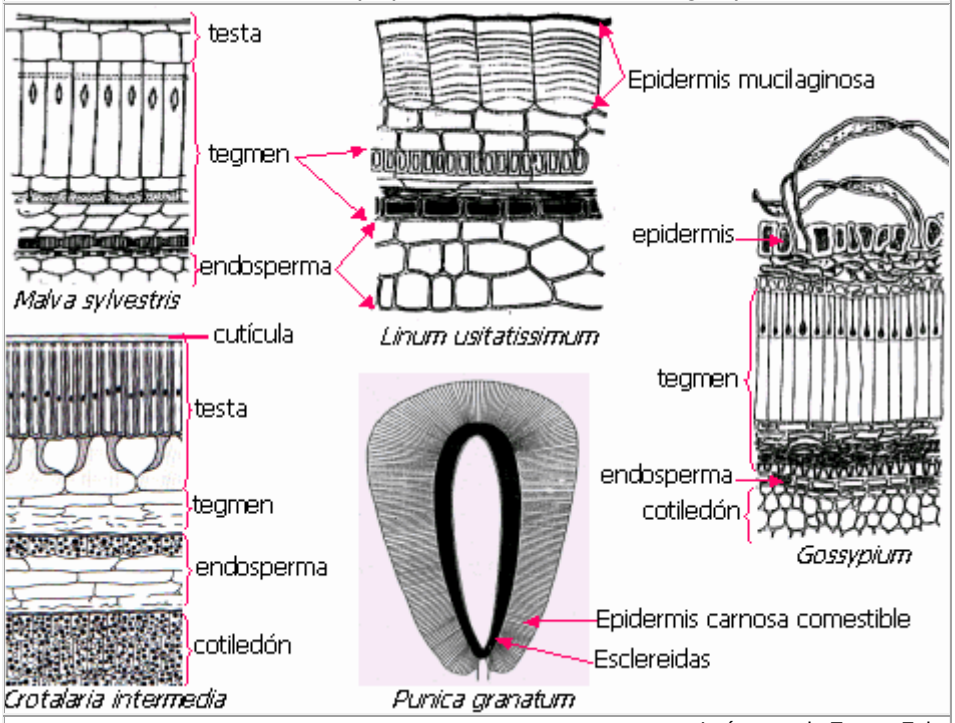
Imágenes de Gonzalez

En el episperma la cutícula puede ser muy gruesa como sucede en *Plantago,* además puede ser lisa o labrada.

En *Gossypium* (algodonero) la epidermis seminal desarrolla largos pelos que constituyen la "fibra" del algodón. La testa (tegumento externo) está formada por varias capas, una de las cuales está formada de esclereidas columnares dispuestas como una empalizada, sin espacios intercelulares (también llamadas células de Malpighi que fue quien las describió primero). El tegmen está reducido a la epidermis interna que es la capa más interna del episperma (fringe layer: capa marginal).

Con frecuencia el episperma se mucilaginiza, como en lino, membrillo o tomate. En *Linum usitatissimum*, el lino, el tegumento externo presenta tres capas, la pared externa secundaria de las células epidérmicas radialmente alargadas está formada de una sustancia mucilaginosa que se deposita en estratos hasta llenar prácticamente el lumen celular. Esta sustancia se hincha fuertemente cuando absorbe agua, y termina por romper las capas externas cutinizadas y la cutícula. Las dos capas internas son parenquimáticas. El tegumento interno posee tres capas: la externa es la capa mecánica, formada por esclereidas orientadas paralelamente al eje mayor de la semilla. Por debajo hay células parenquimáticas alargadas en sentido perpendicular a las esclereidas. Las células de la capa más interna presentan el lumen lleno de pigmentos que determinan el color de las semillas.

Variaciones en el episperma de semillas de Angiospermas

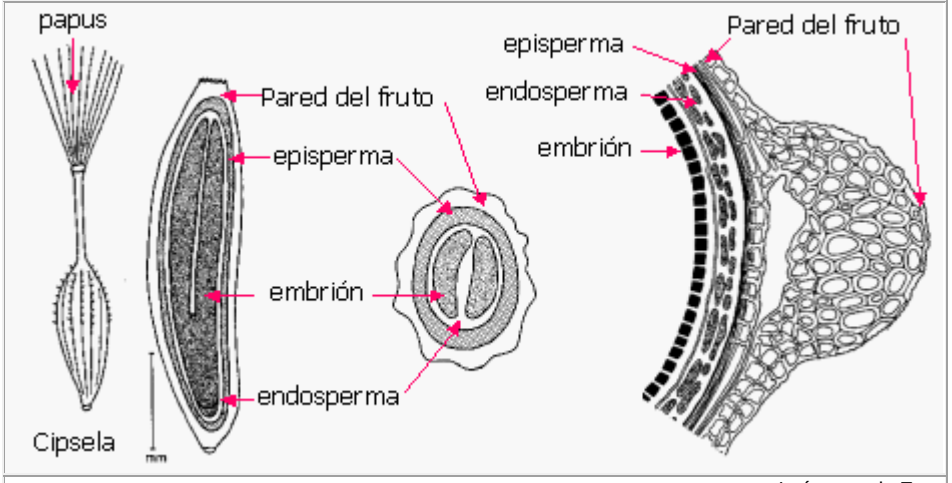


Imágenes de Esau y Fahn

En las semillas duras, como las de *Crotalaria,* el episperma es muy resistente, tiene una cutícula notable y está esclerificada. Puede estar formada por varias capas de esclereidas: columnares, osteoesclereidas, lagenosclereidas, macroesclereidas con línea lúcida (línea con refringencia diferente debida a una orientación distinta de las microfibrillas en la pared). En el granado, *Punica granatum,* el episperma es carnoso, la capa carnosa comestible es la epidermis: las células se alargan notablemente en sentido radial y se vuelven turgentes. La otra capa es mecánica, formada por esclereidas.

En frutos secos indehiscentes el episperma es delgado y membranáceo, puede quedar reducido a una capa de células, como en las Umbelliferae o en *Lactuca* o desaparecer como sucede en *Zea mays*. En el cariopse de *Triticum* quedan restos de las cutículas.

Fruto y semilla de *Lactuca sativa,* lechuga



Imágenes de Esau

El tomate, *Lycopersicon esculentum*, Solanaceae, es un ejemplo de semilla derivada de un óvulo unitégmico, con nucela pequeña, con episperma mecánicamente débil. La **epidermis**

externa desarrolla paredes con engrosamientos en las paredes tangenciales internas y radiales. Las partes delgadas de las paredes se mucilaginizan, y las partes engrosadas permanecen como pelos. Por debajo hay restos de parénquima tegumentario, luego la epidermis interna del tegumento, diferenciada en **tapete tegumentario o endotelio**, participa en la nutrición del embrión. La nucela desaparece durante el desarrollo, de manera que el endotelio está separado por una cutícula del endosperma que contiene al embrión curvo.

SUSTANCIAS DE RESERVA

En las semillas de Gimnospermas se almacenan grasas, aceites y proteínas en el **endosperma primario, prótalo o gametófito femenino,** cuya dotación cromosómica es haploide.

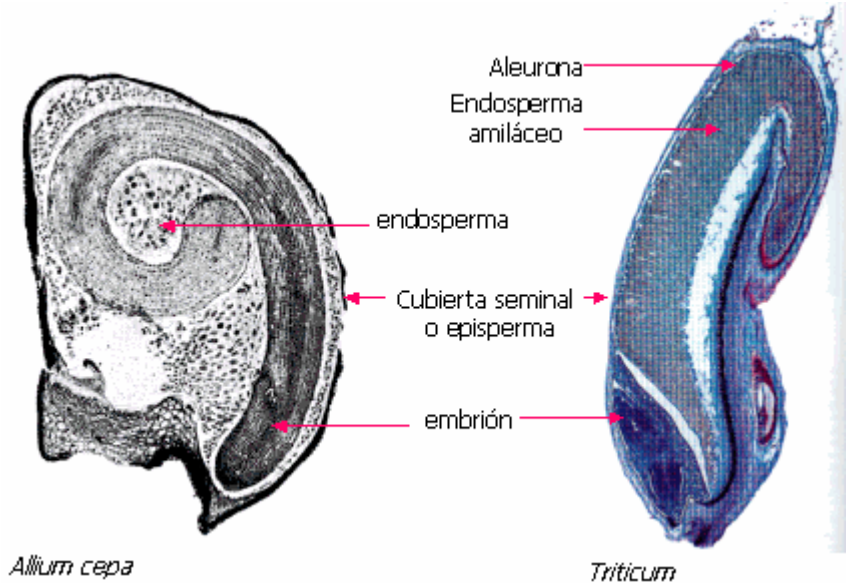
En las Angiospermas las sustancias de reserva generalmente están presentes. Su ausencia, característica de las semillas de Orchidaceae, es rara.

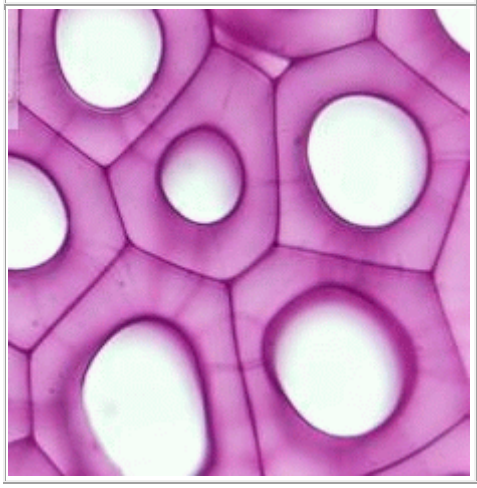
Hay tres posibilidades para la localización de las sustancias de reserva:

1. Semillas albuminadas o endospermadas

Las reservas se acumulan en el endosperma originado por la doble fecundación. El tejido es triploide generalmente, a veces con grado de ploidía aún mayor.

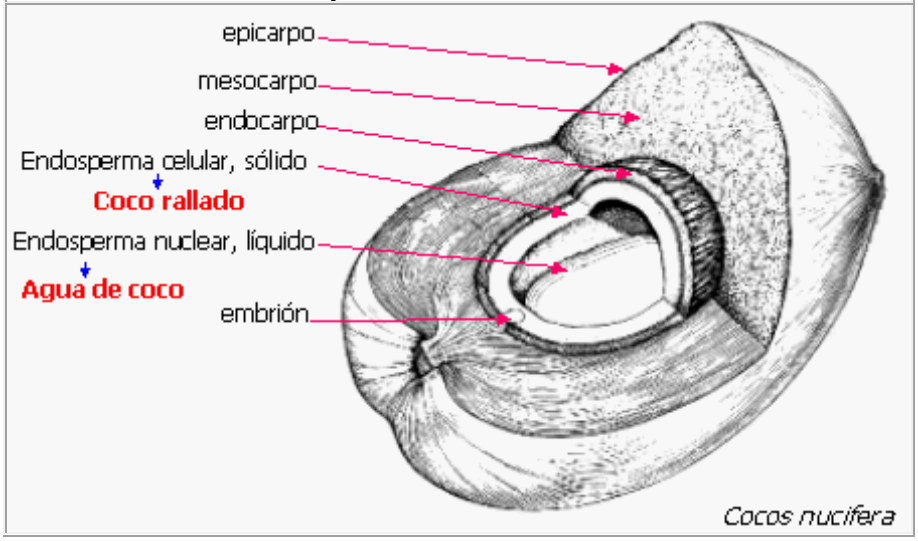
Semillas albuminadas de Monocotiledóneas



Endosperma de *Dyospyros*	
	En algunas semillas como las de *Dyospyros (*Ebenaceae*)* las sustancias de reserva del endosperma se acumulan en las paredes celulares; se trata de polisacáridos no celulósicos que forman estratos muy duros, que durante la germinación se descomponen fácilmente por vía enzimática.

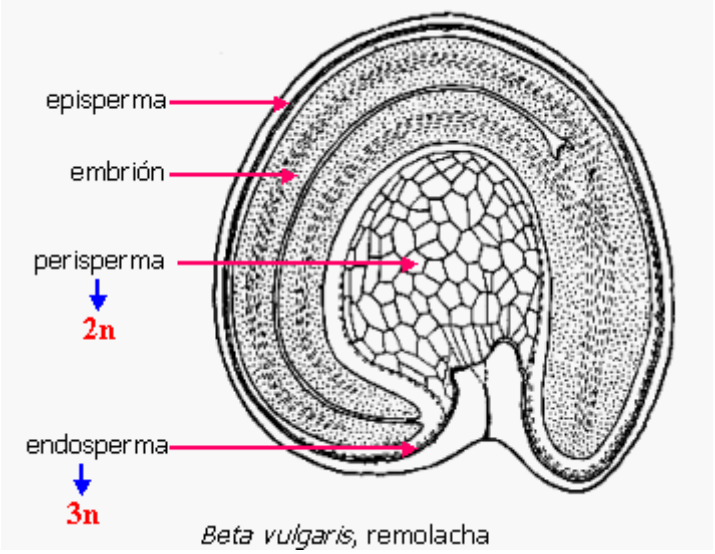
La semilla de *Cocos nucifera* es un caso interesante: su endosperma es parcialmente líquido (nuclear): agua de coco, y se usa como bebida. La porción periférica es carnosa (celular) y muy rica en aceites y vitaminas; comercialmente recibe el nombre de copra y a partir de ella se obtienen el coco rallado y el aceite de coco.

Fruto y semilla de *Cocos nucifera*



2. Semillas perispermadas.

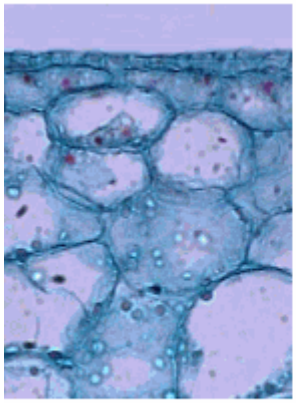
Las sustancias de reserva se acumulan en el **perisperma**, tejido nucelar, cuya dotación cromosómica es 2n. Se presenta en semillas de Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Polygonaceae.



A veces coexisten perisperma y endosperma como sucede en las semillas de Nymphaeaceae, Zingiberaceae, Piperaceae.

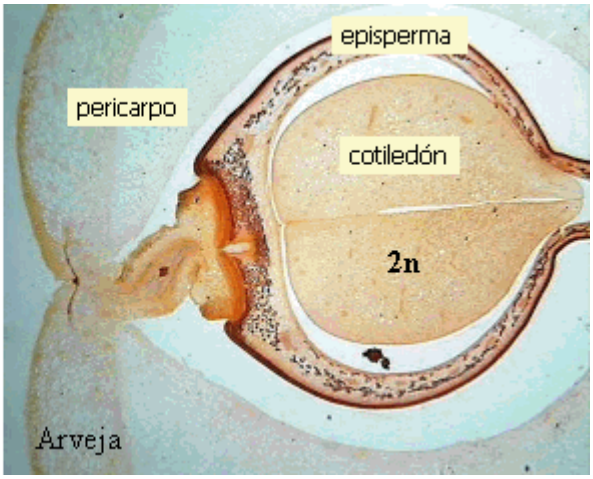
3. Semillas exalbuminadas o exendospermadas

En estas semillas, el endosperma se consume durante el desarrollo del embrión. Las sustancias de reserva para la germinación se acumulan en los cotiledones 2n, que se vuelven carnosos.



Cotiledón, parénquima reservante

Pisum sativum, arveja, semillas sin endosperma



ANATOMIA DEL FRUTO

La anatomía del fruto varía mucho según su consistencia. Veremos algunos ejemplos con importancia agronómica.

Frutos secos

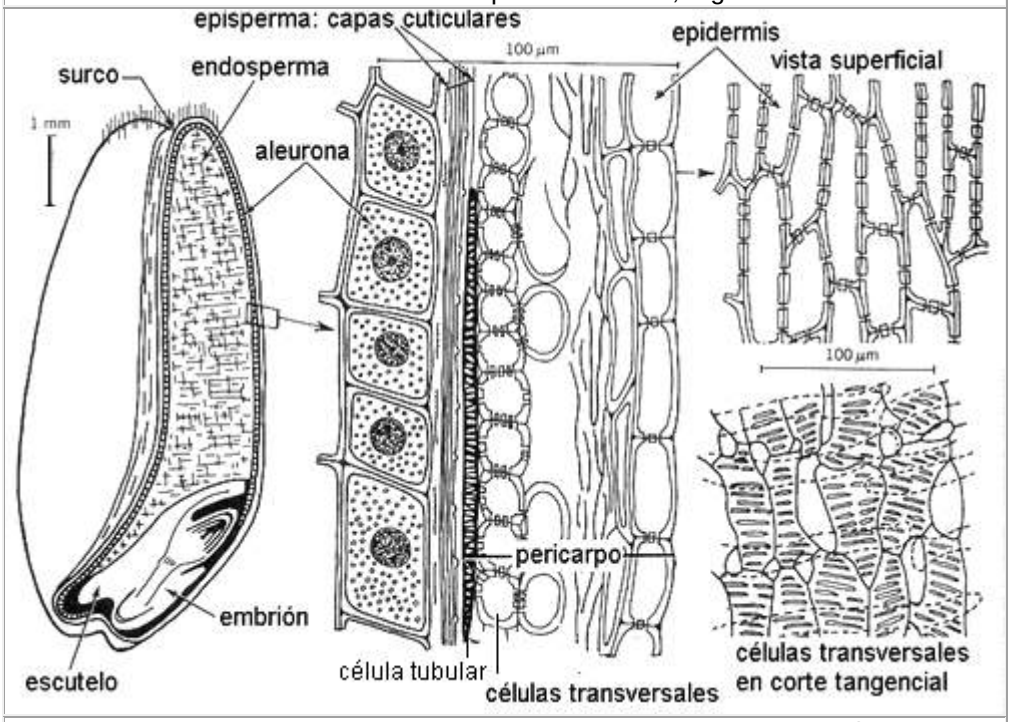
CARIOPSE - Fruto de los cereales

El grado de modificación de las capas de células de ovario y óvulo varían ampliamente, en *Triticum* varias capas de células presentes en la pared del ovario colapsan o se aplastan, en cambio el pericarpo de *Sorghum* muestra menos colapso que otros cereales.

Triticum: destino final de las diversas capas de la pared del ovario	
Pared del Ovario	Pared del Fruto
1. Epidermis externa.	Epidermis con cutícula.
2. Varias capas de parénquima.	Células parcialmente colapsadas.
3. Dos capas de clorénquima.	1 a 2 capas de clorénquima, células transversales al eje.
4. Epidermis interna.	Celulas tubulares paralelas al eje.
5. Cutícula.	Cutícula gruesa.
6. Tegumentos del óvulo.	Capas hialinas.

La cutícula gruesa es continua excepto en la región calazal, donde las células se diferencian en células de transferencia; parecen tener importancia en la absorción de agua en el momento de la germinación.

Anatomía del cariopse de *Triticum,* trigo

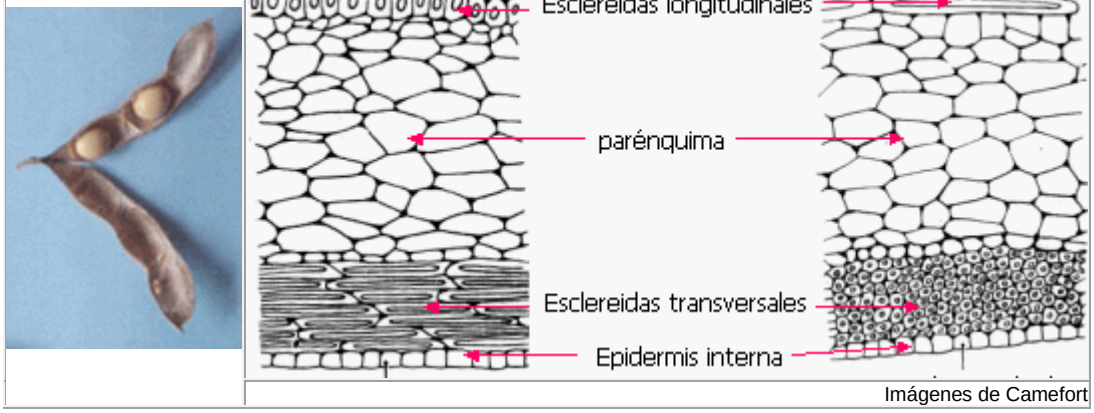


Imágenes de Esau

Legumbre - Fruto de las leguminosas

La legumbre es un fruto seco, dehiscente. Como ejemplo tomaremos la de *Glycine max* (soja)
Exocarpo: formado por la epidermis externa y una hipodermis, formada por esclereidas alargadas longitudinalmente.
Mesocarpo: constituido por parénquima
Endocarpo: formado por varias capas de esclereidas alargadas transversalmente y por la epidermis interna.

Soja: fruto - corte transversal - corte longitudinal



Imágenes de Camefort

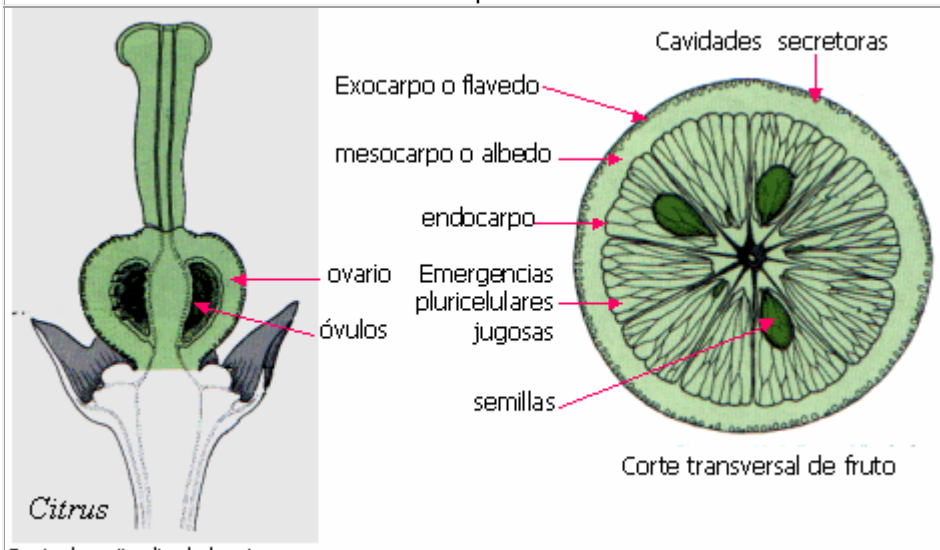
Las esclereidas del exocarpo y las del endocarpo tienen diferente orientación, y se contraen en distinto sentido, provocando tensiones que causan la dehiscencia del fruto a su madurez. En otras especies las microfibrillas de las paredes de las distintas esclereidas están orientadas de manera diferente, razón por la cual algunas legumbres se retuercen después de abiertas.

Frutos carnosos

Hesperidio - Fruto de las especies del género *Citrus*

Exocarpo o flavedo: formado por la epidermis y el parénquima subyacente con cavidades glandulares lisígenas y células con cristales. En el proceso de maduración los cloroplastos del parénquima se convierten en cromoplastos con carotenoides.
Mesocarpo o albedo: parénquima formado por células con brazos que dejan espacios intercelulares, y una red de hacecillos vasculares.
Endocarpo: pocas capas de parénquima compacto y epidermis interna con emergencias pluricelulares jugosas, claviformes, con un pie delgado. Las células altamente vacuoladas que contienen el jugo están rodeadas por una epidermis con cutícula y cera. En la maduración, el contenido cambia, disminuyen los ácidos y aumentan los azúcares.

Citrus: ovario - hesperidio en transcorte



Baya - Fruto carnoso

Lycopersicum esculentum, tomate
Epicarpo: formado por la epidermis fuertemente cutinizada y colénquima subepidérmico.
Mesocarpo: parenquimático. Durante la maduración los cloroplastos se transforman en cromoplastos conteniendo pigmentos carotenoides.
Endocarpo: formado por la epidermis interna con paredes delgadas.
Placentas: durante el desarrollo del fruto las placentas proliferan llenando los lóculos con tejido parenquimático que envuelve totalmente las semillas. A la madurez estas células se gelatinizan.

Musa paradisiaca, banana
El fruto es una baya de ovario ínfero, y se desarrolla partenogenéticamente, sin producir semillas.
La pared del fruto, que deriva del tubo floral, está constituida por un parénquima con haces vasculares acompañados por laticíferos. Por dentro hay una capa de aerénquima, responsable de la facilidad con que se desprende la "cáscara". Internamente, sobre la pared de los carpelos, corren hacecillos vasculares orientados horizontalmente, conectados con los haces carpelares. Los óvulos degeneran, y los lóculos se ocluyen con una pulpa que se origina a partir de la pared de los carpelos y de los septos, muy rica en almidón.

Anatomía de frutos carnosos: baya y baya de ovario ínfero

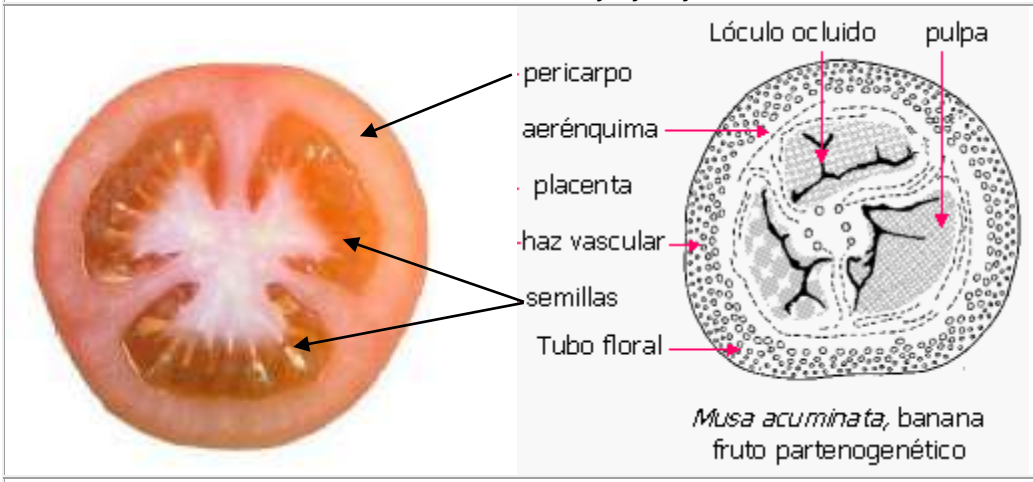


Imagen de Esau 1982

Drupa - Fruto con hueso o carozo

Prunus

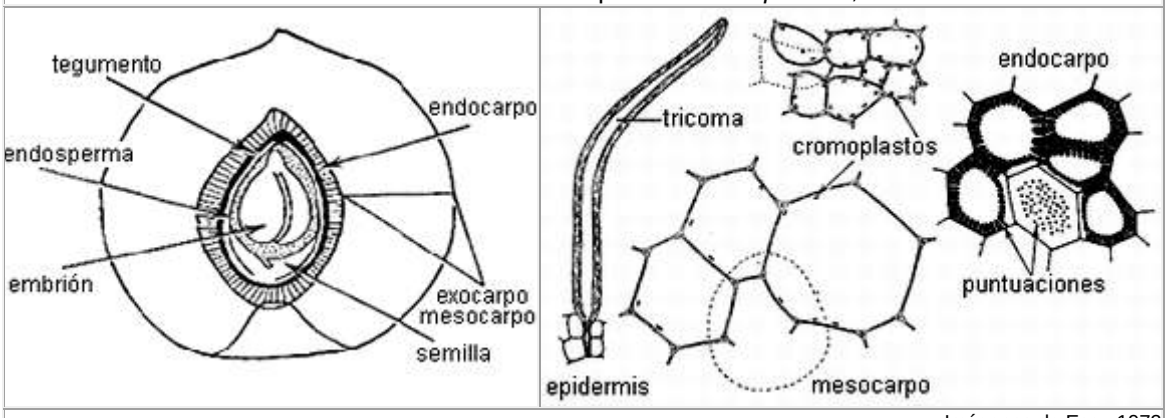
Deriva de un ovario unicarpelar, con sutura marcada como un surco pronunciado especialmente en el carozo o hueso.

Epicarpo: epidermis variable según la especie y colénquima subepidérmico.

Mesocarpo: carnoso; durante la maduración disminuyen los ácidos en el contenido celular y aumentan el contenido en azúcares.

Endocarpo: es el carozo o hueso, esclerificado. De adentro hacia afuera: la epidermis origina varias capas de esclereidas verticalmente alargadas; luego hay esclereidas transversalmente alargadas, luego 1-2 capas de esclereidas isodiamétricas. En este sector hay haces vasculares, lo que indica que esas capas se originaron del mesófilo.

Anatomía de frutos carnosos: drupa de *Prunus persica*, durazno



Imágenes de Esau 1972

Pomo - Fruto de las Rosáceas Maloideas

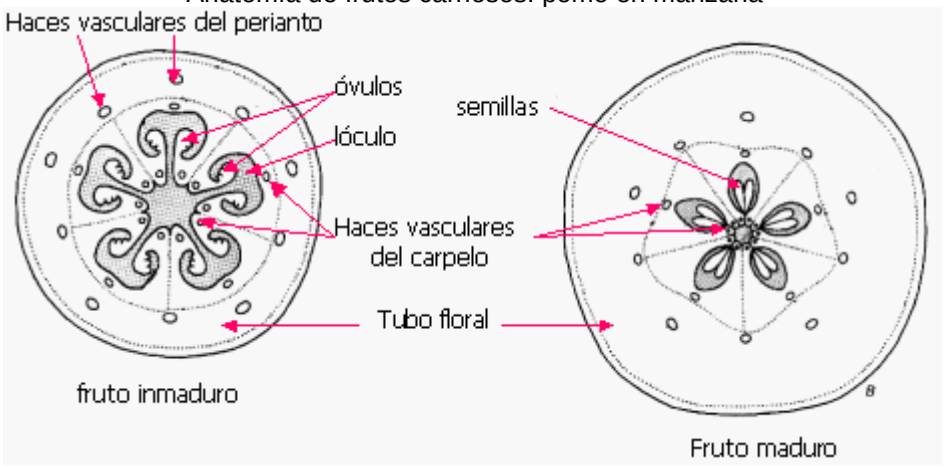
Malus sylvestris

Deriva de un ovario ínfero, la pared formada por tejido carpelar más tejido extracarpelar de origen apendicular. Evidencia: vascularización, no hay haces recurrentes, el tejido carpelar

presenta haces carpelares medianos y laterales, y el extracarpelar está recorrido por los haces de los sépalos y de los pétalos.

El ovario es pentacarpelar con placentación axilar, inicialmente los carpelos están unidos entre sí por su cara externa de modo que hay un solo lóculo pentalobado. Cuando el fruto se desarrolla se observan 5 lóculos separados. Weberling, Strasburger y Fahn interpretan los carpelos como inicialmente libres, describen el ovario como ínfero dialicarpelar; según estos autores la unión ocurre postgénitamente, durante el desarrollo.

Anatomía de frutos carnosos: pomo en manzana



Imágenes de Esau 1982

La piel está formada por la epidermis externa del tubo floral, con antocianos, cutícula gruesa con cera, estomas reemplazados por lenticelas en frutos maduros. El tejido subepidérmico es compacto, formado por células con paredes gruesas con inclusiones citoplasmáticas proteicas y con ferritina. Más adentro hay un parénquima con espacios intercelulares, que en *Pyrus y Cydonia* presenta nidos de braquiesclereidas.

Una capa de células compactas indica el límite del tejido carpelar formado por parénquima con haces carpelares, y endocarpo formado por tejido cartilaginoso constituido de esclereidas.

Glosario

Antociano: Compuesto orgánico de origen vegetal, forma pigmentos rojos, violetas y azules que dan color a las flores y frutos.

Arquegonio: Órgano donde se forman los gametos femeninos en Pteridofitas *y* Gimnospermas*.*

Braquiesclereidas: Esclereida de forma más o menos redondeada, aproximadamente isodiamétrica.

Calazal: Propio de la cálaza o relativo a ésta.

Caliptra: Región apical de la raíz que, a modo de casquete o en forma de una pequeña vaina, protege el meristema apical de la misma.

Carotenoides: Colorantes vegetales amarillos y rojos, que acompañan a la clorofila en los cloroplastos, pero que tambien se encuentran independientemente de estas, disueltos o cristalizados, en la celula vegetal.

Carozo: Sinónimo de *hueso*. En general, el endocarpo lignificado de las drupas.

Cigoto: Célula huevo, producto de la fecundación o singamia. Al desarrollarse formará el embrión.

Citocinesis: En la mitosis y en la meiosis, división del citoplasma celular para formar las células hijas.

Cromoplastos: Plastos que contienen distintos pigmentos que la clorofila; la mayoria de las veces contienen carotenoides.

Dialicarpelar: De carpelos libres.

Embriogénesis: Formación del embrión.

Endosperma primario: Tejido reservante de las semillas de gimnospermas, es el prótalo formado a partir de la megáspora.

Endotelio: Sinónimo de tapete tegumentario.

Esclereidas: Células esclerenquimáticas de forma variada, pero que no suele ser muy alargada; posee la pared secundaria muy engrosaday lignificada, muchas veces con puntuaciones numerosas.

Esporófito: Generación que produce esporas, a partir de las cuales nacen los gametófitos.

Ferritina: Proteína de alto contenido en hierro, en cuya forma se almacena este metal para dar lugar a la biosíntesis de la hemoglobina.

Gametófito: Generación de células haploides, que termina reproduciendo células reproductoras sexuales, los gametos.

Hipocótilo: Porción del vástago situada entre el cuello de la raíz y el nudo cotiledonar.

Hipófisis: En el embrión de los antófitos, célula extrema del suspensor, de las que derivan las iniciales de la caliptra y otras partes de la raíz

Lenticelas: En las plantas leñosas, cualquiera de ciertas protuberancias visibles a simple vista y con una abertura de forma lenticular, situada en la peridermis, reemplaza a los estomas de la epidermis y permite el intercambio de gases entre los tejidos externos y la atmósfera.

Leptosporangiados: esporangios desarrollados a partir de una sola célula del esporofilo y con la pared uniestratificada.

Lóculo: Cavidad de un órgano, generalmente de un fruto, de un esporangio, de una antera, en que se contienen las semillas o esporas.

Lumen: La cavidad celular, limitada por las paredes.

Micropilar: Perteneciente o relativo al micrópilo.

Micrópilo: En los rudimentos seminales, abertura que, a modo de canalículo, dejan en el ápice de los mismos el tegumento o los tegumentos.

Ovario ínfero: El ovario es ínfero o adherente cuando está más o menos profundamente adherido o concrece con el receptáculo.

Pentacarpelar: Con 5 (cinco) carpelos.

Pétalos: En la corola, cada una de las piezas que la componen, por lo general de colores vistosos o blancos, y de forma muy variable de unas a otras plantas.

Ploidía: Fenómeno concerniente al aumento del número de dotaciones cromosómicas.

Plúmula: En el embrión de los antófitos, la yemecilla apical, situada entre ambos cotiledones en las eudicotiledóneas.

Poliembrionía: Fenómeno por el cual se forma más de un embrión en la semilla.

Polisacárido: Polímero compuesto por muchas unidades de monosacáridos unidas en una larga cadena, como el glucógeno, el almidón y la celulosa.

Postgénitamente: Después de nacido.

Procámbium: Meristema primario derivado del meristema apical de tallo en las plantas con semilla.

Proembrión: Corpúsculo pluricelular que se forma a partir de la ovocélula fecundada, antes de alcanzar el estado de embrión globular.

Proembrión cenocítico: Proembrión que presenta varios núcleos, en el cual no se ha producido la citocinesis.

Prótalo: En las Pteridófitas, gametofito nacido de la espora, de tipo taloide, sin tallos ni hojas diferenciados. En las Gimnospermas, gametofito nacido de la megáspora, en el cual se formarán los arquegonios, y que persiste en la semilla cargado de reservas

Protodermis: Meristema primario derivado que da lugar a la epidermis.

Radícula: Rudimento radical del embrión de las plantas con semilla, que empalma en su base con el hipocótilo y tiene el ápice dirigido hacia el micrópilo.

Sépalos: Dícese de cada una de las piezas que forman el cáliz.

Tapete tegumentario: Capa de células de estructura glandular situada en el tegumento interno del óvulo.

Unitégmico: Que tiene un solo tegumento.

Bibliografía

Busri N., G.P.Chapman & Greenham J. 1993. The embellum. A newly defined structure in the grass ovule. Sex. Plant Reprod. 6: 191-198

Cocucci A.E. 1969. El proceso sexual en Angiospermas. Kurtziana 5: 407-423

Esau, K. 1972. Anatomía vegetal. 2a. ed. Ed. Omega. Barcelona

Esau, K. 1982. Anatomía de las plantas con semilla. 2a.ed. Hemisferio Sur. Bs.As.

Fahn A. 1990. Plant anatomy. 4th ed. Pergamon Press.

Foster y Gifford. 1989. Morphology and evolution of vascular plants. 3ª. edic.

Franssen-Verheijen M.A.W., Willemse M.T.M. 1993. Micropylar exudate in *Gasteria* (Aloaceae) and its possible function in pollen tube growth. Amer.J.Bot. 80: 253-262

Gonzalez, A.M. 2000. Estudios anatómicos en los géneros *Piriqueta* y *Turnera* (Turneraceae). Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 1992. Biology of Plants. 5th ed. Worth Pub.