

El mundo vegetal se estudia desde diversos puntos de vista. Pueden diferenciarse distintas líneas de trabajo en la botánica de acuerdo con los niveles de organización que trata cada una de ellas: desde las moléculas y las células pasando por los tejidos y los órganos, hasta los individuos, las poblaciones y las comunidades vegetales. Otras posibilidades se refieren al estudio de los vegetales que vivieron en épocas geológicas pasadas o al estudio de los que viven en la actualidad; al examen de los distintos grupos sistemáticos; a la investigación de cómo pueden ser utilizados los vegetales por el hombre, etcétera.

El empleo de diferentes métodos de trabajo ha conducido a que dentro de la botánica se desarrollaran numerosas líneas de estudio, muy relacionadas entre sí. Veamos algunos ejemplos.

La morfología se ocupa de la estructura y forma de las plantas e incluye la citología y la histología. La primera comprende el estudio de la estructura celular a distintos niveles, muy relacionada con la biología celular y molecular, mientras que la segunda, estudia los tejidos vegetales. Ambas son necesarias para comprender la anatomía de las plantas, o sea, su constitución interna, mientras que la organografía o morfología, en sentido estricto, trata de la forma externa.

La sistemática se ocupa de las relaciones que existen entre las plantas, las agrupa y ordena, para lo cual se auxilia de los resultados de las demás disciplinas botánicas; por ejemplo, la palinología que estudia la estructura de las esporas y el polen; la fitoquímica que estudia las sustancias contenidas en las plantas, la fitogeografía, la ecología, la embriología, etc. Como parte de la sistemática debe-

mos mencionar en primer lugar la taxonomía, que se ocupa de la descripción, nomenclatura y ordenación de las especies de plantas vivientes. A ella se añade el estudio de la historia evolutiva del mundo vegetal que se apoya especialmente en la paleobotánica, la cual estudia las plantas que vivieron en otras épocas geológicas, y en la evolución, que estudia la formación de las distintas especies vegetales. Dentro de la sistemática se encuentran ramas de estudio que se ocupan en particular de grupos de organismos, como son la micología, la algología y la farmacognosia, esta última estudia las plantas medicinales, sus drogas y principios activos, entre otras.

La fitogeografía se ocupa de la distribución geográfica de las plantas y de los tipos de vegetación, mientras que la ecología investiga las relaciones entre el vegetal y su ambiente.

La fisiología estudia el funcionamiento de los distintos procesos que conllevan al desarrollo de la planta, a su crecimiento y diferenciación y está estrechamente relacionada con la bioquímica, que se ocupa de todos los aspectos metabólicos y su control.

La genética vegetal se encarga de las afinidades que existen entre las plantas, sus variaciones hereditarias, la obtención de nuevas especies y variedades, etcétera.

Todos estos campos de trabajo están muy vinculados entre sí, y al profundizar en ellos se tiene en cuenta sus posibles relaciones con las otras ramas; por ejemplo, al estudiar las adaptaciones morfológicas de las plantas es necesario tener en cuenta las condiciones ecológicas del ambiente donde ellas se desarrollan. Podríamos señalar numerosos ejemplos entre las distintas ramas de la botánica, pero estos se abordarán en el texto.

Breve resumen sobre la historia de la botánica en Cuba

El navegante genovés Cristóbal Colón fue el primer historiador o cronista de Indias; mediante cartas, documentos y su *Diario de Navegación* describió que los indios conocían y utilizaban las hojas de tabaco, el maíz (panizo), el ñame (niames), el boniato (batatas), la yuca, las habas (fabas) y los ajies o pimientos. También empleaban las güiras para almacenar agua. Hizo referencia a las extensas áreas boscosas por donde se podía caminar gran cantidad de leguas sin ver el Sol. Introdujo en América el trigo, la vid y la caña de azúcar.

La primera referencia con respecto al estudio de las plantas de Cuba es la de Gonzalo Fernández de Oviedo, en su obra *Historia General y Natural de las Indias*, publicada en Sevilla, en 1535. Pasaron dos siglos antes de que el escocés W. Houston hiciera la primera colección de plantas cubanas, conservadas hoy día en el British Museum de Inglaterra.

En la segunda mitad del siglo XVIII dos botánicos ilustres visitaron a Cuba, Nicolás J. Jacquin y Olof Swartz. El primero se detuvo corto tiempo en Cuba y describió varias plantas de nuestra flora, mientras que el botánico sueco Swartz publicó varias especies cubanas entre los años 1794 y 1806. En 1799 el francés M.F. Descourtilz estuvo corto tiempo en Santiago de Cuba y estudió la flora de esa región; años más tarde publicó grabados en colores de 600 especies de plantas medicinales antillanas.

A las exploraciones realizadas en el siglo XVIII pueden agregarse las de Alejandro de Humboldt y A. Bonpland, cuyos trabajos fueron publicados algunos años más tarde.

Hasta principios del siglo XIX la exploración botánica de Cuba parece haberse limitado a los alrededores de los puertos de La Habana y Santiago de Cuba, escalas obligatorias para los viajeros que se dirigían a México, América Central, las Antillas y América del Sur. Con José A. de la Ossa, primer director del Jardín Botánico de La Habana (1817), el radio de acción se extiende hasta 30 leguas de la capital, lo cual le permite escribir *Ensayo de Flora Havanense* y *Ensayo de Flora Cubana*, no publicados.

En la primera mitad del siglo XIX visitaron a Cuba numerosos botánicos de diferentes

países. Al concluir la primera mitad de este siglo se publicó la obra *Historia física, política y natural de la isla de Cuba*, escrita por Ramón de la Sagra, donde se describen más de 1 000 especies, principalmente fanerógamas, recolectadas en su mayoría en las cercanías de los principales centros de población.

Entre 1856 y 1866 el botánico norteamericano Charles Wright se dedicó por entero a la exploración botánica en Cuba; triplicó el número de especies conocidas hasta la fecha, colectadas en toda la Isla, que fueron estudiadas y descritas por Wright y otros botánicos entre los que se encontraban Grisebach, Eaton, Blain y Sauvalle. En esa época se publicaron varias obras sobre la flora cubana.

En la primera mitad del siglo XX numerosos botánicos vinieron a Cuba para estudiar nuestra flora, entre los que se encuentran A.H. Curtis, F.S. Barley, C.F. Baker, P. Wilson, N.L. Britton y J.A. Shaffer, quienes realizaron numerosas colectas en Isla de Pinos. En 1914 llegó a Cuba E.I. Ekman, que recolectó tantas o más especies que todos los botánicos anteriores. Realizó las colectas en toda la Isla, incluyendo los lugares de mayor altura como el Pico Turquino, la Sierra de Cristal, el Pico de Potrerillo y el Pan de Guajalbón. Colectó alrededor de 20 000 ejemplares que se encuentran en herbarios extranjeros, los cuales fueron estudiados por I. Urban.

Otros botánicos contribuyeron también al conocimiento de nuestra flora por ejemplo, el doctor Juan Tomás Roig confeccionó un herbario personal muy valioso, durante sus excursiones a Oriente (Baracoa, Moa) y a las demás regiones del país, en especial La Habana, Pinar del Río y la Ciénaga de Zapata. Roig publicó varias obras, entre ellas el *Diccionario botánico de nombres vulgares* y otra muy valiosa titulada *Plantas medicinales, aromáticas o venenosas de Cuba*. Además, se destacaron los trabajos de J. Acuña y del hermano Marie Victorin. Los hermanos Alain y León publicaron a finales de la década del 40 su importante obra *Flora de Cuba*, en cinco tomos.

A partir del triunfo revolucionario el estudio de la flora cubana ha adquirido un mayor auge; se han incorporado numerosos investigadores cubanos y extranjeros en departamentos de la Universidad de La Habana, la

Academia de Ciencias de Cuba y otras instituciones, para estudiar nuestra variada y rica flora. También se destaca el trabajo de restauración de nuestros bosques, el establecimiento de zonas para la conservación de plantas y animales, así como el trabajo de conservación de especies valiosas en vías de extinción, los estudios fitoquímicos de nuestra flora, etcétera.

Importancia de la botánica

Desde épocas remotas el hombre ha utilizado las plantas para satisfacer sus principales necesidades de alimentación, vivienda, combatir enfermedades, curar heridas, etcétera.

Las plantas constituyen el primer estabón en la cadena alimentaria de los animales y el hombre. Las plantas verdes son capaces de producir materia orgánica a partir del dióxido de carbono, el agua y con la intervención de la luz solar. A consecuencia de este proceso de síntesis se producen enormes can-

lidades de oxígeno que purifican la atmósfera.

Son numerosos los ejemplos de materiales vegetales que constituyen la base de la alimentación humana y animal: cereales, arroz, caña de azúcar, granos, papa, malanga, yuca, boniato, tomates, etcétera.

Las plantas constituyen una fuente extraordinaria de materia prima para la industria farmacéutica, tabacalera, textil, alimenticia, maderera, y otras.

En nuestro país ha adquirido gran auge la medicina verde, o sea, el empleo de las plantas para curar o aliviar enfermedades: por ejemplo, el tilo de jardín, el mastuerzo, la mejorana, la albahaca, la naranja, el coco y otras especies.

El conocimiento de nuestra flora nos da la posibilidad de utilizar las plantas racionalmente. Sin embargo, aún hay muchas plantas cuyas potencialidades desconocemos. También hay especies valiosas en vías de extinción que debemos preservar como patrimonio de la humanidad para las generaciones futuras.

Capítulo 2

Características generales de la célula vegetal

La célula es la menor unidad estructural y funcional de todos los seres vivos, vegetales y animales. Sin embargo, todas las células no son iguales, pues poseen características específicas de acuerdo con la función que realizan; por ejemplo, las diferencias notables que se presentan entre las células vegetales y animales; entre las células primitivas (procariontas) y las más evolucionadas (eucarióticas) y dentro de estas últimas, entre las células de plantas superiores.

En estudios anteriores los alumnos han tenido la oportunidad de conocer la estructura celular de los seres vivos, tanto en células animales como vegetales. En este texto solo estudiaremos algunos aspectos básicos sobre la célula vegetal, que el alumno debe conocer para comprender la estructura de los tejidos y órganos de la planta.

Algunos componentes químicos de la célula vegetal

La materia viva necesita solamente 22 de los 100 elementos químicos encontrados en la corteza terrestre. El carbono, el hidrógeno y el oxígeno constituyen el 99% de la masa total de la mayor parte de los organismos. Casi toda la porción no acuosa de las células vivas está constituida por compuestos orgánicos que son muy escasos en la corteza terrestre. El carbono es el elemento básico de la estructura de las biomoléculas, por su capacidad de formar enlaces covalentes estables con el hidrógeno, oxígeno y nitrógeno y, sobre todo, con otros átomos de carbono.

Las biomoléculas de las células están ordenadas en una jerarquía de complejidad molecular creciente. Todas las biomoléculas orgá-

nicas se derivan de precursores inorgánicos muy sencillos de bajo peso molecular (dióxido de carbono, agua e hidrógeno atmosférico). En las células vegetales estos precursores se convierten en compuestos orgánicos sencillos, los cuales mediante reacciones metabólicas se transforman en las biomoléculas, que son compuestos orgánicos de peso molecular intermedio. Estas unidades se pueden unir unas a otras por enlaces covalentes y formar las macromoléculas de la célula, las cuales poseen pesos moleculares relativamente elevados. Los aminoácidos son las unidades estructurales de las proteínas; los mononucleótidos, de los ácidos nucleicos; los monosacáridos, de los polisacáridos, y los ácidos grasos, de la mayor parte de los lípidos.

Diferentes clases de macromoléculas se asocian unas con otras y forman complejos supramacromoleculares como son las lipoproteínas. Diversos complejos moleculares se ensamblan ulteriormente y constituyen organelos, que pueden ser núcleos, mitocondrias, plastidios, vacuolas, etcétera.

A continuación estudiaremos brevemente los principales componentes químicos de la célula vegetal: sustancias de reserva, sustancias parietales y pigmentos productos del metabolismo secundario.

Sustancias de reserva

La mayor parte de los carbohidratos encontrados en la naturaleza se presentan como polisacáridos de elevado peso molecular, de cuya hidrólisis completa con ácidos o con enzimas específicas se producen monosacáridos y otros derivados sencillos. Tal es el caso del *almidón* que es la sustancia de reserva

más abundante en las plantas. El almidón se encuentra en dos formas: amilosa y amilopectina, formadas por unidades de d-glucosa. La amilosa está constituida por cadenas largas no ramificadas; no es soluble en el agua, pero forma micelas hidratadas que dan un color azul con el iodo. La amilopectina está muy ramificada y produce también disoluciones coloidales o micelares que dan coloración rojo-violácea con el iodo.

Otros polisacáridos de reserva son el glucógeno, presente en los hongos y las bacterias, al igual que los dextranos, ambos derivados de la d-glucosa, pero con otros tipos de enlaces.

Derivados de la d-fructosa como la inulina, de la manosa como los mananos, de la xilosa y arabinosa como los xilanos y los arabanos, también pueden presentarse como polisacáridos de reserva en los tejidos vegetales, o en bacterias, algas y hongos. La sacarosa y la maltosa se presentan como sustancias de reserva en la caña de azúcar y en la uva respectivamente.

Los aceites y las grasas son una reserva altamente energética y llegan a constituir una gran parte del peso seco de semillas y órganos de reserva. Los ácidos grasos más comunes en las grasas vegetales son el oleico, linoelico y linolénico, entre los no saturados, así como el palmitico y el esteárico entre los saturados. A continuación exponemos algunos ejemplos de semillas de interés económico.

Soya	40% de proteinas y 20% de aceite
Algodón	30 - 40% de aceite
Maní	40-50% de aceite
Aceituna	40-60% de aceite
Coco	60-70% de aceite en su endospermo descado (copra)
Palmera de aceite	60-70% de aceite

Sustancias parietales

La celulosa constituye más del 50% del carbono orgánico total presente en la biosfera. La madera contiene cerca del 50% de celulosa y el algodón es celulosa casi pura. La celulosa es el componente principal estructural de las paredes celulares de las plantas. Las moléculas de celulosa, polisacárido formado por uniones de la d-glucosa, forman micelas, las que a su vez al unirse forman las

microfibrillas. Un conjunto de microfibrillas constituyen las macrofibrillas que son la estructura fibrosa de la pared celular.

En las paredes celulares también se encuentran hemicelulosa, polisacáridos formados por la d-xilosa, y cadenas laterales de arabinosa y otros azúcares. Las sustancias pecticas son derivados del ácido galacturónico. Las sustancias pecticas son derivados del ácido fálciculurónico. La extensina es una proteína que se encuentra unida a las moléculas de celulosa.

En la madera se encuentra la lignina que constituye el 25% de su peso seco. Su naturaleza química no está aún completamente establecida; se plantea que está formada por derivados del alcohol coniferílico. La cutina y la suberina son también componentes parietales en las plantas superiores.

Otros componentes parietales se presentan en las algas, como el agar presente en las algas rojas y formado por unidades de galactosa; el ácido algínico de las algas pardas, que contiene unidades del ácido d-manurónico y la goma arábiga que contiene restos de d-galactosa y de ácido d-galacturónico.

Las ceras son ésteres de los ácidos grasos superiores con alcoholes monohidroxílicos de cadena larga, que se encuentran recubriendo las hojas, tallos y frutos de muchas plantas.

También en las células vegetales se encuentran incrustaciones de sales minerales en las paredes celulares; por ejemplo, las sales de silicio en la hoja de la caña de azúcar.

Pigmentos

Todas las células fotosintéticas contienen uno o más tipos de la clase de pigmentos verdes conocidos como clorofitas, pero no todas las células fotosintéticas son verdes; las algas pueden ser pardas, rojas, verdes y verde-azules. Esta variedad de colores se debe a que, además de la clorofila, muchas células fotosintéticas contienen otras dos clases de pigmentos que capturan la luz (carotenoides y ficolobilinas), denominados pigmentos accesorios. Todos estos pigmentos por su solubilidad se consideran liposolubles y se encuentran dentro de la célula, en los plastidios.

Las clorofitas pueden extraerse de las hojas y los materiales verdes utilizando alcohol o acetona y se purifican por cromatografía.

Las plantas superiores contienen dos formas de este pigmento, las clorofilas a y b. La molécula de clorofila presenta cuatro anillos pirrólicos que forman un complejo con el ión Mg^{2+} , además, una cadena lateral terpenoide, larga e hidrófoba que recibe el nombre de fitol. Las clorofilas a y b difieren en la presencia de distintos radicales sustituidos en su estructura. Esta diferencia le confiere ciertas propiedades que permiten diferenciarlas por su comportamiento.

La mayor parte de las células fotosintéticas productoras de oxígeno contienen dos clases de clorofila (tabla 4.1), una de las cuales es siempre la clorofila a. La otra puede ser la clorofila b (algas y plantas verdes), la clorofila c (algas pardas y diatomeas) o la clorofila d (algas rojas).

Las células fotosintéticas que no producen oxígeno no contienen clorofila a, a veces contienen un tipo sencillo de clorofila, que puede ser la bacterioclorofila.

Los carotenoides (tabla 4.2) comprenden pigmentos amarillos, anaranjados y rojos, que se encuentran en plastidios y son solubles en solventes orgánicos. Se dividen en dos grupos principales: carotenos y xantofílicas.

Los carotenos son hidrocarburos, muchos de los cuales tienen por fórmula general $C_{40}H_{56}$. El más común de todos en las plantas verdes es el β -caroteno, (provitamina A), pero el α -caroteno y el β -caroteno son también frecuentes en hojas amarillas y verdes, en zanahorias, calabazas, flores, etc. El lycopeno se encuentra en el fruto del tomate, del

pimiento y en otras solanáceas, frutos cítricos, etcétera.

Tabla 4.1 Distribución de las clorofilas en organismos fotosintéticos

Organismos	Tipo de clorofila			
	a	b	c	d
Algas verde-azules	+	-	-	-
Algas verdes	+	+	-	-
Algas amarillas	+	-	+	-
Algas pardas	+	-	+	-
Algas rojas	+	-	-	+
Musgos y hepáticas	+	+	-	-
Licopodios	+	+	-	-
Coníferas	+	+	-	-
Helechos y cicas	+	+	-	-
Plantas con flores	+	+	-	-

+ presencia de clorofila

- ausencia de clorofila

Las xantofílicas son pigmentos amarillos que contienen, además, oxígeno en su molécula. La xantofila más abundante en las hojas es la luteína, presente también en el girasol y otras plantas. La zeaxantina es el principal pigmento amarillo del maíz, y la fucoxantina es uno de los principales pigmentos de las algas pardas (tabla 4.2).

Las ficolobilinas son también pigmentos accesorios presentes en las algas rojas (ficoeritrina) y en las algas verde-azules (ficolianina).

En las plantas se encuentran además otros pigmentos, los hidrosolubles; por ejemplo,

Tabla 4.2 Distribución de carotenoides en las algas

Carotenoides	Algas verde-azules	Algas verdes	Algas pardas	Diatomeas	Algas rojas
C a r o t e n o s					
β -caroteno		+			+
β -caroteno	+	-	+	+	+
α -caroteno		+			
E-caroteno	+				
X a n t o l i a s					
Luteína		+	+		+
Zeaxantina	+	-	-		
Violaxantina			-		
Fucoxantina			+	+	

los compuestos flavonoides (derivados fenólicos) disueltos en las vacuolas y cuya coloración depende en algunos casos del pH del jugo vacuolar o del citoplasma. Entre ellos tenemos las antocianinas y las flavonas.

Los colores azul, violeta y rojo púrpureo de muchas flores se deben a la presencia de antocianinas hidrosolubles bajo la forma de glicósidos, que poseen un componente coloreado, el aglucon del antociano o antocianidina, y de otro componente azucarado (glucosa, galactosa o ramnosa) al que deben su solubilidad en agua. Entre las principales antocianinas conocidas, que generalmente llevan su nombre a la planta de la cual han sido aisladas, tenemos:

<i>Antocianidina</i>	<i>Planta</i>
Pelargonidina	<i>Pelargonium, Dahlia</i>
Cianidina	<i>Rosa</i>
Peonidina	<i>Paeonia, Impatiens</i>
Delfinidina	<i>Delphinium, Malva</i>
Petunidina	<i>Petunia</i>
Enidina	<i>Vitis</i>
Malvidina	<i>Petunia, Malva</i>

La coloración de las células debida a estos pigmentos puede variar, en algunos casos, debido a que el color depende del pH del ju-

go celular o vacuolar. El color de muchas flores puede cambiar de rosa a violeta y luego a azul en el curso de la floración.

Las flavonas son pigmentos hidrosolubles que dan la coloración amarilla al té y al lúpulo.

Productos del metabolismo secundario

En las células vegetales se presentan también distintas sustancias procedentes del metabolismo secundario, típico de las plantas. Un grupo importante lo constituyen los alcaloides (tabla 4.3), que comprenden más de 1 600 sustancias, mejor definidas desde el punto de vista biológico que desde el químico. En realidad son compuestos heterocíclicos, químicamente muy distintos entre sí, los cuales suelen tener nitrógeno en su sistema de anillos. Es típica su estabilidad en el metabolismo, gracias a la cual se acumulan, a menudo, en gran cantidad como productos finales. Pertenecen a este grupo la efedrina, cafeína, teofilina, quinina, teobromina, etcétera (tabla 4.3).

Otros alcaloides importantes son: la morfina, codeína, narcotina, así como los peligro-

Tabla 4.3 Ejemplos de alcaloides en algunas plantas

<i>Alcaloide</i>	<i>Acción</i>	<i>Localización</i>	<i>Planta</i>
Nicotina	Estimulante	Raíces y hojas	<i>Nicotiana</i> (tabaco)
Conína	Muy venenoso	Fruto	<i>Conium</i> (cicuta)
Cocaina	Sobre el sistema nervioso	Hojas	<i>Erythroxylon</i> - coca (coca)
Atropina	Sobre el sistema nervioso	Hojas y raíces	<i>Atropa belladonna</i> (belladona)
Quinina	Antipaludica	Corteza	<i>Cinchona</i> (quina)
Morfina	Analgesico sobre el sistema nervioso	Látex y fruto	<i>Papaver somnifer</i> (opio)
Vincermina y vinblastina	Citostático	Flores	<i>Catharanthus roseus</i> (vicaria)
Estriencina	Veneno fuerte	Semillas	<i>Strelitzia reginae</i>
Cafeína	Estimulante del sistema nervioso	Semillas	<i>Coffea</i> (café)
Cafeína y Teofilina	Estimulante del sistema nervioso	Hojas	<i>Camellia sinensis</i> (té)
Teobromina	Estimulante	Semillas	<i>Theobroma cacao</i> (cacaotero)

sos venenos cocaína, estricnina, coniina y aconitina, aislados de plantas de diferentes familias. Grupos sistemáticos enteros; por ejemplo, la familia *Solanaceae*, se caracterizan químicamente porque tienen alcaloides semejantes, como la tropina, atropina, escopolamina, etc., y otros de naturaleza química diferente como la nicotina.

En las células vegetales se acumulan con frecuencia los taninos en la corteza o en los frutos. Las hojas de té, las semillas de café y la corteza del mangle rojo son también ricas en taninos, que son mezclas de derivados fenólicos muy distintos y algunos de ellos forman glicósidos. En los taninos son muy comunes los ácidos gálico y clorosénico. Muchas veces los taninos protegen los tejidos del ataque de los microorganismos, ya que son sustancias venenosas; por ejemplo, en las maderas preciosas (cedro, caoba, etc.). Los taninos forman complejos con las proteínas, de ahí su efecto curiante sobre las pieles.

Los derivados terpénicos son productos del metabolismo secundario muy frecuentes en las células vegetales; presentan características muy variadas y en su estructura se encuentra el isopreno (C_5H_8) formando los politerpenos. Las esencias o aceites esenciales son mezclas de hidrocarburos, alcoholes, aldehídos y cetonas con los derivados terpénicos. Aparecen en forma de gotas muy refringentes en raíces y rizomas (cálamo aromático, jengibre), corteza (canela), hojas (laurel, citricos) pericarpios y semillas (pimienta).

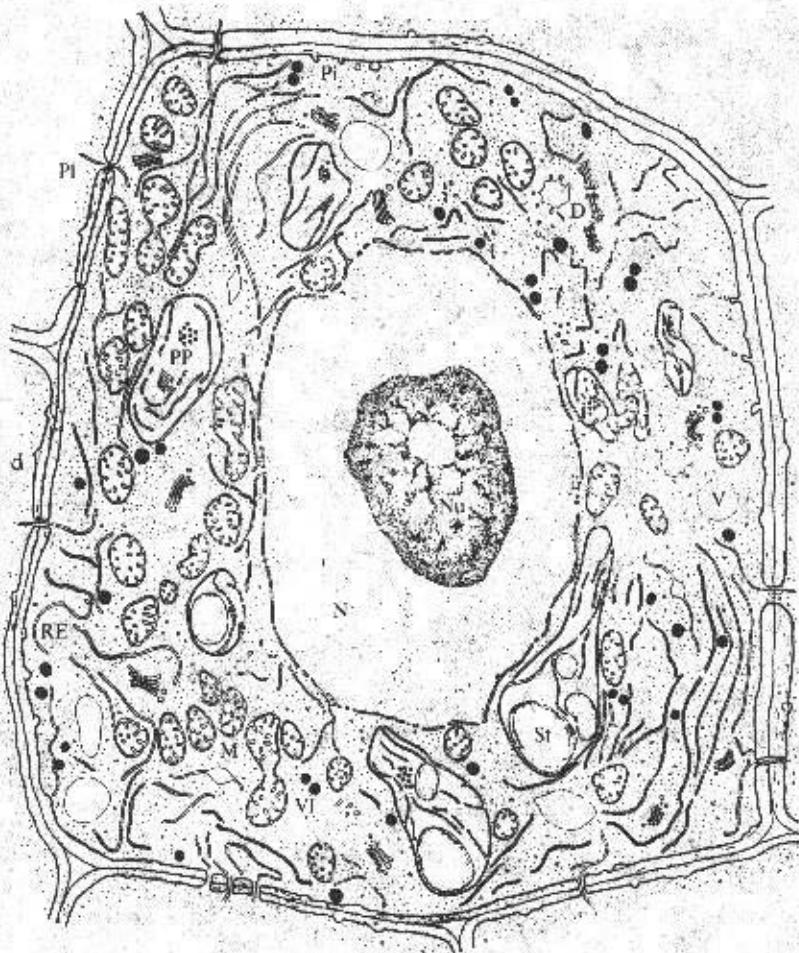
Muchos pétalos contienen esencias volátiles en sus células, las cuales se evaporan a través de las células epidérmicas superficiales como sustancias florales olorosas que atraen a los insectos para la polinización. También son derivados terpénicos las esencias. Los bálsamos y las resinas producidas por muchas plantas. La resina de distintos pinos suministra la trementina. Las gomas presentes en el caucho (*Hevea brasiliensis*) son derivados terpénicos de peso molecular elevado.

En las plantas se ha identificado un número muy grande de terpenos y sesquiterpenos. Muchos de ellos aportan sabores y aromas característicos, además, son componentes principales de los aceites esenciales obtenidos de tales plantas, por ejemplo, el geraniol, limoneno, mentol, pineno y alcanfor, son componentes principales del aceite de geranio, de limón, de la menta, de la trementina y del alcanfor respectivamente. Estos compuestos son muy apreciados en las industrias alimentaria y farmacéutica, así como en la preparación de jabones, cosméticos, etc. (tabla 4.4)

Numerosos derivados bencénicos son los responsables del aroma de las flores y de los frutos.

Tabla 4.4 Aceites esenciales de algunas plantas

Nombre vulgar	Nombre científico	Composición química
Romero	<i>Rosmarinus officinalis</i>	Pineno, canfeno, borneol, cineol, alcanfor, limoneno, cariofileno, etc.
Menta	<i>Mentha piperita</i>	Mentol, mentona, pineno, limoneno, cariofileno, mentolfurano, etc.
Anís	<i>Pimpinella anisum</i>	Anitol (70-90%), anisona, anisaldehido, estrisol, eugenol, vainillina, etc.
Limón	<i>Citrus limón</i>	Pineno, limoneno, citral, citronelol, geraniol, felandreno, etc.
Rosa	<i>Rosa centifolia</i>	Geraniol, citronelol (46-57%), eugenol, etc.
Jazmín	<i>Jasminum grandiflorum</i>	Alcohol bencílico, linalol, geraniol, farnesol, pineno, citral, etc.
Geranio	<i>Pelargonium</i> sp.	Geraniol (10%), linalol, citronelol, citral, pineno, mentol, etc.



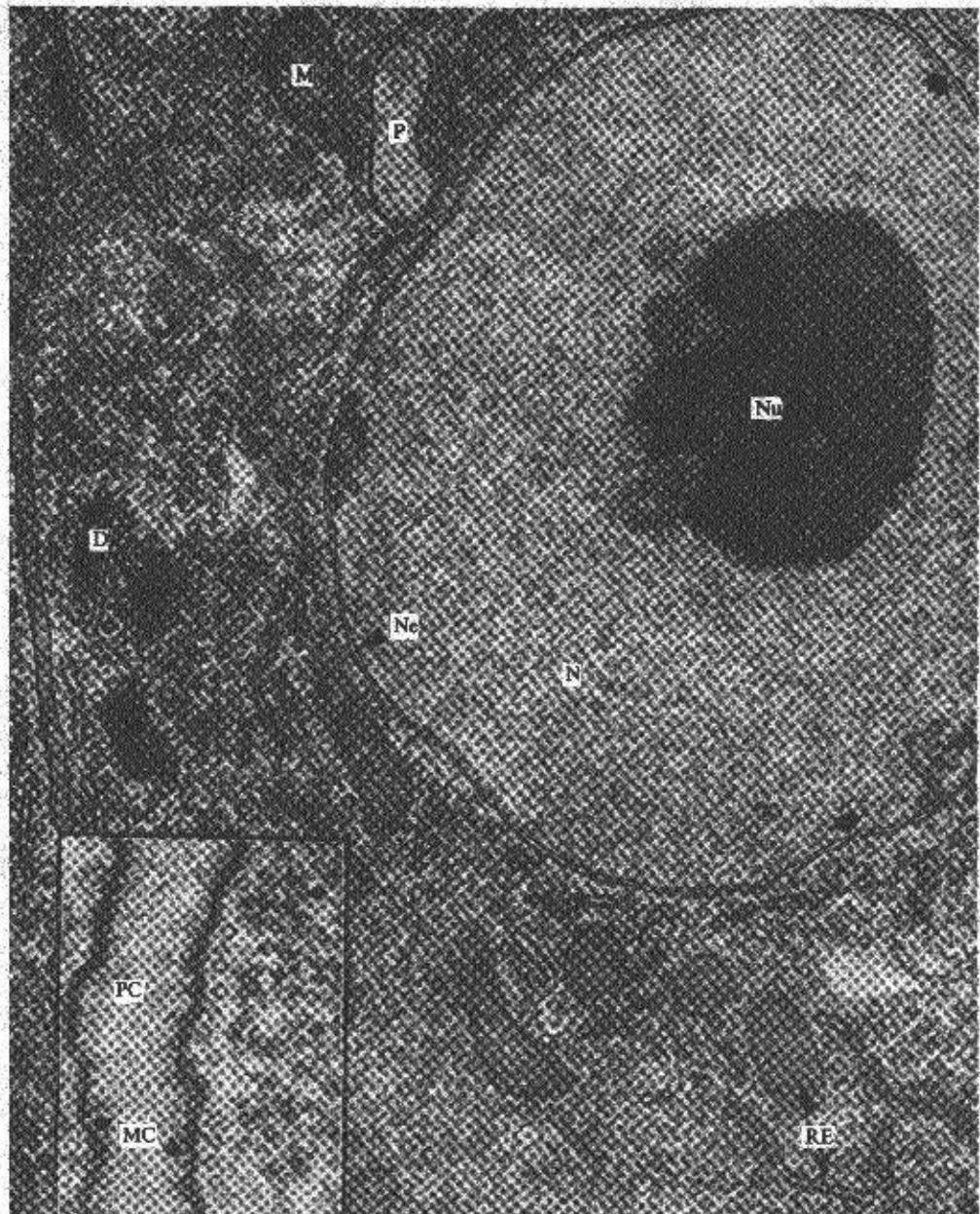
Estructura de una célula del ápice de la raíz de una plántula de guisante al microscopio electrónico: N: núcleo, Nu: nucleolo; PP: proplastido; St: almidón; M: mitocondrias; D: dictiosomas; V: vacuolas; VI: vacuolas con lípidos; RE: retículo endoplasmático; Pi: plasmodesmo; PI: pinocitosis (X 10 000).

Estructura de la célula vegetal

Al estudiar las estructuras celulares hay que tener en cuenta las variaciones en el tamaño de las células vegetales, pues pueden ser muy pequeñas (algas unicelulares), o muy grandes, (fibras de esclerénquima en las plantas). Esto implica el empleo de diferentes tipos de microscopios, los cuales permiten observar y estudiar las distintas estructuras celulares. Si analizamos la estructura de la célula vegetal vista al microscopio óptico de luz brillante, con el que se puede obtener una buena observación con un aumento de alrededor de 1 000 diámetros, podriamos identifi-

ficar en la célula las siguientes partes: citoplasma, núcleo, pared celular, plastidios, mitocondrias, vacuolas y cristales.

Sin embargo, si el estudio de la célula vegetal se hace con un microscopio electrónico de barrido, que permite observar el relieve de las células, o un microscopio electrónico de transmisión, con el cual se puede llegar a obtener un aumento de 100 000 diámetros, en la célula vegetal se pueden identificar las siguientes estructuras: pared celular, membrana citoplasmática, citoplasma, núcleo, sistema de membranas del retículo endoplasmático, complejo de Golgi, ribosomas, centriolos, microcuerpos, microtúbulos, plastidios, mitocondrias, vacuolas, cristales, etc. (figs. 4.3 y 4.4).



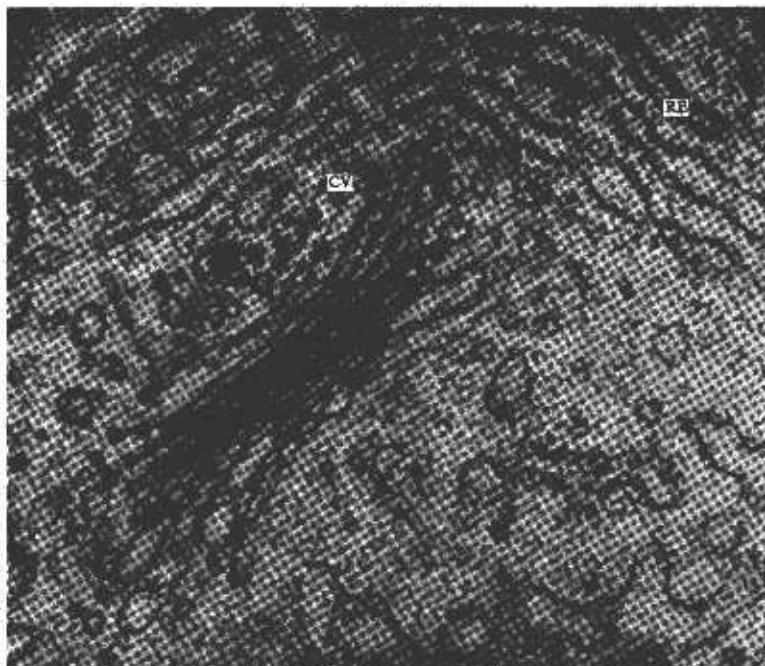
4.3 Microfotografía electrónica de una célula del ápice radical de *Arabidopsis thaliana*: N, núcleo; Ne, membrana nuclear con poros; P, plastidio; M, mitocondria; D, dictiosoma (Golgi); RE, retículo endoplasmático (X 20 000). A la izquierda se observa la sección de una célula del ápice radical de *Phragmites australis* donde MC, membrana citoplasmática y PC, pared celular. Notense los microtúbulos en sección transversal (X 120 000).

Para tener una idea del tamaño de las distintas estructuras celulares, veamos algunos ejemplos:

Núcleos

10 - 20 μ m

Plastidios	5 - 10 μ m
Mitocondrias	1 μ m
Complejo de Golgi	0.5 - 10 μ m
Ribosomas	0.025 μ m



4.4 Microfotografía electrónica de un dictiosoma (Golgi) en una célula de la hoja de frijol (*Phaseolus vulgaris*): CV, vesículas; RE, retículo endoplasmático (X 70 000).

Los aspectos morfológicos de las células pueden estudiarse a distintos niveles, no solo por el empleo de diferentes tipos de microscopios, sino también por el empleo de técnicas específicas de tinción; métodos histoquímicos; métodos físicos, como los rayos X, la luz ultravioleta, la autoradiografía, etcétera.

En una célula vegetal típica, a diferencia de la célula animal, se presentan: la pared celular, los plastidios, las vacuolas y los cristales (fig. 4.5); Además, la forma en que se divide la célula vegetal es característica.

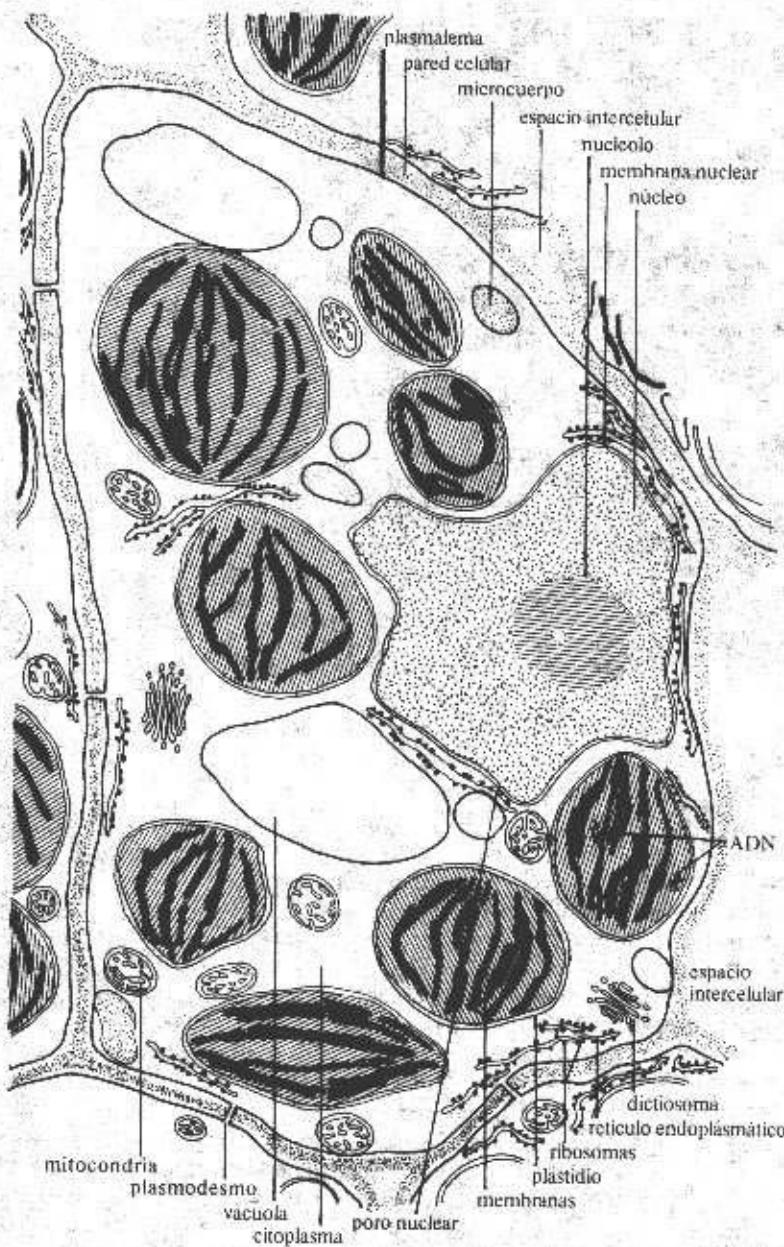
Pared celular

La célula vegetal está limitada y protegida por la pared celular, que tiene grosor y composición química variables, y se encuentra por fuera de la membrana citoplasmática. La pared celular le proporciona a la célula vegetal la forma y rigidez características de esta, ya que además de brindarle protección a la célula, permite que absorba grandes cantidades de agua y se ponga turgente. La turgencia celular contribuye también al sostén y la erección de la planta, lo cual se hace más evidente en las plantas herbáceas.

En la composición química de la pared celular se encuentran tres componentes básicos: celulosa, hemicelulosa y sustancias pecticas. La celulosa es un polisacárido de alto peso molecular, formado por unidades de D-glucosa en cadenas lineales, se encuentra en la pared formando fibras de distinto grado de complejidad, las macrofibrillas, que a su vez están formadas por microfibrillas, y estas por micelas que tienen cuatro moléculas de celulosa (fig. 4.6).

Las hemicelulosas son polisacáridos formados de la mezcla de pentosas y hexosas; y las sustancias pecticas son polímeros derivados del ácido D-galacturónico. Las sustancias pecticas se encuentran en la lámina media (sustancia cementante), generalmente formando sales, los pectatos de calcio y magnesio.

Además de estos tres componentes básicos de la pared celular de las plantas superiores, en ella se pueden encontrar otras sustancias de naturaleza química variada, que le confieren propiedades especiales a las células; por ejemplo, lignina, que se encuentra en las células de esclerénquima y en el xilema (madera);



4.5 Célula de parénquima clorofílico de la hoja de *Phascolis vulgaris* (X 10 000).

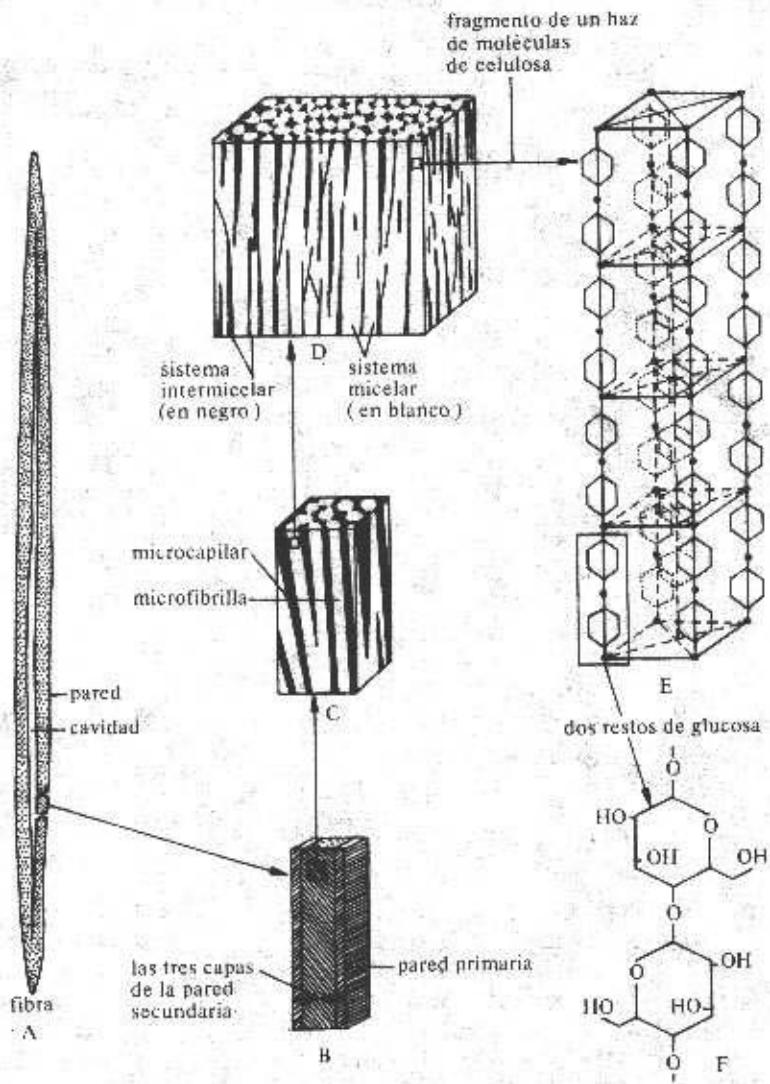
suberina, en células suberosas (corcho); cutina, en células epidérmicas; ceras, en células epidérmicas y sales minerales, en células epidérmicas y en algunas algas (fig. 4.7).

Según el componente adicional que se presente en la pared celular sus modificaciones se conocen como: lignificación, suberificación, cutinización, cerificación y mineralización.

También pueden formar parte de la pared celular en las algas pardas el ácido alginico y en las algas rojas el agar.

En los hongos, el componente fundamental de la pared celular no es la celulosa sino la quitina.

En la estructura de la pared celular (fig. 4.8) al microscopio se detectan la pared primaria y la pared secundaria. Las paredes



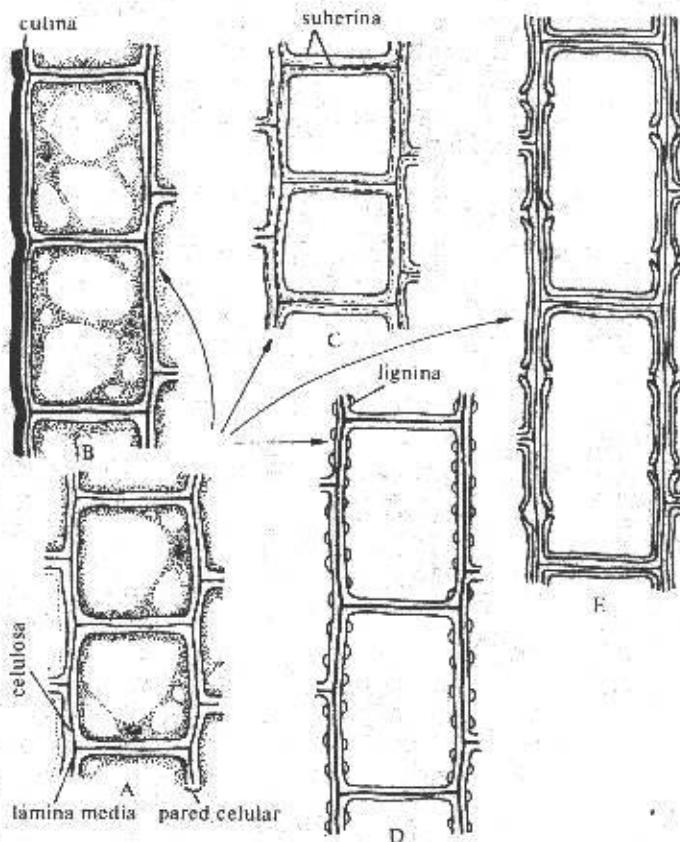
4.6 Estructura fina de la pared celular de una fibra.

primarias de dos células vecinas están separadas por la lámina media o sustancia intercelular formada por los pectatos de calcio y magnesio. La pared primaria es la primera pared celular que se forma en la célula y en ocasiones la única y se origina en el momento de la división celular. Esta pared no es continua, sino que en ella se presentan comunicaciones entre las células vecinas que constituyen los campos de punteaduras primarias.

En las células que tienen pared secundaria, esta se forma entre la pared primaria y la membrana citoplasmática. La pared secun-

daria solo se forma en algunos tejidos específicos y su formación comienza cuando la célula alcanza su máximo volumen. Es en la pared secundaria donde se presentan los componentes, que pueden modificar la pared celular y le confieren propiedades especiales. En la pared secundaria pueden presentarse varias capas, en las cuales la posición de las fibras de celulosa varía de una capa a otra.

En la pared secundaria son típicas las punc-taduras, situadas donde esta no aparece. Las punc-taduras se presentan generalmente en algunas células parenquimatosas, en fibras del floema y en las esclereidas. También se



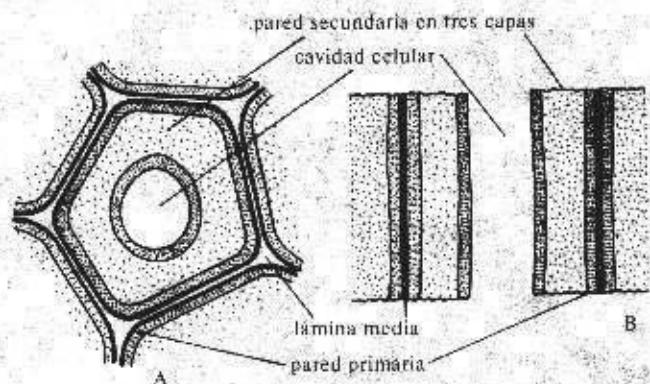
4.7 Desarrollo de la pared celular. A, célula con paredes celulósicas. B, células epidermicas con la pared externa cutinizada. C, deposición de suberina en células de corcho. D y E, la lignina se deposita en células de esclerénquima o elementos conductores de xilema.

presentan en las tranqueadas de las coníferas y en este caso, la punteadura vista de frente tiene el aspecto de una areola circular sobre saliente, con un pequeño orificio central, formada por la pared secundaria, y en su interior se encuentra una cavidad y un engrosamiento de la pared primaria, el toro (fig. 4.9). La areola de una célula se corresponde con la areola de la célula vecina. El toro funciona a manera de válvula que controla la entrada y salida de sustancias al xilema.

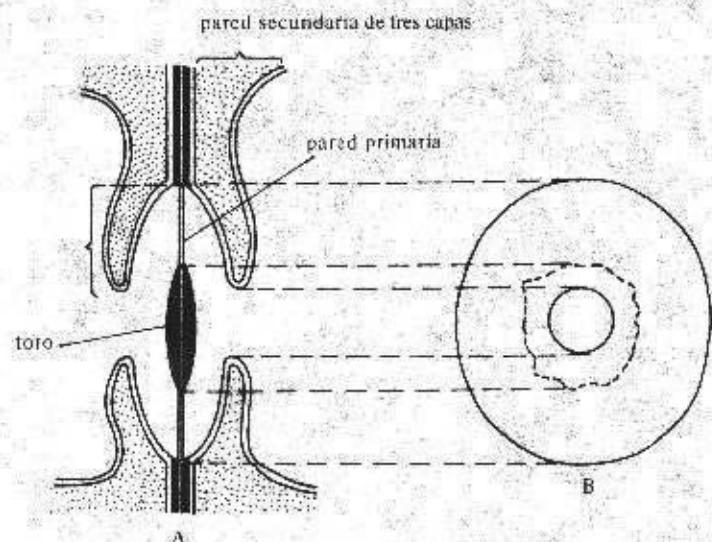
La ultraestructura de la pared celular ha sido estudiada con el empleo de métodos morfológicos y fisico-químicos. Con el microscopio óptico y el electrónico ha sido posible estudiar la estructura fibrilar de la pared celular. La estructura fibrilar de celulosa se plantea que está rodeada o embebida en una matriz, en los espacios interfibrilares, formada por los otros componentes químicos de la pared celular. En los últimos años, con el empleo de métodos fisico-químicos especiales, se han realizado nuevos estudios para di-

lucidar la naturaleza química y características de los componentes parietales. También se presentan en la pared celular glicoproteínas constitutivas, pero su organización, estructura, y sus parámetros físico-químicos no están bien definidos aún.

Otro aspecto importante que debemos señalar es la formación y crecimiento de la pared celular. El desarrollo de la pared celular comienza inmediatamente después de la división celular, con la formación de la placa celular (fig. 4.10), donde comienzan a acumularse vesículas del retículo endoplasmático que unidas a las fibras del uso forman el fragmoplasto. Las vesículas del fragmoplasto comienzan a unirse desde el centro de la célula hacia los extremos, y de esta forma queda formada la lámina media, en la cual se comienzan a depositar los pectatos de calcio y magnesio, que se plantea son sintetizados por el complejo de Golgi. Ligados también a la formación de la pared y la síntesis de la celulosa se encuentran los microtúbulos



4.8 Estructura de la pared celular en una célula con pared secundaria. A. sección transversal. B. sección longitudinal.



4.9 Par de punteaduras areoladas de *Pinus*. A. seccionada. B. de siembre.

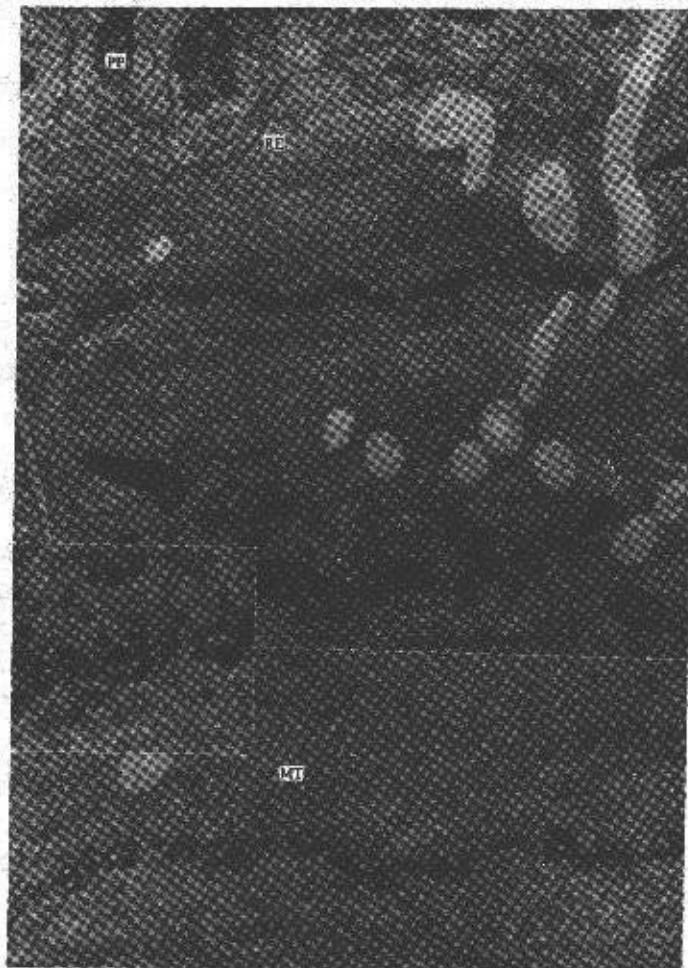
(fig. 4.11). La celulosa sintetizada por la célula se va depositando por fuera, entre la membrana citoplasmática y la lámina media. También se plantea que en la síntesis de hemicelulosa y sustancias pecticas de la matriz, interviene el complejo de Golgi. Todo esto ocurre durante la división celular de la que se forman dos células hijas con su pared primaria, separadas por la lámina media (fig. 4.12).

La pared celular crece por la incorporación de nuevas moléculas de celulosa, ya sea en capas concéntricas, o a través de diferentes áreas de la pared que se van reconstruyendo. Se ha demostrado que en el control del crecimiento de la pared celular juegan un papel activo las auxinas. Se plantea que las auxinas intervienen en la síntesis de la celulosa, aumentan la plasticidad parietal al hidrolizar

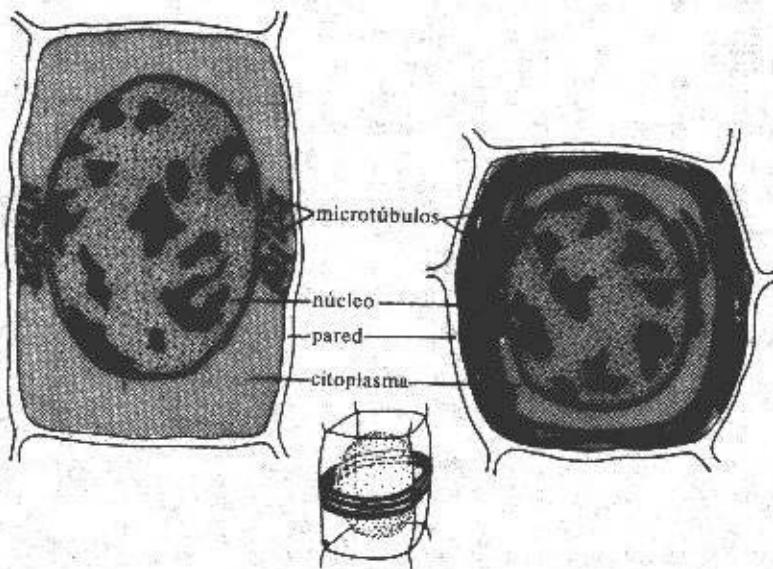
algunos enlaces débiles entre las microfibrillas y, además, aumentan la absorción de agua por la célula, aspecto este importante que contribuye a la extensibilidad de la pared celular.

La pared celular no es compacta, sino que está atravesada por finos hilos de protoplasma, que ponen en comunicación las células vecinas y que reciben el nombre de plasmodesmos. Se ha señalado que los plasmodesmos no solo se encuentran en células vegetales sino también en animales. En los campos de punteaduras primarias se presentan numerosos plasmodesmos perpendiculares a la pared celular.

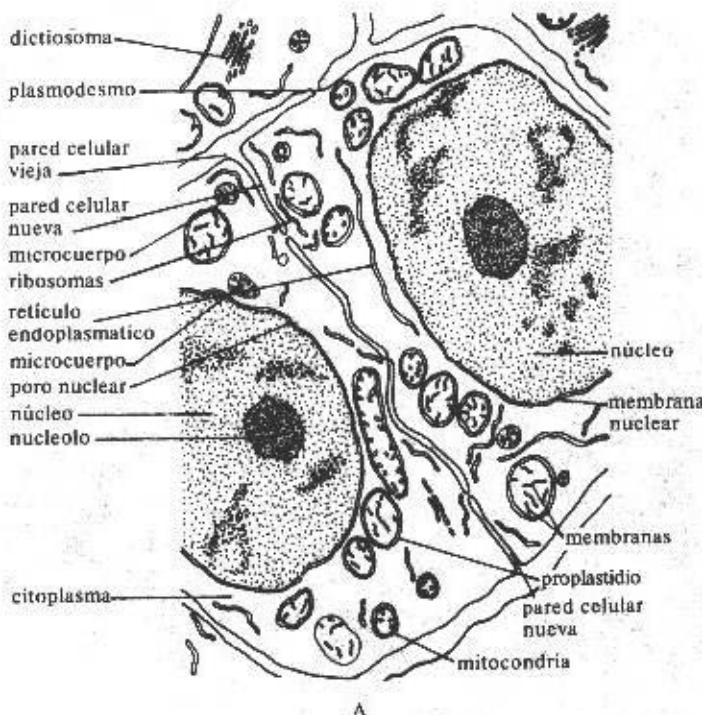
Con el empleo del microscopio electrónico se ha demostrado la continuidad del protoplasma y de la membrana citoplasmática debido a los plasmodesmos.



4.10 Microfotografía electrónica de la formación de la placa celular en células del ápice radical de frijol. *Phaseolus*. MT, microtúbulos; RE, retículo endoplasmático; PP, proplastidio.



4.11 Células meristemáticas de una hoja joven de tabaco (*Nicotiana tabacum*). Secciones en ángulo recto y paralela al plano de la placa celular (X 10 000).



A



B

4.12 Célula meristemática recién dividida del ápice de crecimiento de *Chenopodium album* (X 1 000). A. esquema. B. microfotografía al microscopio electrónico.

Plastidios

Los plastidios (fig. 4.13) son organelos típicos de las células vegetales, que tienen diferente estructura y función. Los plastidios podemos agruparlos en cloroplastos, cromoplastos y leucoplastos.

Los *cloroplastos* son el tipo fundamental de plastido donde se realiza la actividad fotosintética.

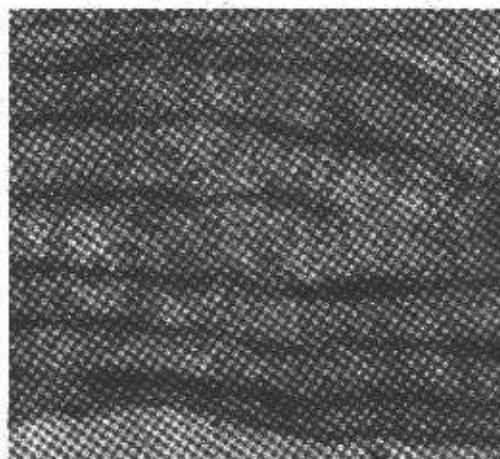
Los *cromoplastos* son de color amarillo o naranja por la presencia de pigmentos carotenoides; se presentan en las células de las

hojas, las flores y los frutos, en la raíz de la zanahoria, etcétera.

Los *leucoplastos* son plastidios incoloros que almacenan sustancias de reserva y su clasificación está basada precisamente en el tipo de sustancia que elaboren y almacenen.

Los *amiloplastos* elaboran almidón, los *elaioplastos*, sustancias grasas, y los *proteinoplastos*, proteínas.

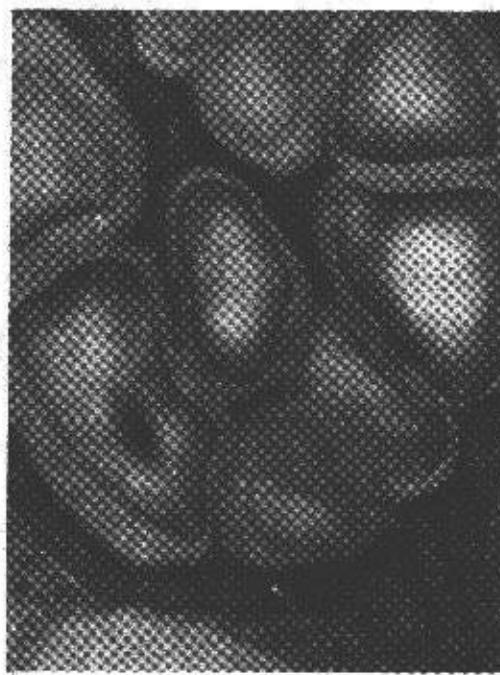
Los amiloplastos elaboran el almidón, el cual se deposita en capas concéntricas alrededor de una pequeña partícula de su estruc-



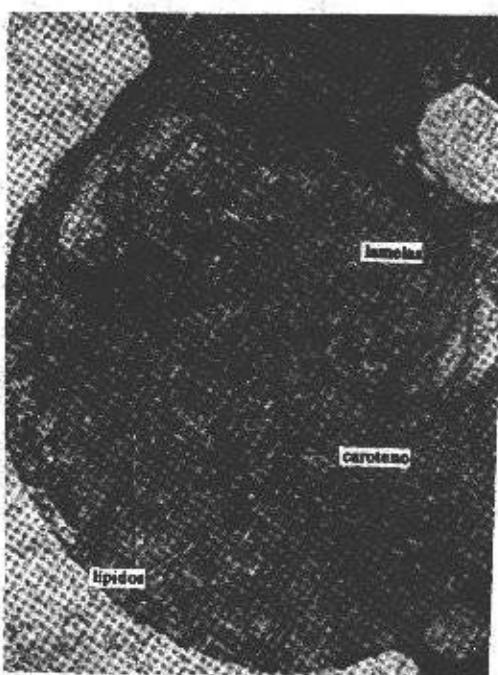
A



B



C



D

4.13 Cuatro tipos de plastidios. A, pequeño leucoplasto de una planta de endive ($\times 20\,000$). B, etioplasto con el cuerpo prolamelar de una hoja amarilla de una plántula de *Phaseolus vulgaris* ($\times 20\,000$). C, amiloplastos de una plántula de *Phaseolus vulgaris* ($\times 20\,000$). D, cromoplasto de un pimiento rojo (*Capiscum*, $\times 21\,000$).

tura, denominada hilo o hilo, lo que provoca el crecimiento del grano. En los tejidos de reserva, los granos de almidón ocupan toda la célula. Los amiloplastos pueden tener formas variadas: ovalados, redondeados, alargados en forma de fémur, etcétera.

Los plástidos se originan a partir de los proplastidos, los cuales son vesículas pequeñísimas con una doble membrana, que se encuentran en la célula. Otro aspecto importante que debemos tener en cuenta es la relación entre los diferentes tipos de plástidos, o sea, la interconversión entre ellos (fig. 4.14). Por ejemplo, hay transformaciones reversibles entre cloroplastos y amiloplastos, pero irreversibles de cloroplastos a cromoplastos. En el primer caso, cuando un tubérculo de papa, que se desarrolla bajo la tierra, queda expuesto a la luz solar, adquiere una coloración verde, a consecuencia de la transformación de amiloplastos en cloroplastos. Por otra parte, durante la maduración de las frutas, ocurre la degradación de la clorofila del cloroplasto; se hacen visibles los carotenoides que en él se encuentran, y se transforman en un cromoplasma.

Estudio del cloroplastro

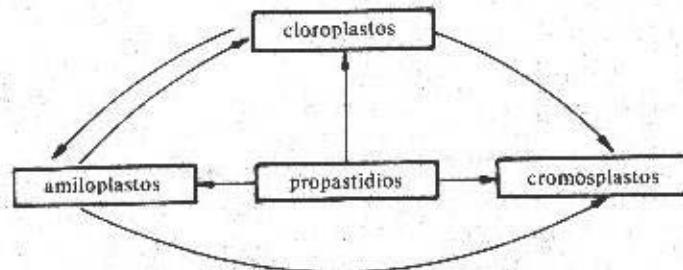
Los cloroplastos se presentan en la célula vegetal de forma, tamaño y número varia-

bles. En las células eucariotas de las plantas inferiores (algas), los cloroplastos, también llamados cromatóforos, presentan gran tamaño, generalmente en número de uno o dos por célula, y de formas muy variadas: estrellada, reticulada, en forma de copa, acintado, espiralado, etc. Con frecuencia poseen corpúsculos refringentes, los pirenoides, relacionados con la síntesis del almidón. En las plantas superiores, los cloroplastos se presentan pequeños, discoidales y casi siempre en gran número por célula.

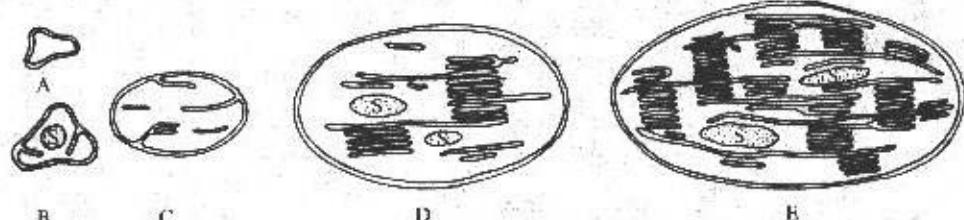
El estudio del desarrollo del cloroplasto (fig. 4.15) a partir de los proplastidos, en presencia de la luz, ha permitido plantear la existencia de tres fases: proplastido, diferenciación y maduración.

En la fase de proplastido, este, que es pequeño (aproximadamente $0.5 \mu m$), comienza a aumentar de tamaño y su membrana interna se invagina con una disposición específica.

En la fase de diferenciación el proplastido continúa creciendo y su membrana interna continúa invaginándose. Las invaginaciones comienzan a desprenderse y se forman vesículas aplastadas. Cuando el proplastido alcanza un tamaño de $3 \mu m$, las vesículas se disponen unas sobre otras y forman una pila de monedas que reciben el nombre de granas. El con-



4.14 Esquema de las relaciones entre los plástidos.

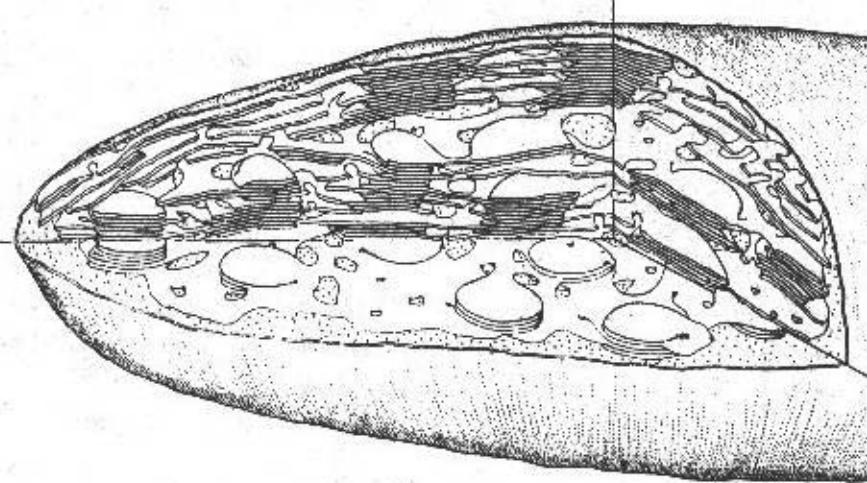


4.15 Desarrollo del cloroplastro. A, proplastido. B, C y D, formación de tilacoides y el sistema lamelar. E, cloroplasto adulto. S, inclusiones de almidón (X 8 000).

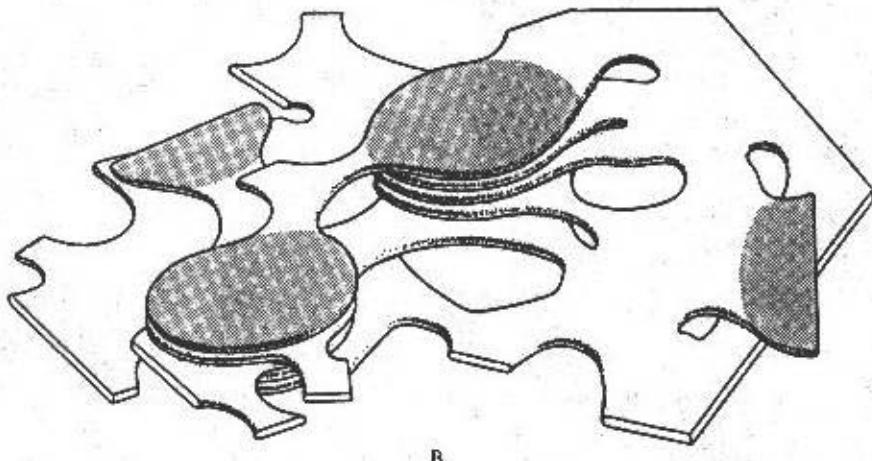
junto de vesículas y canales que así se originan constituye el sistema lamelar o tilacoide, y se plantea que está formado por las lamelas del estroma y las lamelas del grana. Alrededor del sistema lamelar se encuentra el estroma. Cuando el plastidio alcanza un tamaño de 4 μ m el sistema lamelar queda separado de la membrana interna (fig. 4.16).

En la fase de maduración se culmina el desarrollo del cloroplasto con la aparición de los pigmentos: clorofila, caroteno y xantofila. Para que esta fase se alcance es imprescindible que el desarrollo del cloroplasto ocurra a la luz (fig. 4.17).

Cuando el desarrollo del proplastido ocurre en ausencia de luz, además de no formarse las clorofitas, cuya síntesis requiere de la luz, tampoco ocurre el desarrollo del sistema lamelar explicado anteriormente. En su lugar se forma un pequeño grupo de vesículas que constituyen el cuerpo prolamelar. Este es el tipo de plastidio que se presenta en las plantas etioladas, o sea, aquellas que se desarrollan en la oscuridad; por ejemplo, cuando colocamos un germinador con semillas de frijol en la oscuridad. En este caso las plántulas obtenidas son alargadas, de hojas pequeñas, de color amarillento debido al desarrollo en la oscuridad.



A

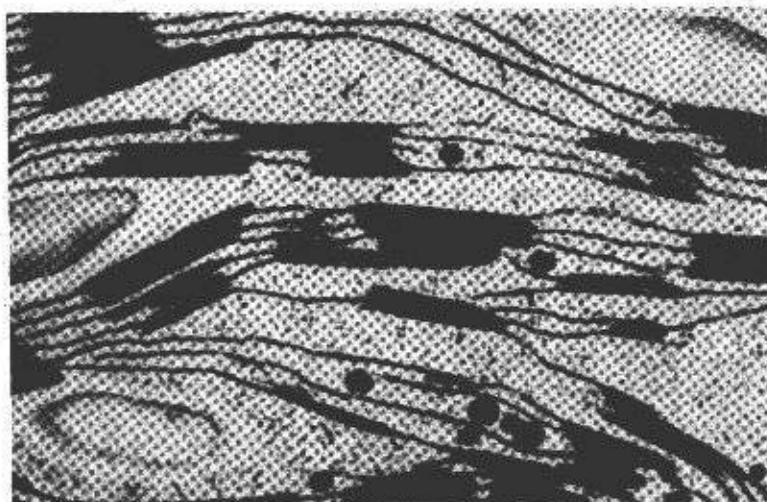


B

4.16 Modelo de la estructura interna del cloroplasto adulto. A, se observa el sistema lamelar y los grana (X 30 000). B, sección aumentada de los grana (X 1000 000).



A



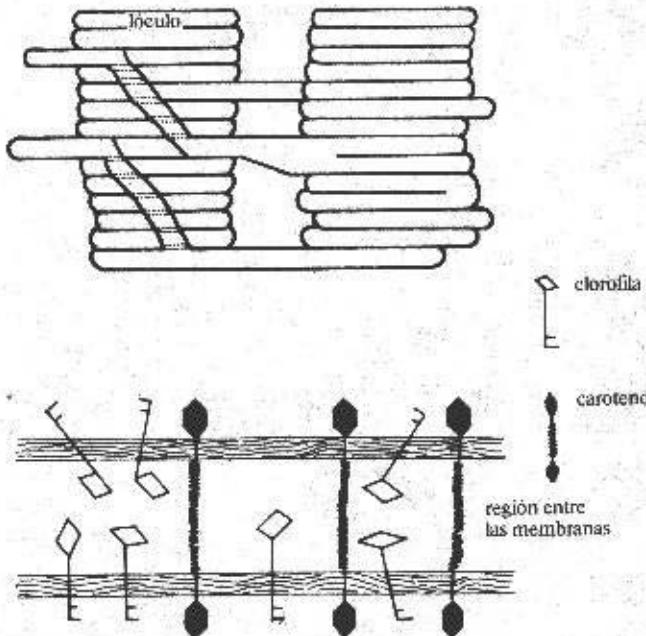
B

4.17 Ultraestructura del cloroplasto de una hoja de *Phleum pratense*. A, vista general. B, sección ampliada (X 27 400).

dad del proplastido. Al compararlo con plantas obtenidas a la luz, estas son pequeñas y vigorosas, de hojas grandes y verdes.

El estudio del desarrollo del proplastido en la formación del cloroplasto se ha realizado con el empleo del microscopio electrónico (fig. 4.17). En la ultraestructura de un cloroplasto maduro se presenta una doble membrana de naturaleza lipoproteica, que envuelve al estroma granular, en el cual se encuentran gránulos de almidón y ribosomas, así

como ARN y ADN. En el interior del estroma se encuentra el sistema lamelar o tilacoidal, formado por los canales y vesículas discoidales, que al ponerse en contacto, unas sobre otras, forman el grana. Los pigmentos del cloroplasto, clorofillas y carotenoides, inicialmente se pensaba que se encontraban dentro de las vesículas del grana; pero se ha demostrado que los pigmentos se localizan entre las membranas que rodean a las vesículas del grana (fig. 4.18). Las clorofillas parti-



4.18 Localización de los pigmentos en los grana del cloroplasto.

cipan directamente en la fotosíntesis, por lo cual son consideradas los pigmentos principales, mientras que los carotenoides son considerados los pigmentos accesorios, ya que ellos captan la energía y la ceden a las clorofilas.

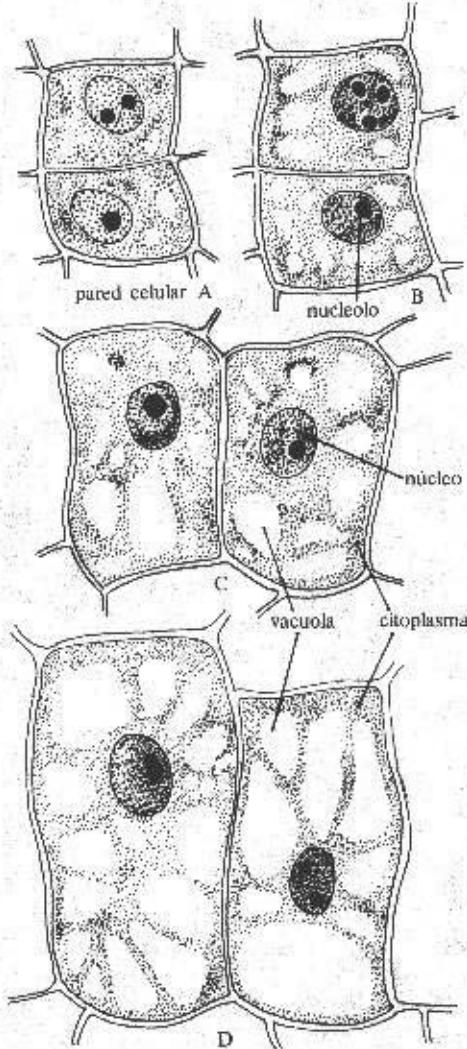
En las plantas superiores la estructura del cloroplasto descrita anteriormente es la que está generalizada. Sin embargo, mediante estudios de fraccionamiento celular y estudios bioquímicos y fisiológicos, se ha detectado un tipo de cloroplasto que no tiene la compleja estructura lamelar descrita. Esto ha sido descubierto en plantas tropicales adaptadas a condiciones ecológicas especiales, como alta iluminación, resistentes a la sequía, etc., por ejemplo, la caña de azúcar. En estas plantas se presentan dos tipos de cloroplastos funcionales, uno con granas y otro sin ellas, fenómeno que se conoce con el nombre de dimorfismo cloroplástico. Las plantas que poseen este dimorfismo tienen una alta eficiencia fotosintética y fijan todo el CO_2 disponible, mediante un mecanismo especial de fijación de CO_2 , conocido como ciclo de Hatch-Slack-Korchak o ciclo C-4, debido a que el producto de la fijación es un compuesto de cuatro carbonos. Las plantas con este ciclo se conocen como plantas C-4. Las plantas que tienen un solo tipo de cloroplastos,

con granas, realizan el proceso de fijación del carbono mediante el ciclo de Calvin o ciclo C-3, y son consideradas plantas C-3.

Vacuolas

Las vacuolas son vesículas grandes rodeadas por una membrana lipoproteica, el tonoplasto, que encierra en su interior el jugo vacuolar, fase líquida de naturaleza y composición química variable. En las células meristemáticas, en activa división celular, se presentan numerosas y pequeñas vacuolas, pero durante el proceso de diferenciación celular y crecimiento de la célula, las pequeñas vacuolas se van fusionando y forman una o dos grandes vacuolas. Este proceso recibe el nombre de vacuolización (fig. 4.19). Una célula adulta presenta generalmente una o dos grandes vacuolas, en cuyo interior se acumulan carbohidratos, proteínas, grasas, aceites, taninos, pigmentos hidrosolubles, etc. También en las vacuolas se acumulan cristales de oxalato de calcio, cristalizados de diferentes formas.

Las vacuolas llegan a ocupar entre el 70 y 90% del volumen celular, como ocurre en las células parenquimatosas. En estas células el citoplasma y el núcleo son replegados hacia la pared celular. Las vacuolas son comu-



4.19 Crecimiento y vacuolización de una célula vegetal.

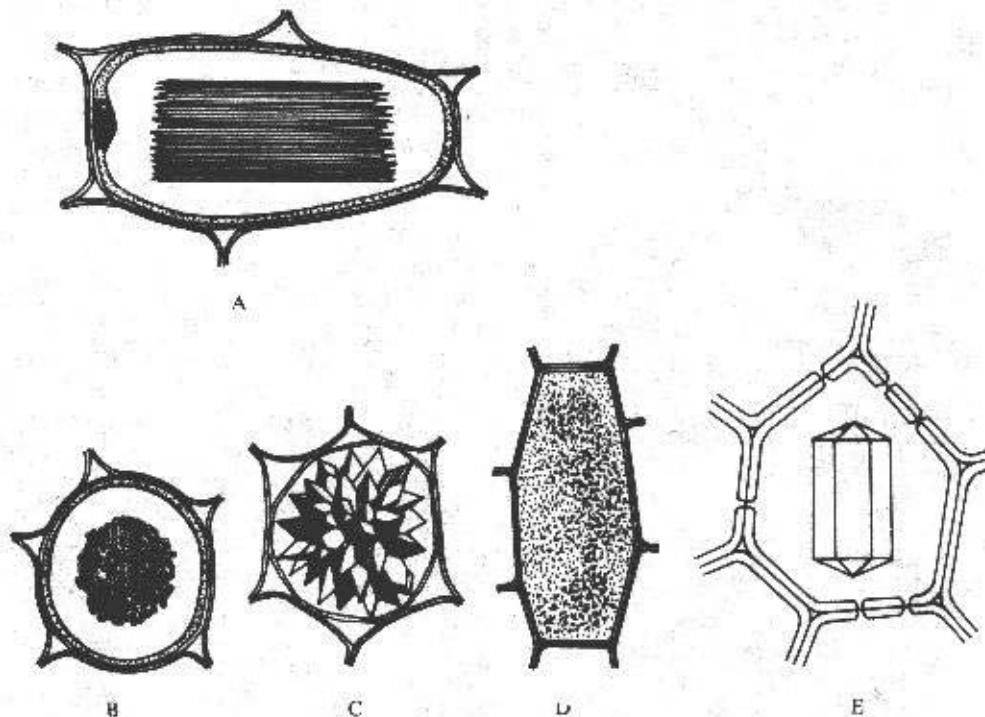
nes a todos los vegetales excepto las algas verde-azules. Su función está estrechamente ligada a mantener las características osmóticas de la célula.

Cristales

En las células vegetales frecuentemente se observan cristales de oxalato y carbonato de calcio, compuestos que se almacenan como productos finales del metabolismo. Los cristales de oxalato de calcio pueden ser monohidratados o dihidratados. En el primer caso cristalizan como agujas o rafijos, los cuales aparecen solitarios o agrupados en haces; también pueden cristalizar formando pe-

queñísimos cristales que constituyen la llamada arena cristalina, o como drusas (fig. 4.20). En el segundo caso los cristales de oxalato de calcio se presentan de forma tetragonal, romboédrica o prismática, como se presentan en las células de la cáscara de la cebolla.

El carbonato de calcio se acumula en algunas células formando unos cuerpos grandes que semejan un racimo de uvas. Estos cristales reciben el nombre de cistolitos y son abundantes en las células epidérmicas de las hojas de *Ficus*. El carbonato de calcio se va depositando sobre una pequeña estructura de celulosa y calosa.



4.20 Cristales de oxalato de calcio. A y D, monohidratados (X 200). A y B, rafidios. C, drusa. D, arena cristalina. E, cristal tetragonal dihidratado (X 1 000).

Microcuerpos

En años recientes se ha reportado la presencia de partículas citoplasmáticas, cuyo diámetro oscila entre 0,5 y 2 μm , que son pequeñas vesículas rodeadas de una membrana lipoproteica, la cual encierra un jugo granuloso. Estas partículas son comunes a las células vegetales y animales.

Los microcuerpos se diferencian por la actividad metabólica que en ellos se realiza, se denominan glioxisomas a los microcuerpos que fueron aislados de los cotiledones de semillas oleaginosas, que tienen la posibilidad de convertir el acetil-CoA, producto de la degradación de la reserva lipídica, en sacarosa, o sea, participan en la síntesis de carbohidratos a partir de las reservas de grasas en los cotiledones. También ha sido reportada la presencia de peroxisomas que parecen estar relacionados con la fotorrespiración, ya que por su contenido enzimático tienen la posibilidad de oxidar el glicolato, un producto de la fotosíntesis.

Capítulo 3

Características histológicas de los vegetales

Cuando un grupo de células se especializan en la realización de una función determinada y son capaces de dividirse en las tres direcciones del espacio, estamos en presencia de un *tejido*; en este caso las células están íntimamente unidas.

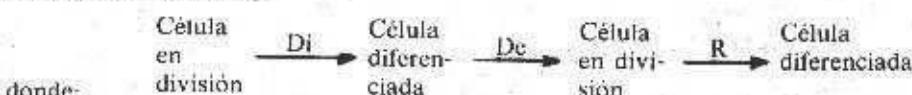
Podemos considerar excluidos del concepto de tejido a todos aquellos grupos de células que se forman por división en una o dos direcciones, es decir, los que tienen forma filamentoa o laminar que se encuentran con frecuencia en las algas y los hongos, y por su organización más simple así como por su diferenciación anatómica se consideran como seudotejidos. En los seudotejidos la unión entre las células no es muy íntima, de modo que estos pueden separarse, quedar libres y reanudar su vida autónoma.

Diferenciación de tejidos

La diferenciación comprende la mayor parte de los procesos de naturaleza morfológica y fisiológica que determinan la especialización de la célula. Como el grado y la clase de la especialización varía en las diferentes células, la diferenciación celular lleva implícita la diversidad histológica característica de las plantas superiores.

La complejidad estructural del cuerpo de la planta resulta de la variación en la forma y la función de las células y también, de las diferentes maneras de combinarse en tejidos y sistemas de tejidos que forman los órganos.

En resumen tendremos:



Di - Diferenciación. De - desdiferenciación. R - Rediferenciación.

Los tejidos que han terminado su desarrollo son los tejidos diferenciados (tejidos adultos). Muchas células se especializan de tal forma que alcanzan un estado irreversible, por lo cual la célula pierde la posibilidad de adquirir nuevamente la capacidad de división mitótica y de dar origen a nuevas células. Las células adultas que adquieren dicha capacidad se dice que se *desdiferencian* y como consecuencia de su rediferenciación darán origen a los tejidos permanentes.

Durante la diferenciación de tejidos la diversidad histológica resulta de cambios en la característica de las células y del reajuste de sus relaciones mutuas, tales como:

1. Vacuolización.
2. Acumulación de sustancias de reserva.
3. Desarrollo de plastidios a partir de proplastidios y la adquisición de color.
4. Desaparición del protoplasto en algunos casos.
5. Desarrollo de características especiales en la pared celular, así como variaciones del espesor y en la composición química.
6. Crecimiento de las células en comparación con las que le dieron origen. Este crecimiento puede ser parejo o no.
7. Aparición de espacios intercelulares a lo largo de la línea de unión de tres o más células por un crecimiento de estas.
8. Modificaciones en el núcleo que influyen en su degeneración.
9. Establecimiento de una polaridad en la célula embrionaria.

Todas las células de un organismo poseen igual información genética, a pesar de que sus características morfológicas y fisiológicas no sean iguales, hecho que evidencia el extraordinario papel que juega el ambiente en el desarrollo ontogenético de las células, y del organismo en general. El nexo existente entre el ambiente y los sistemas vivientes es tan estrecho que en realidad constituyen una unidad indisoluble. Esto se explica porque no todos los genes activos potencialmente están siempre en actividad. Su posible expresión depende de un complejo control en el que toman parte el mecanismo de control genético a nivel molecular, factores externos como la presencia o ausencia de luz y factores internos como las hormonas. Como resultado del mecanismo de control establecido se produce una síntesis diferencial de enzimas que se considera un proceso básico en la diferenciación celular.

Tipos de tejidos de acuerdo con su función

Los tejidos vegetales pueden agruparse para su estudio teniendo en cuenta su origen, localización en la planta, función etcétera. Nosotros tomaremos como criterio la función de los tejidos.

Teniendo en cuenta la función que realizan en la planta, los tejidos pueden agruparse en:

1. Tejido embrionario. Posee capacidad permanente de división (meristemos).
2. Tejido de protección. Epidermico y suberoso.
3. Tejido fundamental. Parénquima.
4. Tejido de sostén. Colénquima y esclerénquima.
5. Tejido de conducción. Xilema y floema.
6. Tejido secretor.

Tejido embrionario

El tejido embrionario comúnmente llamado meristemo, es un tejido formativo que añade nuevas células al cuerpo de la planta y realiza las diferentes funciones de esta. Además se perpetúa, asegurando de esta forma el crecimiento del vegetal.

En los meristemos en división se presentan células que permanecen meristemáticas, las

células iniciales y las que son producto inmediato de la división de las iniciales, las células derivadas.

Las células derivadas pierden gradualmente las características meristemáticas, tanto en el espacio como en el tiempo, por lo cual aumentan de tamaño y se dividen hasta que comienzan a diferenciarse. Cambian fisiológicamente y morfológicamente de forma gradual, por lo cual se distinguen de sus progenitores meristemáticos iniciales, y existen ligeras diferencias entre ellas según la línea de especialización que sigan.

Los meristemos pueden clasificarse según su posición en el cuerpo de la planta en apicales y laterales. También de acuerdo con la naturaleza de las células que le dan origen, se pueden clasificar en:

1. Primarios. Meristemos apicales y *cambium* primario.
2. Secundarios. *Cambium* secundario y *cambium* suberoso (felógeno).
3. Remanentes. Meristemos intercalares y Meristemoides.

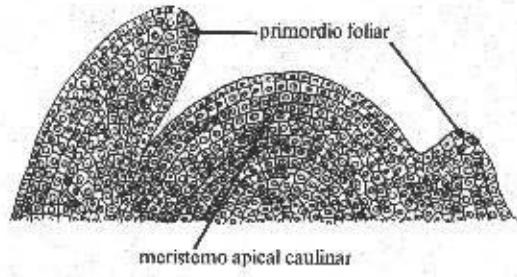
Los tejidos meristemáticos de los ápices del tallo y de la raíz (fig. 5.1) están formados por las células iniciales y sus derivadas inmediatas que se conocen bajo el nombre de promeristemo. Los tejidos meristemáticos apicales especializados se clasifican según los sistemas de tejidos que de ellos se derivan. Estos tejidos son:

1. Protodermis. Origina el tejido epidérmico.
2. *Procambium*. También llamado tejido provascular, da origen a los tejidos vasculares primarios.
3. Meristemo fundamental. Precursor del sistema de tejidos fundamentales (parénquima y tejidos de sostén).

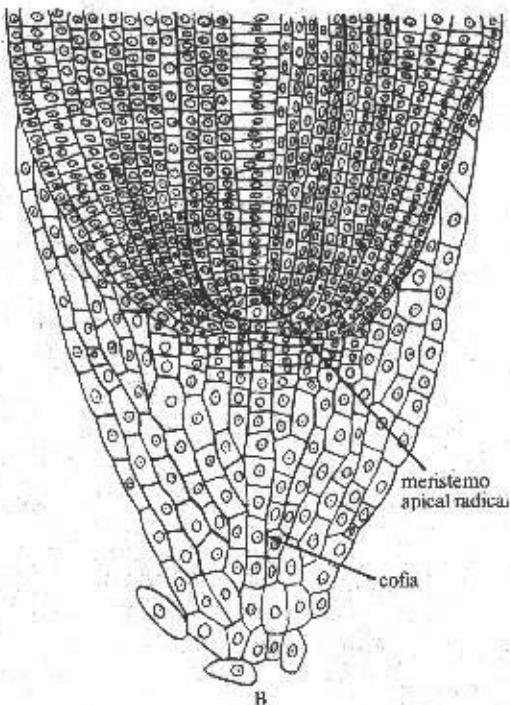
La protodermis, el *procambium* y el meristemo fundamental son considerados meristemos primarios.

Las células meristemáticas primarias presentan una estructura celular variable (fig. 5.2) con las siguientes características:

1. Protoplasto relativamente indiferenciado y denso.
2. Presencia de proplastidios.
3. Vacuolas pequeñas y numerosas.
4. Núcleo grande.



A



B

5.1 Ápice de una plántula de frijol. A, caulinar. B, radical.

5. Relación núcleo/tamaño celular, variable.
6. Células pequeñas isodiamétricas.
7. Pared celular fina.
8. Generalmente carecen de espacios intercelulares.
9. Los orgánulos celulares están adaptados a la actividad celular: proplastidos abundantes, pequeñas y numerosas vacuolas, abundantes mitocondrias, ribosomas y síntesis proteica.
10. Núcleo grande en síntesis activa y duplicación del material genético; mitosis activa, por lo cual se hacen visibles los cromosomas.

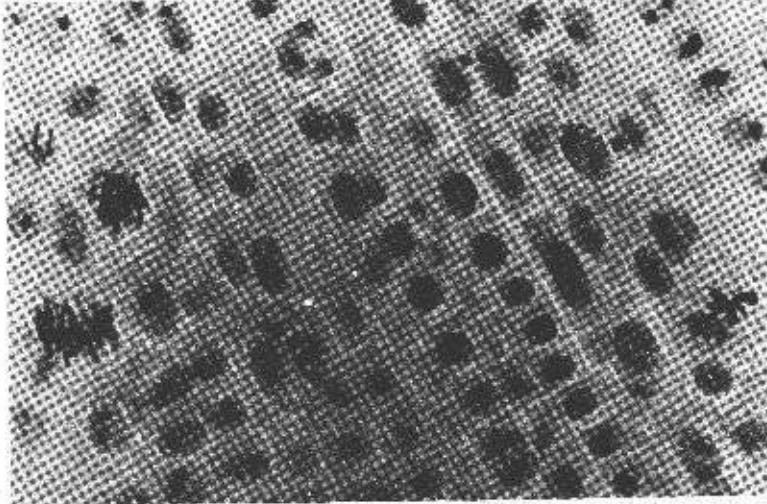
Los meristemos primarios se derivan directamente de la primera célula meristemática formada, la cual por mitosis sucesivas origina el pequeño embrión donde se localizan polarizados los meristemos primarios que forman el ápice caulinar y radical.

En aquellas plantas que tienen crecimiento secundario, el *procambium* forma los tejidos vasculares primarios (xilema y floema) y además, una banda de *cambium* primario que queda situada entre el xilema y el floema

primario. Una vez que este *cambium* primario entre en actividad, producirá lejidos vasculares secundarios, los cuales formarán parte de la estructura secundaria de la raíz o el tallo en cuestión.

En el caso de los meristemos secundarios, las características citológicas dependerán del tejido que les dio origen. Las células de los meristemos secundarios pueden ser estrechas y largas, fusiformes, muy vacuoladas; sus membranas tienen campos de punteaduras primarias con plasmodesmos; pueden presentar cloroplastos, granos de almidón, acumulación de taninos, etcétera.

En las plantas que tienen crecimiento secundario en la raíz y el tallo, los meristemos secundarios se originan a partir de la desdiferenciación de tejidos permanentes primarios, fundamentalmente el parenquima. En las raíces, el *cambium* secundario y el felógeno se originan a partir del parenquima del periciclo, mientras que en el tallo los meristemos secundarios se originan a partir del parenquima de relleno del radio (*cambium* secundario o interfascicular) y del parenquima de relleno de la corteza (*cambium* suberógeno o felógeno).



5.2 Células meristemáticas del extremo apical de la raíz de *Allium cepa* (X 560).

Los meristemos secundarios producen los tejidos que se añaden al vegetal después del crecimiento primario y hacen posible el crecimiento en grosor. Están representados por el *cambium* secundario y el felógeno (*cambium* suberógeno). Estos meristemos secundarios se originan a partir de la desdiferenciación de células parenquimatosas, generalmente, y al efectuar la mitosis originan tejidos secundarios (rediferenciación). El *cambium* secundario produce, junto con el *cambium* primario, xilema y floema secundarios, mientras que el *cambium* suberoso o felógeno produce células suberosas y células parenquimatosas que formarán parte de la felodermis (fig. 5.3).

El *cambium* se encuentra situado entre el xilema y el floema, en tallos y raíces, en forma de cordones o de cilindros y presenta dos tipos de células, las iniciales fusiformes, alargadas en forma de huso y las iniciales radiales, casi isodiamétricas (fig. 5.4). El felógeno se origina a distintas profundidades por fuera del *cambium* vascular, en la epidermis, en el parénquima de la corteza o cerca del floema.

Los meristemos remanentes son, generalmente de origen primario, que quedan en algunos órganos de la planta y que entran en actividad poco a poco. Tal es el caso de los meristemoides y del meristemo intercalar. Los meristemoides son células meristemáticas aisladas que al entrar en actividad producen nuevas células, como ocurre con la formación de los aparatos estomáticos de los tallos verdes y las hojas.

El meristemo intercalar es una zona meristemática en activo crecimiento que se halla situado entre regiones de tejidos más o menos diferenciadas. Se encuentra en los entrenudos y en las vainas de muchas gramíneas; por ejemplo, la caña de azúcar y otras monocotiledóneas. A medida que crece el tallo de la caña, las inserciones de las hojas o nudos están separadas entre sí por porciones de crecimiento intercalar en la base del entrenudo.

La función de los meristemos de dar origen a nuevas células por mitosis, implica un crecimiento en longitud, dado por la actividad de los meristemos apicales e intercalares, y un crecimiento en grosor, dado por la actividad cambial y del felógeno. Los meristemos producen los tejidos permanentes, primarios y secundarios de la planta.

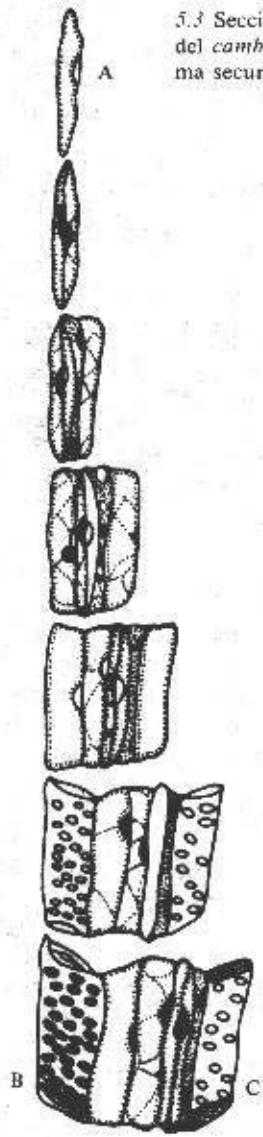
Tejido de protección

El tejido de protección se encuentra en contacto directo con el ambiente y es el responsable de proteger a la planta contra la desecación y a su vez permitir que ocurra el intercambio gaseoso. Entre los tejidos de protección tenemos el tejido epidérmico y el suberoso.

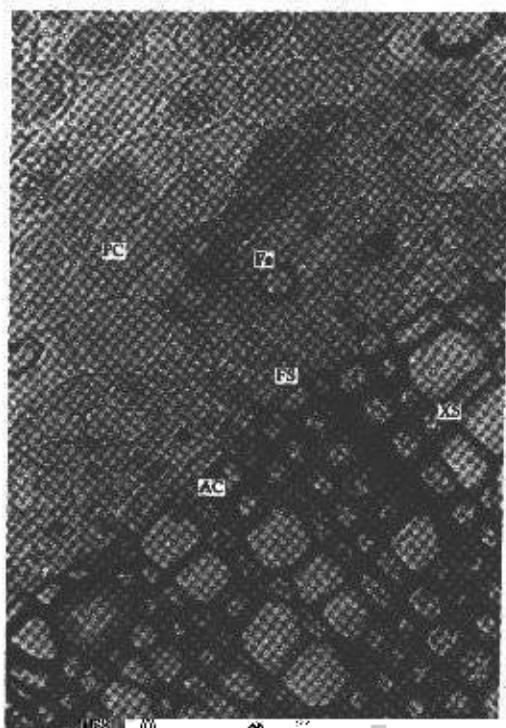
Tejido epidérmico

El tejido epidérmico corresponde a la capa superficial de células que recubre todo el cuerpo primario de la planta: tallos, raíces, hojas, flores, frutos y semillas. Algunos

5.3 Sección radial que muestra la diferenciación del *cambium* vascular. A, célula cambial. B, xilema secundario. C, floema secundario.



5.4 Sección transversal de un tallo: Ac, anillo de *cambium*; XS, xilema secundario; FS, floema secundario; Fe, fibras de endocorona. PC, pectín.



autores denominan a la epidermis de la raíz como rizodermis.

Los órganos con escaso o sin crecimiento secundario conservan la epidermis mientras viven. En los tallos y raíces de las plantas con crecimiento secundario, la epidermis muestra longevidad variable y está sustituida por otra capa de tejido protector, el suberoso.

El tejido epidérmico es un tejido primario y se origina a partir de los meristemos apicales, y en particular de la protodermis.

En relación con la multiplicidad de sus funciones, la epidermis contiene una gran variedad de tipos celulares. Los más abundantes son las células epidérmicas propiamente dichas, las cuales pueden ser consideradas como los elementos menos especializados y que constituyen la masa fundamental del tejido. Dispersas entre las células epidérmicas están las células de los aparatos estomáticos (fig. 5.5) o estomas y, en ocasiones, otras células especializadas. La epidermis puede producir una gran variedad de apéndices, los tricomas, en forma de pelos o pústulas.

Las células epidérmicas maduras son de forma variada; tubular, aplanada, etc., dispuestas muy unidas sin espacios intercelulares. Son células vivas, con vacuolas grandes, donde se acumulan pigmentos antociánicos, hidrosolubles, como ocurre en muchas hojas y flores; generalmente no presentan cloroplastos, excepto en las células oclusivas de los estomas y en las células epidérmicas de plantas que viven en lugares sombrios, como los helechos.

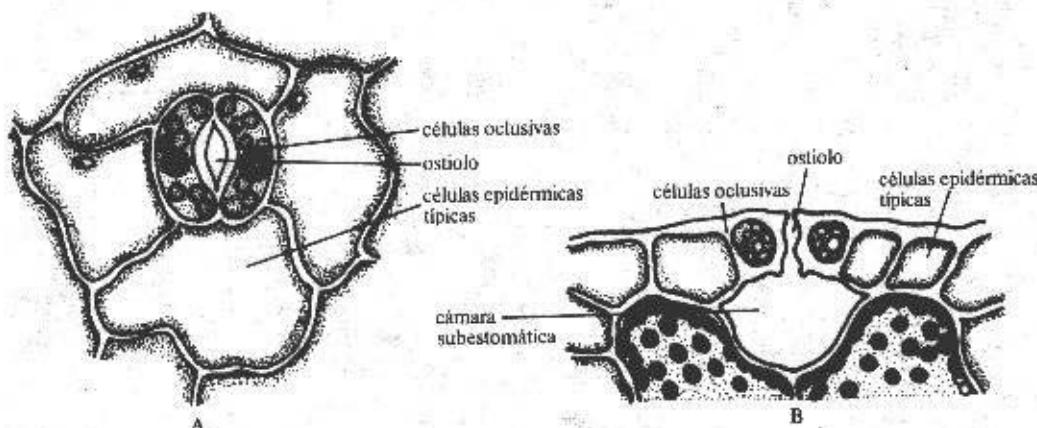
La característica más importante de la pa-

red de las células epidérmicas es la presencia de una sustancia lipídica, la cutina, que impregna la pared (cutinización) y forma la cutícula sobre la superficie exterior de las células (fig. 5.6). La cutícula varía sensiblemente de espesor en las distintas plantas de acuerdo con las condiciones ambientales. La superficie de la cutícula puede ser lisa, presentar pliegues, grietas, etc. Sobre la superficie de la cutícula puede observarse acumulación de cera en forma de gránulos, ganchos, costras, capas homogéneas, etc. Otros depósitos superficiales son de resina, aceite, o sales minerales en forma cristalina. En algunos casos en las células epidérmicas pueden presentarse, lignina, suberina, silice o mucilago.

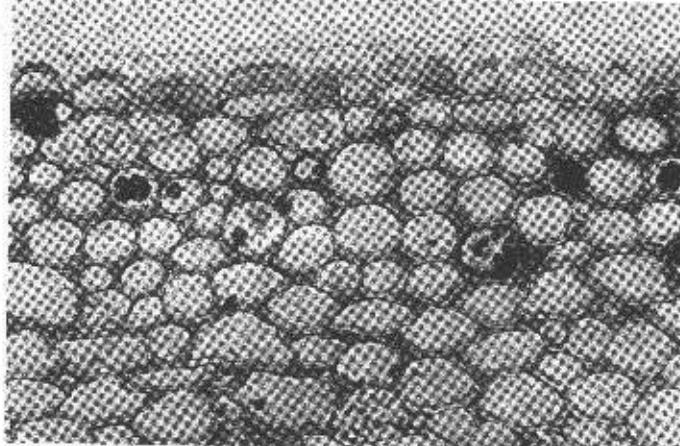
La epidermis puede presentarse formada por una o varias capas de células, cuando ocurre esto último es una epidermis pluriestratificada, frecuente en algunas plantas. El velamen radical de las raíces aéreas y terrestres de las orquídeas es también una epidermis pluriestratificada.

Las funciones normales del tejido epidérmico de las partes aéreas de la planta son variadas: por ejemplo, limita la transpiración, da protección mecánica, regula el intercambio de gases a través de los estomas y contribuye a la acumulación de agua y otros productos metabólicos. Entre otras funciones accesorias el tejido epidérmico realiza la fotosíntesis, absorción, secreción, etcétera.

El tejido epidérmico de la raíz está adaptado a la absorción de agua y las sales minerales, tanto por los pelos como por las células epidérmicas típicas.



5.5 Aparato estomático. A, vista frontal. B, sección transversal.



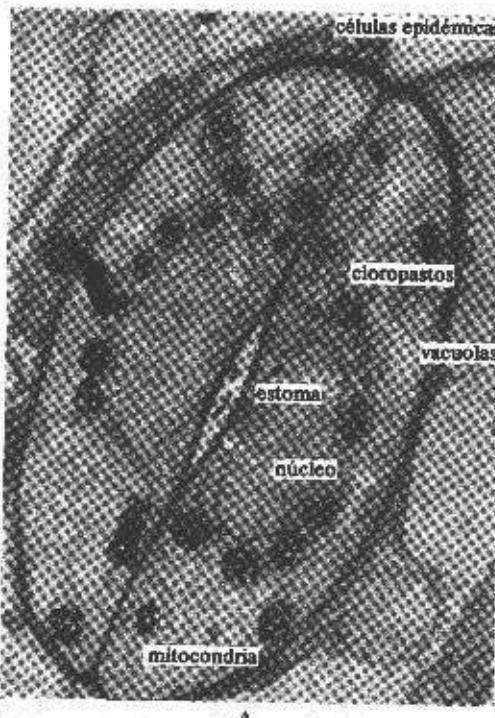
5.6 Epidermis con una cutícula gruesa en sección transversal de la hoja de *Ficus* sp. (X 560)

Aparato estomático

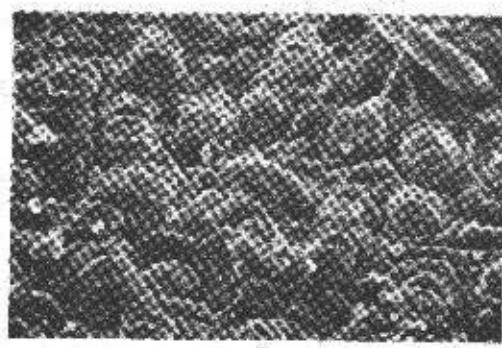
Los aparatos estomáticos o estomas constituyen una modificación del tejido epidérmico y se presentan como poros o aberturas rodeadas por dos células oclusivas. Estas células, mediante cambios de turgencia, controlan el tamaño del poro u ostiolo (figs. 5.7 y 5.8).

En muchas plantas las células oclusivas del estoma están rodeadas de varias células adyacentes que se distinguen por su morfología de las otras células epidérmicas y se les denomina células anexas.

Las células oclusivas pueden encontrarse al mismo nivel que las células epidérmicas adyacentes, pueden sobresalir o por el con-

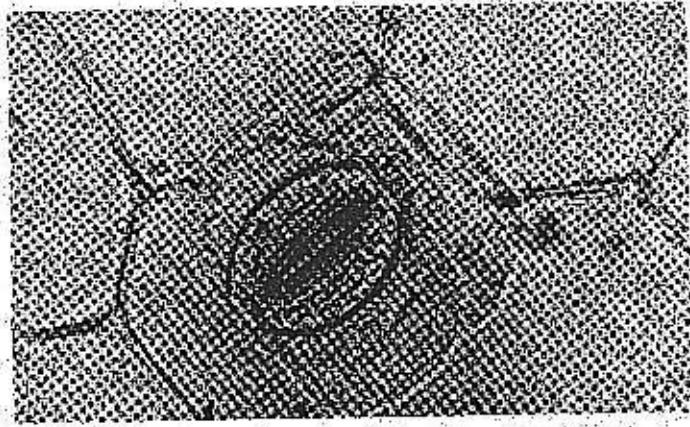


5.7 Microfotografías. A: células oclusivas de una hoja de arroz (*Oryza sativa*, X 900). B: epidermis foliar de *Ceratopxis verbenaceae* (X 500).



B

5.8 Aparato estomático de la hoja de cordoban (*Rhino discolor*); RE: retículo endoplasmático; Proc: proyecciones cuticulares; EI: espacio intercelular (X 27 600).



trario quedar por debajo de la superficie de la epidermis. En algunas plantas los estomas están reducidos a la epidermis que recubre ciertas depresiones de las hojas, criptas estomáticas, como ocurre en la adelfa (*Nerium oleander*). Los pelos epidérmicos pueden estar también muy desarrollados en las criptas.

La forma de las células oclusivas es generalmente arriñonada, con engrosamientos de la pared en los bordes superior e inferior, los cuales vistos seccionados asemejan cuernos, y a veces están ausentes. Además, las células oclusivas poseen un engrosamiento desigual de su pared celular, con un mayor engrosamiento en las paredes que están en contacto con el ostíolo. Debajo de cada estoma, se presenta una cavidad subestomática, que sirve de área colectiva de las sustancias que salen o entran por el estoma, y que está comunicada con los tejidos internos por medio de espacios intercelulares.

Los estomas se forman mediante divisiones de células meristemáticas aisladas (meristemoides), que se convierten en las células madres de las oclusivas después de varias divisiones mitóticas. Posteriormente, estas células se transforman en las células oclusivas entre las cuales queda el ostíolo. En una hoja dada, los estomas no se forman todos al mismo tiempo, sino unos después de otros durante el desarrollo de la hoja, que varía según el tipo de hoja (fig. 5.9).

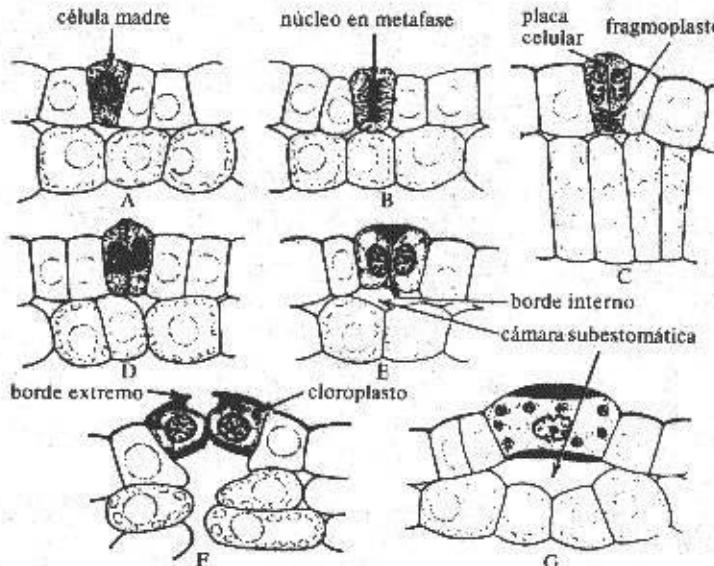
El número de estomas en las hojas varía entre 1 000 y 100 000 por cm^2 en ambas caras de la hoja, o generalmente en la inferior (tabla 5.1). Los estomas son frecuentes en las partes verdes aéreas de las plantas, los tallos

y las hojas, pero también se pueden encontrar en la epidermis de algunas plantas acuáticas sumergidas, en los pétalos, los estambres y los sépalos de las flores.

Los estomas regulan el intercambio gaseoso con la atmósfera, la toma o pérdida de oxígeno y dióxido de carbono, y además, la pérdida de agua en forma de vapor. Este fenómeno se conoce con el nombre de transpiración. A su vez, la transpiración contribuye al movimiento del agua en la planta y a disminuir la temperatura de la hoja, que está expuesta a los rayos solares. Generalmente las plantas abren sus estomas durante el día, pero hay algunas plantas, por ejemplo, las suculentas, adaptadas a vivir en lugares muy secos, que mantienen sus estomas cerrados durante el día, los abren por la noche y realizan el intercambio gaseoso; de esta forma reducen la pérdida de agua. En el intercambio gaseoso nocturno estas plantas tienen un mecanismo especial de fijación de CO_2 , que se conoce como metabolismo ácido de las crasuláceas.

Tabla 5.1 Número promedio de estomas por cm^2

Planta	Epidermis superior	Epidermis inferior
Alfalfa	16 900	13 800
Frijol	4 000	28 100
Maíz	5 200	6 800
Papa	5 100	16 100
Tomate	1 200	13 000



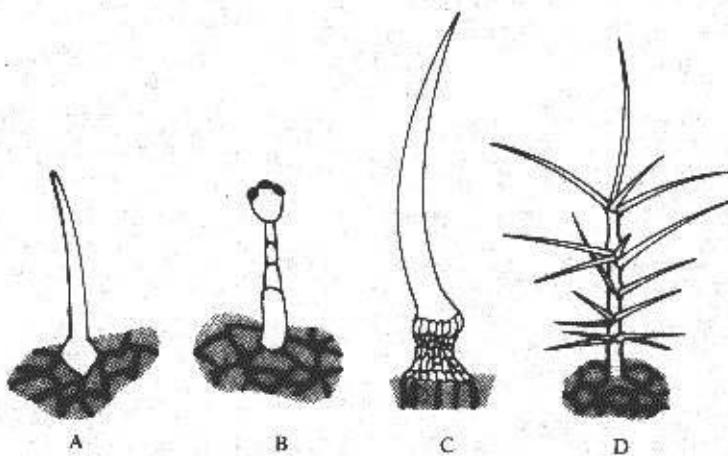
5.9 Desarrollo del estoma en una hoja de tabaco, *Nicotiana tabacum*.

Tricomas

Los tricomas son apéndices epidérmicos de forma, estructura y funciones diversas. Están representados por pelos glandulares, protectores y de sostén; por escamas, por papilas diversas y por los pelos absorbentes de las raíces. Pueden presentarse en todas las partes de la planta, y persistir durante toda la vida de un órgano o ser efímeros. Algunos pelos persistentes permanecen vivos; otros pierden el protoplasma y quedan secos. Los distintos tipos de pelos vegetales se han empleado para la clasificación de géneros y especies de ciertas familias de plantas.

Los pelos (fig. 5.10) pueden agruparse en

unicelulares y pluricelulares. A su vez, ambos pueden ser simples o ramificados. Los pluricelulares pueden constar de una o varias filas de células. Algunos pelos pluricelulares tienen ramificación, otros tienen las ramas más o menos dispuestas en un plano (pelos estrellados). Normalmente los pelos pluricelulares constan de una célula (pie) introducida en la epidermis y del cuerpo proyectado hacia fuera. Otro tipo común de tricoma son los pelos escamosos o peltados, los cuales poseen superficie discoidal, a menudo, sostenidos sobre un pedúnculo, o sujetos directamente al pie. Los pelos unicelulares, pluricelulares y peltados pueden ser glandulares.



5.10 Pelos o tricomas.
A, unicelular. B, C y D, pluricelulares. B, glandular. C, urticante. D, ramificado.

Las paredes celulares de los tricomas son comúnmente de celulosa cubierta por una cutícula; también pueden estar lignificadas. Los pelos vegetales producen, a veces, paredes secundarias gruesas: por ejemplo, los pelos de la semilla de algodón. En otras ocasiones las paredes se hallan impregnadas de sílice y carbonato de calcio.

Un tipo de tricomas muy importante en la vida de la planta son los pelos absorbentes de las raíces, que son unicelulares con una protuberancia lateral que varía entre 5 y 17 μm de diámetro y entre 80 y 1 500 μm de longitud. Las células están muy vacuoladas y sus membranas son muy delgadas. El desarrollo de los pelos absorbentes es acrópeto, es decir, de la base al ápice, con una gradación uniforme desde el ápice hacia la zona más vieja de la raíz. Se originan en la zona de alargamiento del ápice radical, a partir de células pequeñas con protoplasma

El tejido suberoso (súber o corcho) se origina a partir del felógeno, meristemo secundario que a su vez se origina a distintas profundidades de la estructura del tallo o la raíz, por fuera del anillo del *camptium*.

Las células suberosas (fig. 5.11) son aproximadamente de forma prismática, a menudo, algo alargadas en sentido paralelo al eje longitudinal del tallo o de la raíz. Están dispuestas de manera compacta, sin espacios intercelulares. Presentan sus paredes celulares engrosadas con suberina, proceso que comienza antes que las células alcancen su tamaño definitivo. El color de las células suberosas depende de la presencia de taninos, resinas y politerpenos. Después de su diferenciación las células suberosas carecen de protoplasto y su cavidad está llena de aire o de sustancias coloradas.

En los tallos, el súber o corcho está interrumpido por las lenticelas, zonas caracte-

Tejido fundamental: parénquima

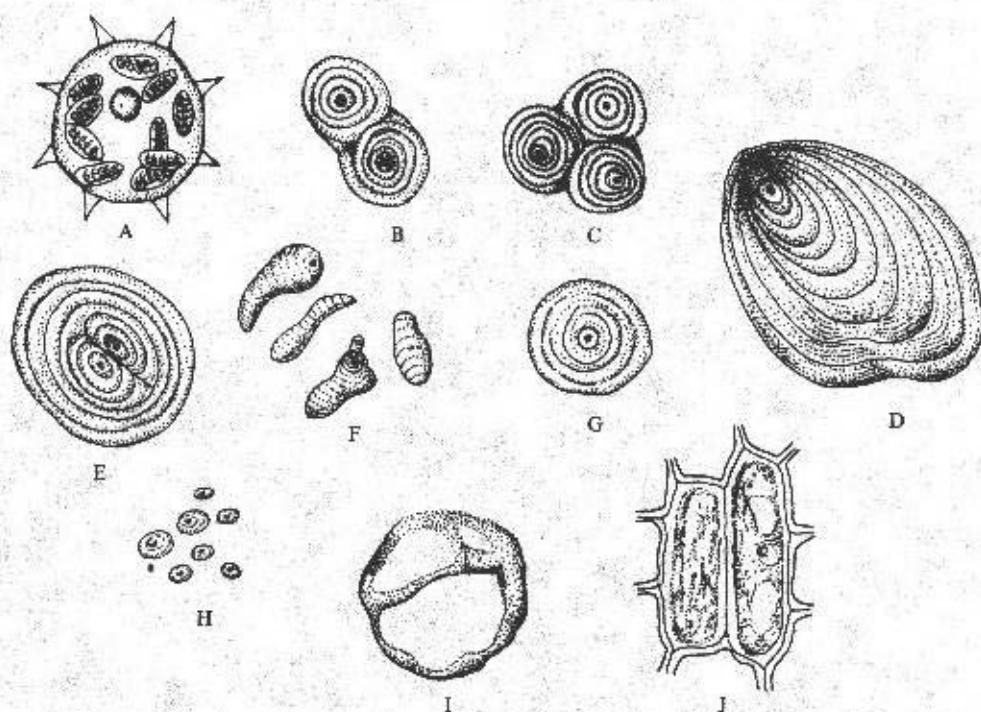
El tejido parenquimatoso del cuerpo primario de la planta se diferencia a partir del meristemo fundamental, y el parénquima que acompaña a los vasos conductores, a partir del *procambium*. En las plantas con crecimiento secundario puede originarse parénquima a partir del felógeno y de la actividad cambial. El parénquima se localiza en la médula y corteza de tallos y raíces, en el mesófilo de las hojas, en las flores, en las partes carnosas de los frutos y órganos de reserva, en el endospermo de la semilla, etcétera.

El parénquima está constituido por células vivas, de morfología y fisiología variables, relacionado con la actividad vegetativa de la planta. En este tejido se realizan las actividades esenciales de la planta; por ejemplo, la fotosíntesis, y el almacenamiento de agua y sustancias de reserva, actividades que requieren la presencia de protoplasma vivo. También las células parenquimatosas que forman parte del xilema y el floema desempeñan un importante papel en relación con la translocación del agua, las sales minerales y las sus-

tancias elaboradas, por los elementos conductores. De acuerdo con su actividad fisiológica y su estructura, el parénquima puede subdividirse en clorofílico, de reserva, acuífero, aerífico, de relleno y el parénquima que acompaña a los vasos conductores puede ser xilemático o floemático.

Las células parenquimáticas poseen en grado variable la capacidad de reanudar la actividad meristemática, según el grado de especialización que alcancen. Son células grandes de forma poliedrica, a veces más o menos alargadas, generalmente de paredes celulares primarias delgadas, celulosicas. En ocasiones las paredes celulares pueden ser gruesas con numerosas punciones, como se presenta en el endospermo de muchas semillas.

En las células de parénquima se presentan grandes vacuolas que repliegan el citoplasma hacia la pared celular. El contenido celular se halla en íntima relación con su actividad fisiológica. Pueden sintetizar y almacenar sustancias alimenticias muy diferentes, que quedan disueltas en el jugo celular almacenadas en las vacuolas, o en estructuras definidas.



5.12 Plastidos. A, B, C, D, E, F, G y H, amiloplastos. I y J, cromoplastos.

En el parénquima de reserva de la remolacha y la cebolla se almacenan proteínas, azúcares y amidas en el jugo celular; en estructuras de reserva de la papa, la yuca, el boniato y la malanga se almacenan gran cantidad de amiloplastos en el citoplasma. Gránulos de proteínas (proteinoplastos) y de almidón (amiloplastos) se encuentran en las células parenquimatosas de los cotiledones de guisantes, lentejas y frijoles; gránulos de proteína y de aceite (elaioplastos) se hallan en el parénquima de reserva del endospermo en la higuera y la soya. También en las células parenquimatosas pueden presentarse cromoplastos y cristales de distinta forma (fig. 5.12).

Las células del parénquima fotosintético (parénquima clorofílico) poseen un número variable de cloroplastos. En el mesófilo de las hojas el parénquima clorofílico se diferencia en un tipo (empalizada), de células alargadas con abundantes cloroplastos y pocos espacios intercelulares, generalmente situado hacia el haz de la hoja, y en otro tipo (lagunoso), de células irregulares con pocos cloroplastos y abundantes espacios intercelulares, que permiten la difusión de los gases a través de toda la estructura foliar, casi siempre situado hacia el envés de la hoja (fig. 5.13).

El parénquima puede especializarse también en el almacenamiento de agua (parénquima acuifero); por ejemplo, en las plantas suculentas que almacenan agua en sus tejidos y son capaces de soportar épocas de sequía, lo cual se debe a la presencia de mucilagos en las vacuolas, que aumentan la capacidad de las células en la absorción y retención de

agua. Los mucilagos pueden presentarse en el citoplasma y en la pared celular.

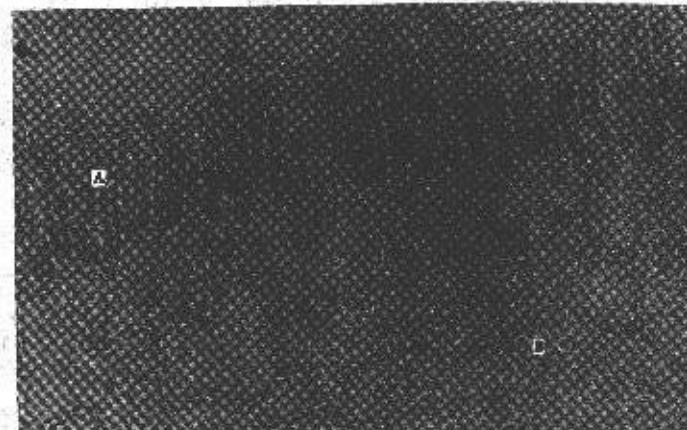
En las plantas acuáticas se presentan abundantes espacios intercelulares que forman un sistema continuo desde las hojas hasta las raíces. El parénquima aerífero (aerénquima) no solo permite la aereación, sino también es un elemento de soporte y flotación (fig. 5.14). En este tejido es frecuente observar células estrelladas de paredes celulósicas intercelulares, que se originan de forma lisígena o esquizógena.

Tejidos de sostén

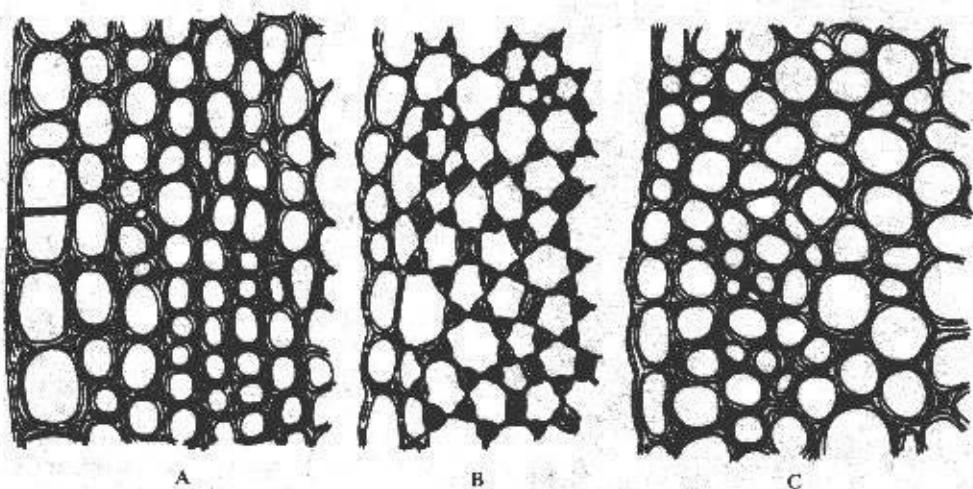
Dentro de los tejidos de sostén de la planta tenemos el colénquima y el esclerénquima. Se localizan en la corteza de tallos y raíces, peciolos, frutas, semillas, etc., y pueden acompañar a los tejidos conductores. Se plantea que su origen es del meristemo fundamental, a partir del *procambium* y de la actividad cambial en el caso de las fibras.

Colénquima

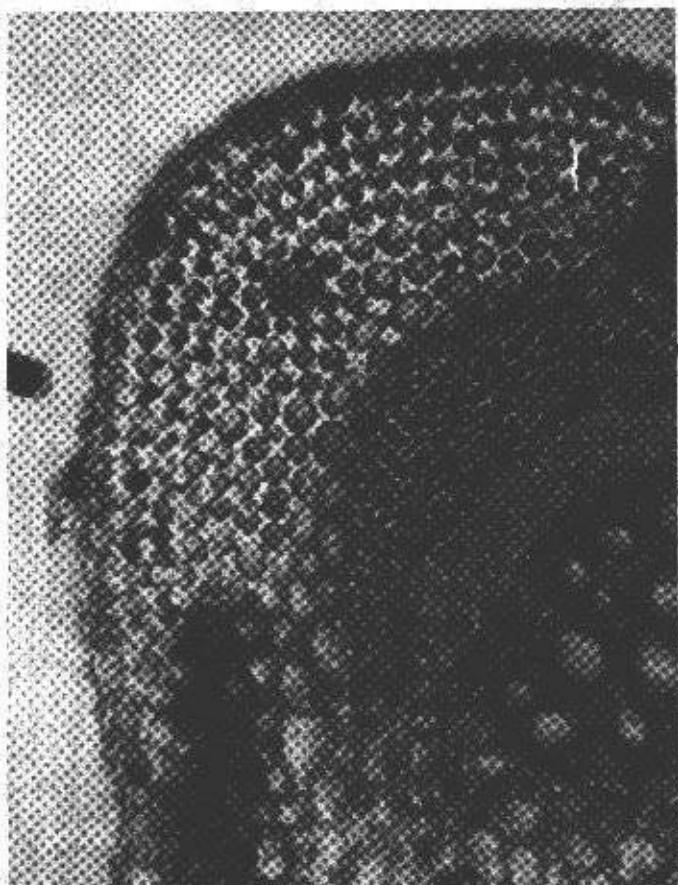
El colénquima es un tejido mecánico adaptado al sostén de los órganos en crecimiento y de los órganos adultos herbáceos con ligero crecimiento secundario o sin él. Es el primer tejido de sostén en tallos, hojas y partes florales y el apoyo principal de las hojas y algunos tallos verdes en la mayoría de las dicotiledóneas. Se presenta casi siempre en posición periférica en tallos y hojas, inmediatamente debajo de la epidermis. En los tallos y peciolos provistos de costillas el colénquima está bien desarrollado. En las hojas puede di-



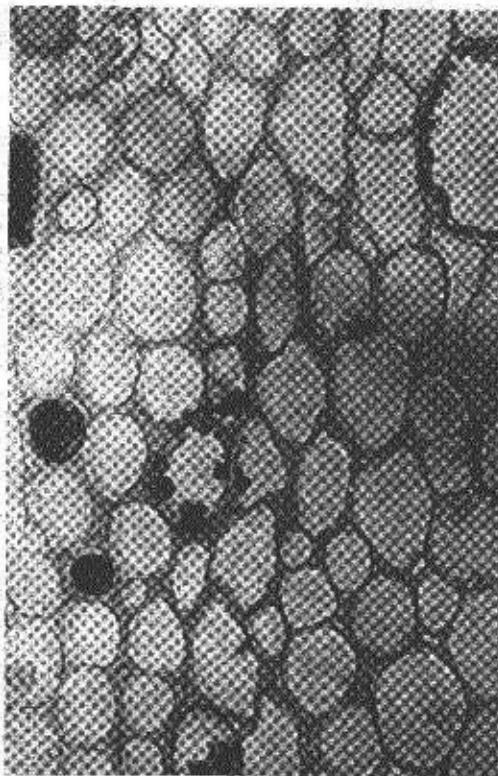
5.13 Parénquima clorofílico de una hoja de *Ficus*. A. empalizada. B. lagunoso.



5.15 Tipos de colénquima en sección transversal. A, colénquima laminar del tallo de *Sambucus*. B, colénquima angular del tallo de *Cucurbita*. C, colénquima lagunar del tallo de *Lactuca* (X 320).



5.16 Células de colénquima y esclerénquima del tallo de la escoba amarga (*Parthenium*).



5.17 Células de colénquima lagunar en un corte transversal de la hoja de *Ficus* (X 560).

ciación. Puede presentarse en forma de fibras alargadas, o de células cortas denominadas esclereidas (figs. 5.18 y 5.19).

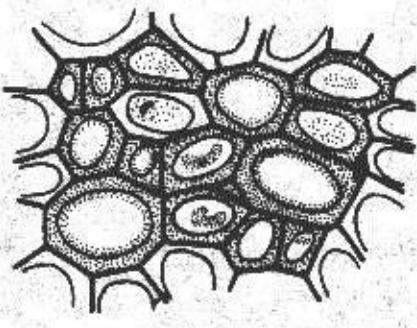
Las fibras se encuentran en la corteza formando cordones separados, como casquetes o vainas asociadas a los haces conductores

(ver fig. 5.16), en grupos o dispersas en el xilema y el floema. En las raíces, las fibras se presentan de forma similar a los tallos. Las fibras se dividen en dos grandes grupos, fibras del xilema y fibras de otros tejidos o extraxilares. Las fibras xilemáticas forman parte del xilema y su origen es a partir del *procambium* y del anillo de *cambium*. Dentro de las fibras extraxilares se encuentran las del floema, las corticales y las perivasculares.

Las fibras vegetales se han empleado desde tiempos muy antiguos. Las fibras comerciales se clasifican en duras y blandas. Las primeras proceden de las hojas de las monocotiledóneas y presentan paredes muy lignificadas; por ejemplo, las fibras de especies de *Agave* (henequén y sisal). Las fibras blandas son suaves y flexibles y en ellas se incluyen las fibras de lino, cañamo, yute y ramie.

Las esclereidas se hallan ampliamente distribuidas en el cuerpo de la planta, dispuestas aisladas o en grupos. Muchas especies de plantas, particularmente en los trópicos, contienen esclereidas en las hojas. En algunas hojas el mesófilo está atravesado completamente por esclereidas, en otros casos se presentan en el extremo de los haces vasculares. Son frecuentes en frutos, dispersas en la pulpa o formando grupos; por ejemplo, en la guayaba. También se pueden encontrar dispuestas en capas sólidas, que constituyen cubiertas duras de muchas frutas. En las semillas, la dureza y consistencia de la cubierta se debe, a menudo, a la presencia de gran cantidad de esclereidas.

La forma, el tamaño y las características de las paredes de las esclereidas varian con-

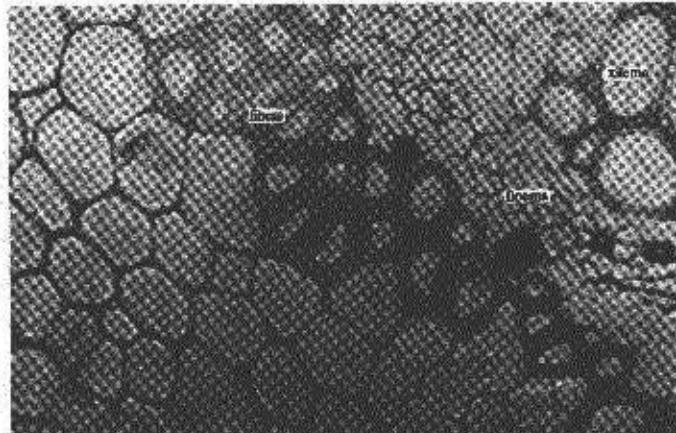


A



B

5.18 Fibras de esclerénquima de un tallo de girasol (*Helianthus annus*). A, sección transversal. B, sección longitudinal.



5.19 Fibras de esclerénquima reforzando el paquete conductor de una hoja de *Ficus* sp. (X 560).

siderablemente. Desde células pétreas cortas, isodiamétricas, parecidas a células parenquimáticas en cuanto a la forma, hasta células alargadas, en forma de huso, células ramificadas, etcétera.

Las paredes secundarias de las esclereidas varían en espesor, están típicamente lignificadas y pueden presentarse los canalículos, que son punteaduras simples ramificadas que atraviesan la pared. La cavidad celular se halla casi llena, debido al engrosamiento parietal. La pared secundaria está formada generalmente por láminas concéntricas de celulosa y lignina, aunque se presentan ligeras variaciones según el tipo de esclereida.

El origen de las esclereidas es variable, según su posición. Generalmente se originan a partir del meristemo fundamental; también pueden originarse a partir del *procambium*, el anillo de *cambium* y el felógeno.

Tejidos de conducción

El sistema vascular de la planta está compuesto por el xilema conductor del agua y las sales minerales, y el floema, conductor de las sustancias elaboradas por toda la planta. Son tejidos compuestos formados por el elemento conductor, las fibras y el parénquima acompañante, además, tienen común el hecho de que se encuentran juntos en los distintos órganos de la planta, forman haces o paquetes conductores y que se originan a partir del *procambium* y del anillo de *cambium*.

Xilema

El xilema (fig. 5.20) consta de diferentes tipos de células, vivas y muertas. Los com-

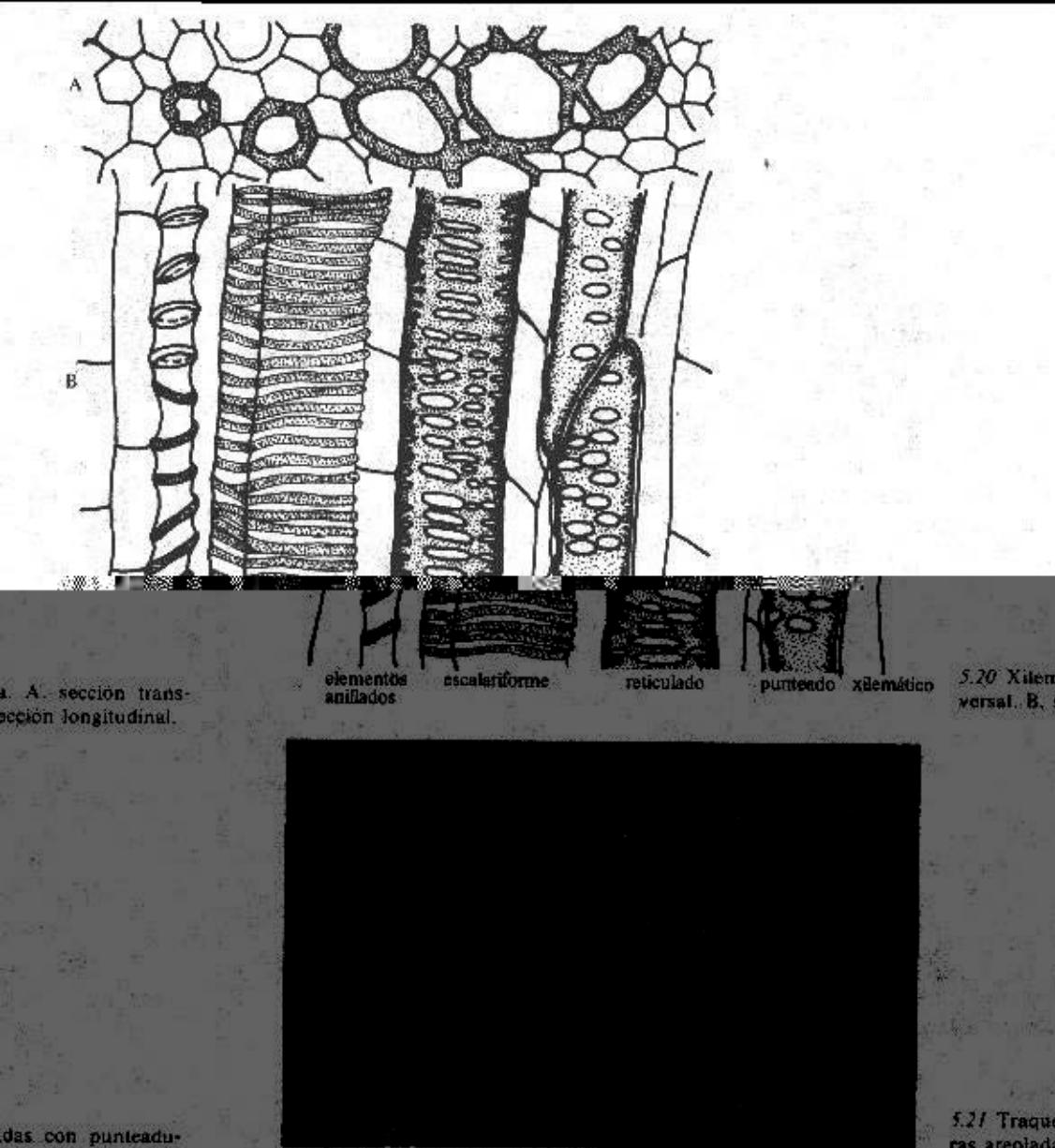
ponentes más característicos son las tráqueas (conductoras del agua y las sales minerales), los elementos de sostén especializados, las fibras xilemáticas y las células del parénquima xilemático que desarrollan diversas actividades fundamentales.

El xilema que se diferencia en el cuerpo primario de la planta se denomina xilema primario, cuyo precursor inmediato es el *procambium*. Si la planta es de tal naturaleza que después de terminar el crecimiento primario forma tejidos secundarios mediante la actividad del anillo de *cambium* (primario y secundario) en este caso el xilema formado constituye el xilema secundario.

En el xilema se encuentran tipos fundamentales de elementos conductores: las traqueidas y los miembros de los vasos (tráqueas). En el estado adulto, ambos tipos de elementos son células más o menos alargadas, con paredes secundarias lignificadas y exentas de protoplasto cuando alcanzan su diferenciación completa. Difieren, en que las traqueidas son células que mantienen sus tabiques transversales con perforaciones y con pares de punteaduras areoladas en sus paredes comunes, mientras que los miembros de los vasos están perforados en ciertas áreas de contacto con otros miembros (figs. 5.21 y 5.22).

Los miembros de los vasos se unen unos con otros y forman largos tubos continuos, los vasos. La savia bruta (agua y sales minerales) puede translocarse libremente de un elemento a otro a través de las perforaciones, mientras que en las traqueidas tiene que atravesar las paredes celulares de las punteaduras.

Las perforaciones de los elementos de los vasos se presentan generalmente en las pare-



das con pinitado.
s en *Pinus*.



ión de una traquea.

des de los extremos. La lámina perforada puede tener una o varias perforaciones dispuestas en series paralelas, a manera de reticulio.

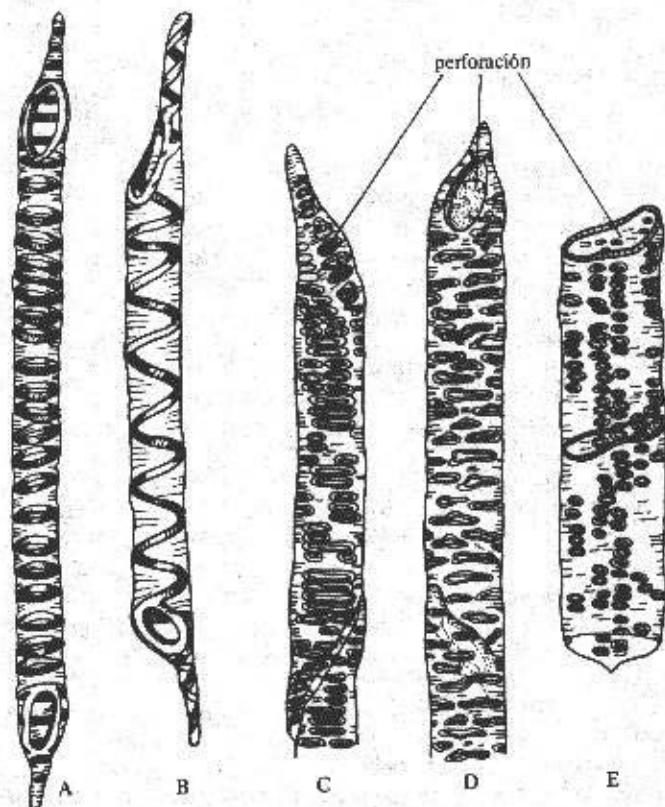
Cada vaso (serie de miembros de los vasos unidos unos a otros por sus extremos) tiene una longitud limitada, difícil de determinar. Un vaso se forma a partir de una serie longitudinal de células meristemáticas (células procambiales en el xilema primario y células cambiales en el xilema secundario). Los miembros de los vasos se alargan y se depositan las capas de la pared secundaria según la disposición característica de cada tipo de vaso. Las porciones de la pared primaria que más tarde se transforman en perforaciones, no quedan recubiertas por material de la pared secundaria. Finalmente el protoplasto muere y desaparece.

Las paredes secundarias de los elementos traqueales adoptan una gran variedad de formas: anillos, espirales, continuas, escalera, y los vasos se denominan anillado, helicoidal y escalariforme, respectivamente. Otras veces

forman una red, y se denominan vasos reticulados. También puede presentar punteaduras en los vasos punteados. Estas formas varían en las diferentes especies de plantas y no siempre se hallan presentes en un ejemplar determinado; además, puede presentarse una serie de formas de tránsito entre los diferentes tipos (fig. 5.23).

La mayoría de las punteaduras (cavidades o depresiones que varían en profundidad, extensión y estructura), presentes en los elementos xilemáticos, son areoladas. Las punteaduras de un elemento xilemático determinado rara vez son exactamente iguales. Los pares de punteaduras areoladas grandes se presentan casi siempre situadas entre dos elementos xilemáticos, lo que no ocurre entre un elemento xilemático y una fibra.

El xilema ocupa una posición única entre los tejidos vegetales debido a que el estudio de su anatomía ha jugado un papel muy importante con respecto a la taxonomía y la filogenia, en especial el estudio de las variaciones morfológicas de los distintos elementos



5.23 Elementos del xilema. A, anillado. B, espiralado o helicoidal. C, escalariforme. D, reticulado. E, punteado.

traqueales. Por ejemplo, las traqueidas son más primitivas que los miembros de los vasos; y son los elementos conductores hallados en la mayoría de las plantas vasculares inferiores, con semillas fósiles, entre ellas las coníferas. El análisis de los miembros de los vasos de una amplia y representativa muestra de dicotiledóneas revela, que la especialización va de elementos largos y estrechos con extremos afilados, a elementos anchos y cortos con paredes terminales transversales, ligeramente inclinadas, las cuales casi siempre son eliminadas por perforación.

Las fibras xilemáticas están en su mayor parte altamente especializadas como elementos de sostén en el xilema (leño), el cual tiene los miembros de los vasos muy especializados.

Tanto en el xilema primario como en el secundario se encuentran células parenquimatosas de contenido variado, que son notables por la acumulación de sustancias de reserva como el almidón y la grasa. Generalmente, la acumulación de almidón se efectúa al terminar el desarrollo estacional, y desaparece durante la actividad cambial en la estación siguiente. También pueden encontrarse en estas células, taninos, cristales y otras sustancias. El parénquima xilemático contribuye a darle resistencia al xilema y además al funcionamiento de los vasos.

Como la actividad del *cambium* es periódica, el xilema producido durante un período de crecimiento constituye una capa de crecimiento. Por lo tanto, en las secciones transversales de los tallos, dichas capas son designadas anillos de crecimiento. Si el crecimiento es estacional, la capa y el anillo de crecimiento serán anuales. La causa determinante de la visibilidad de las capas de crecimiento en una sección del leño es la diferencia estructural entre el xilema producido al principio y al final de la temporada. El leño tem-

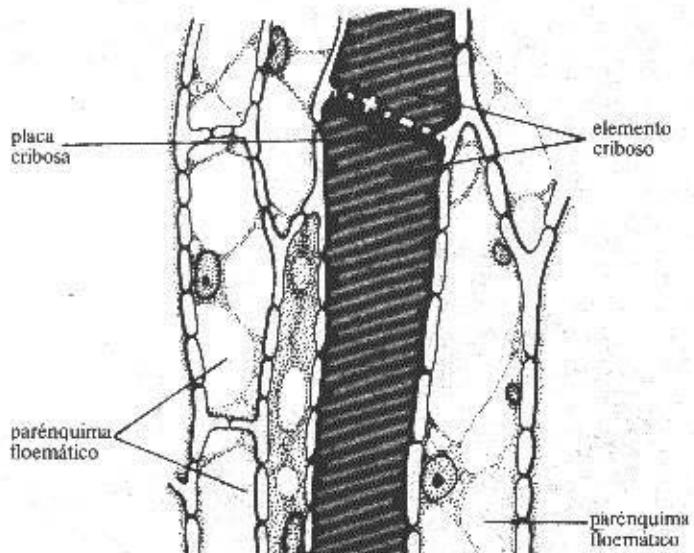
que también pueden encontrarse en los leños tropicales y subtropicales. La anchura de los anillos resulta muy influida por las condiciones ambientales y es, por consiguiente, variable.

Durante muchos años se ha pensado que la función del xilema ha sido translocar por toda la planta el agua y las sales minerales necesarias en el desarrollo. En años recientes se ha demostrado que las raíces son centros muy importantes de síntesis de productos orgánicos más o menos complejos, necesarios en el desarrollo de la planta y que estos productos (ácido giberélico, auxinas, algunos aminoácidos, etc.) se translocan por toda la planta a través del xilema.

La savia xilemática (savia bruta) se transloca por el xilema de forma polar, desde las raíces, a través del tallo, hasta las hojas y todas las partes aéreas de la planta. Este movimiento está ayudado por la capilaridad de los vasos, debido a su pequeño diámetro, por la transpiración que ocurre en las hojas, —que actúan como una bomba aspirante—, entre otros aspectos, y además, porque a este movimiento sigue un gradiente de concentración decreciente desde las raíces hasta las hojas, (teoría coheso-tenso-transpiratoria).

Todos los minerales esenciales en el crecimiento de la planta ascienden por el xilema, pero el contenido de minerales en la savia xilemática varía según el estado fisiológico de la planta, la disponibilidad de estos en el suelo, etc. Otro aspecto importante a destacar es que algunos elementos se translocan por el xilema de forma mineral, pero otros lo hacen en compuestos orgánicos. En muchas especies se ha detectado que el nitrógeno inorgánico se incorpora a compuestos orgánicos en las raíces, antes de translocarse por el xilema (aminoácidos).

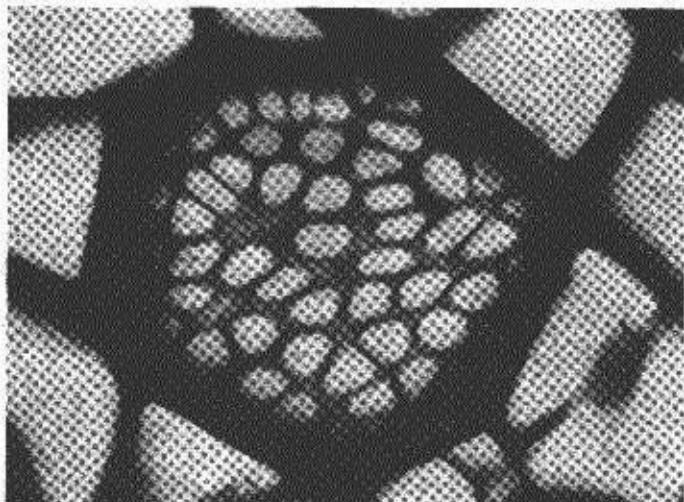
Floema



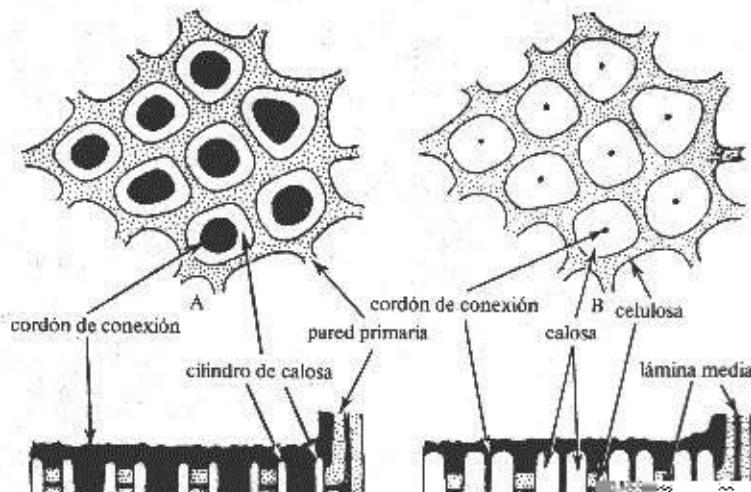
El protoplasto de los elementos cribosos ha recibido especial atención por parte de los investigadores, ya que la interpretación adecuada de su función depende del conocimiento de su contenido (fig. 5.28). La característica más importante del protoplasto de los tubos cribosos es que carece de núcleo cuando la célula completa su desarrollo y se convierte en funcional; el protoplasto mantiene sus características vitales. La pérdida del núcleo ocurre durante la diferenciación del elemento. Otra característica del proto-

plasto de los elementos de los tubos cribosos es la presencia de una sustancia mucilaginosa de naturaleza proteica, localizada principalmente en la vacuola, junto con el jugo vacuolar. También los elementos cribosos de muchas especies vegetales contienen pequeños plastidios que elaboran almidón.

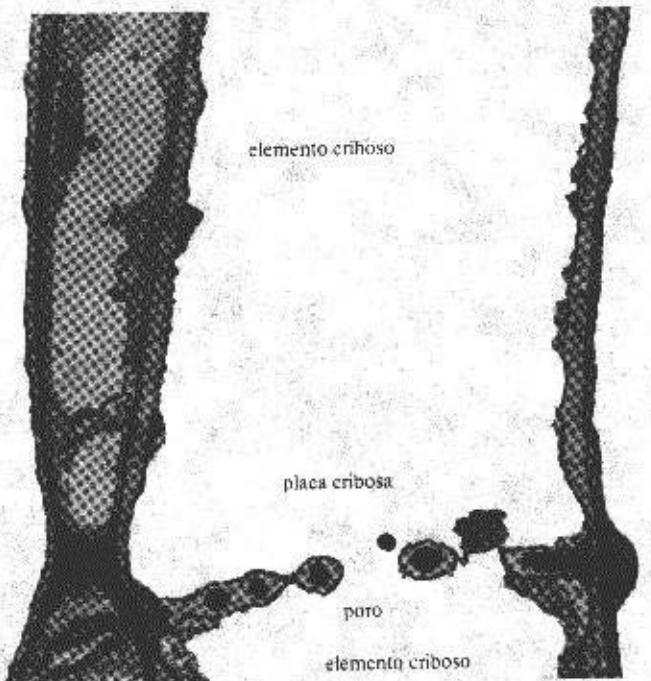
Los elementos de los tubos cribosos se hallan asociados a células del parénquima floemático muy especializadas, llamadas células acompañantes. Su tamaño está relacionado con el del elemento criboso y se origi-



5.25 Corte transversal del tejido floemático de la calabaza (*Cucurbita*) donde se observa la placa cribosa en dos elementos (X 960).



5.26 Estructura de la placa cribosa en una



5.27 Microfotografía de la placa cribosa entre dos elementos cribosos de *Cucurbita maxima* (X 4 600).



5.28 Microfotografía electrónica

nan simultáneamente a los elementos cribosos, a partir del tejido meristemático. Estas células acompañantes se hallan en íntima relación con el correspondiente elemento criboso, a través de una pared celular fina con campos de punteaduras primarias con plasmodesmos. Existe una estrecha relación fisiológica entre las células acompañantes y los tubos cribosos, lo cual contribuye a su funcionamiento.

Además de las células acompañantes, el floema contiene células parenquimatosas en cantidad variable, en las cuales se almacena almidón, grasa, taninos, resinas, etc. Son células alargadas, paralelas a los tubos cribosos o en forma horizontal y constituyen el parénquima floemático que forma los radios floemáticos. Las fibras floemáticas pueden estar o no lignificadas. Se presentan tanto en el floema primario como en el secundario.

Los tubos cribosos son muy turgentes y permeables a todo lo largo, por lo tanto son muy sensibles a los daños. Cuando el floema se corta, el exudado se mueve hacia el lugar de incisión. Mientras esto sucede, las placas cribosas cercanas al punto de corte se sellan, bien por taponeo con mucilagos, o bien por deposición de calosa. El taponeo por mucilagos es un mecanismo eficaz de defensa de la planta contra las heridas. Se ha demostrado que el taponeo con calosa es también un mecanismo estacional, en especies de zonas templadas; los vasos se sellan durante el otoño y en la primavera siguiente la calosa es rediseñada y los vasos continúan su funcionamiento.

A través del floema se translocan el grueso de los productos fotosintéticos, especialmente carbohidratos como glucosa, fructosa y también en muchos casos la sacarosa (savia elaborada).

Numerosas evidencias demuestran el carácter apolar de la translocación por el floema, desde los sitios donde hay una alta actividad fotosintética, y producción de azúcares y otros compuestos, hacia los sitios donde hay escasez de estos compuestos, ya que se necesitan en grandes cantidades. O sea, el transporte por el floema también sigue un gradiente de concentración.

Es importante señalar que el transporte es bidireccional, unas veces la translocación ocurre en una dirección y otras en la dirección opuesta, según los requerimientos fisi-

lógicos de la planta. En años recientes se ha comprobado que las fitohormonas (citoquinas) juegan un papel importante en la translocación por el floema.

Haces conductores

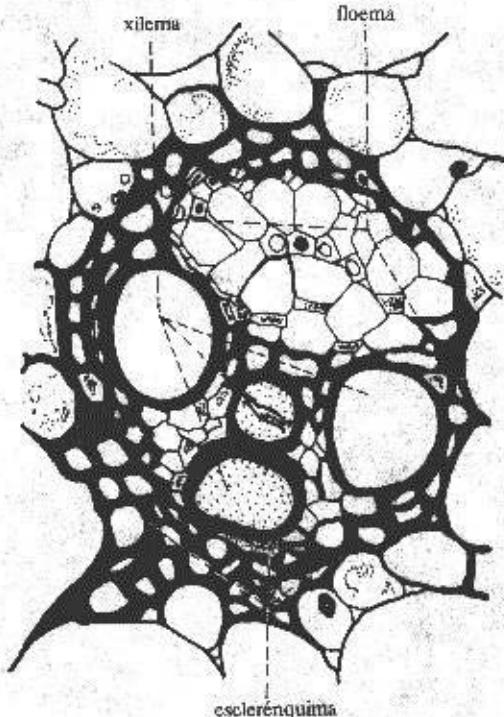
En los tejidos primarios de las plantas superiores, los elementos conductores del xilema y del floema rara vez aparecen aislados. Generalmente se suelen encontrar reunidos en grupos en forma de cordón, que reciben el nombre de haces conductores. En los tallos y raíces, estos haces discurren en forma longitudinal, pero están también unidos por ramificaciones transversales, por lo cual forman una red de tejidos conductores.

Según la situación y configuración del xilema y el floema, se distinguen haces radiales, concéntricos y colaterales.

El haz conductor radial comprende varios cordones de xilema y floema, que en sección transversal, se disponen como los radios de una rueda y alternan los de una clase con los de otra. En ocasiones, el conjunto de los cordones leñosos (xilema) presenta una forma estrellada en la sección transversal. Esta disposición es característica de las raíces.

En el haz concéntrico, que en sección transversal es también orbicular o elíptico, un cordón de xilema o floema se halla rodeado por todos los lados por otro cordón envolvente de floema o xilema respectivamente. Cuando el xilema es interior y el floema queda alrededor, el haz se llama perifloemático; por el contrario, si el xilema se halla en posición externa, el haz es perixilemático. Los haces de la mayoría de los helechos son concéntricos perifloemáticos, en cambio, son perixilemáticos los de ciertos rizomas y los de los tallos de algunas monocotiledóneas.

El haz colateral, de sección transversal orbicular, elíptica o estrechamente ovada, está ampliamente difundido en coníferas y plantas con flores (angiospermas). Comprende un cordón de xilema y uno de floema, situado este último en la parte que mira hacia el exterior del tallo, mientras que el xilema queda en la parte interior. Los haces colaterales son generalmente cerrados en las monocotiledóneas, es decir, en ellos el xilema se halla en contacto directo con el floema (fig. 5.29). En las coníferas y dicotiledóneas, suelen ser, en cambio, abiertos, o sea que en ellos el xilema y el floema están separados.



5.29 Ház colateral cerrado con xilema, floema y una vaina de esclerénquima.

por el *cambium fascicular* que se origina a partir del *procambium*, que no se consume totalmente en la formación de xilema y floema, como ocurre en los haces cerrados.

También existen haces bicolaterales que poseen, además del cordón floemático externo, otro interno en la parte del haz que mira hacia el centro del tallo; se presentan en algunas solanáceas y cucurbitáceas.

Todos los haces se hallan envueltos por una vaina que puede estar formada de parénquima o de tejidos mecánicos. En los haces colaterales existen, con especial frecuencia, vainas de tejido mecánico, tanto en el lado exterior del floema como del xilema (vaina del haz).

Tejido secretor

Los tejidos secretores se presentan en los tejidos primarios y en los secundarios; los productos que segregan son vertidos por el protoplasma en numerosas vacuolas pequeñas y rara vez llenan por completo la célula, que a veces muere. Como secreciones vege-

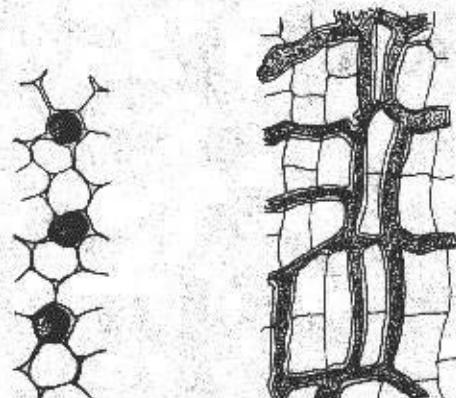
tales se hallan especialmente disfundidos: mucilagos, gomas, gomorresinas, resinas, esencias, taninos, alcaloides, cristales de oxalato, etcétera.

Forman parte del tejido secretor los laticíferos, las bolsas o cavidades y las células glandulares.

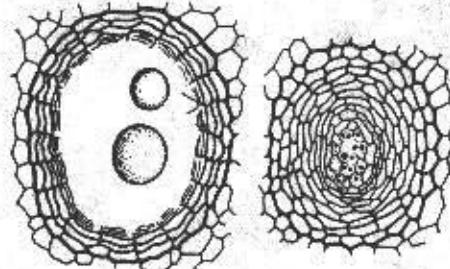
Los laticíferos (fig. 5.30) contienen como producto de secreción el látex, líquido acuoso de aspecto lechoso, casi siempre de color blanco, y rara vez de otros colores (amarillo), el cual fluye de los tubos rotos y se coagula rápidamente con el aire. Estos tubos están a menudo muy ramificados y carecen de tabiques transversales; tienen sección circular y su pared celular es de celulosa, lisa, elástica y envuelve una capa parietal viva con protoplasma que contiene gran número de núcleos y a veces también granos de almidón. Se encuentran tubos laticíferos en euphorbiáceas (*Euphorbia* y *Hevea*), asclepiáceas (*Asclepias*), apocináceas (*Nerium*) y moráceas (*Ficus*), entre otros.

Las cavidades lisigenas (fig. 5.31) proceden de grupos de células cargadas de productos de secreción, cuyas membranas y protoplastos se han ido destruyendo poco a poco. Ejemplos de este tipo de cavidades son las bolsas llenas de aceites esenciales, que se presentan en las hojas y los frutos de las naranjas, los limones y otras rutáceas, así como en muchas mirtáceas.

Los conductos y cavidades esquizógenas están formadas por la separación de células glandulares que vierten su contenido a la ca-



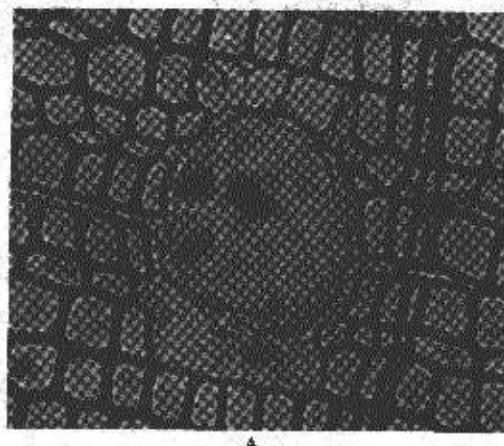
5.30 Laticíferos en sección transversal y longitudinal.



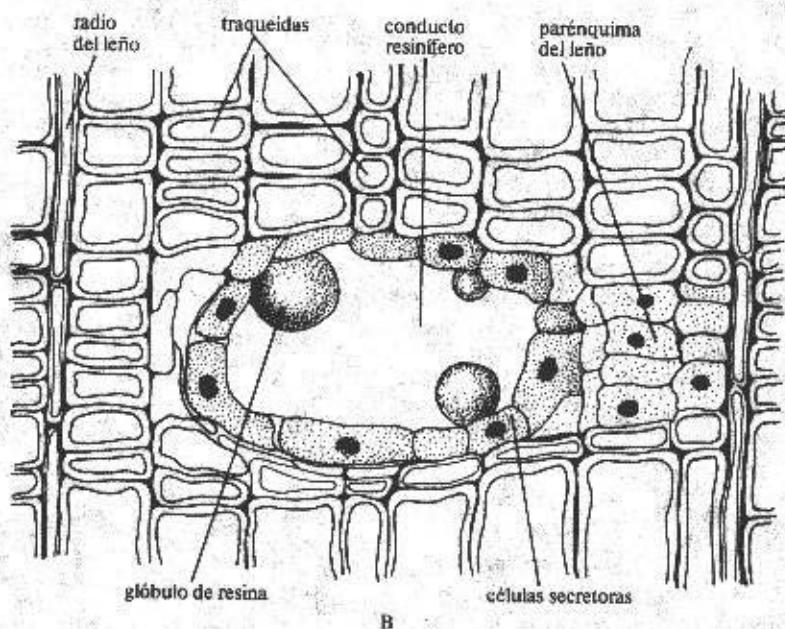
5.31 Formación de una bolsa lisiogena en *Citrus*.

vidad central. Según su contenido se distinguen conductos y cavidades oleiferas, resiníferas, gumiérulas y mucilaginosas. Por ejemplo, se encuentran conductos resiníferos en muchas coníferas (fig. 5.32); conductos oleíferos con aceites esenciales en las umbelíferas; conductos con gomas y mucilagos en las cicadáceas; conductos con esencias y otros compuestos en *Eucaliptus*.

En la epidermis se presentan con frecuencia células glandulares aisladas o en grupos,



A



B

5.32 Canal de resina esquizógeno en la madera de *Pinus*. A. microfotografía. B. esquema.

que producen y acumulan productos elaborados por el protoplasma. Poseen una gran cantidad de citoplasma, núcleos grandes y abundantes mitocondrias. Los pelos glandulares constituyen un ejemplo de este tipo de células. Los productos secretados son esencias, resinas y mucilagos generalmente, como ocurre en las hojas del geranio (*Pelargonium*) y del tabaco (*Nicotiana tabacum*).

Otra estructura glandular son los nectarios, que producen una secreción azucarada que atrae a los insectos y constituyen superficies o pelos glandulares situados, la mayoría de las veces, en el interior de las flores (nectarios florales), pero también existen nectarios extraflorales.

Los hidátodos se presentan en muchas monocotiledóneas y dicotiledóneas; por ejemplo en los ápices foliares, en los dientes del borde de la hoja o simplemente frente al extremo de los grandes nervios foliares. Son grupos de pequeñas células parenquimatosas desprovistas de clorofila, situadas debajo de estomas acuíferos especiales, que permiten la salida de agua líquida (gutación).

La presencia de estructuras secretoras en las plantas es una característica útil para el trabajo de botánicos sistemáticos y taxónomos. Hay estructuras secretoras que se presentan en familias y géneros de plantas; tal es el caso de las familias *Rutaceae*, *Apocynaceae*, *Myrtaceae*, *Asclepiadaceae*, etcétera.

Capítulo 4

Estructura de los órganos vegetativos de la planta

El complejo cuerpo de una planta es el resultado de una larga y evolutiva especialización, que ha conducido al establecimiento de diferencias morfológicas y fisiológicas entre las distintas partes del cuerpo de la planta y ha determinado la aparición del concepto de órganos de la planta. Los órganos vegetativos de la planta son: raíz, tallo y hojas.

La relación reciproca entre la raíz, el tallo y las hojas es uno de los problemas fundamentales de la morfología de las plantas. La raíz y el tallo tienen muchas semejanzas en su forma, estructura y método de crecimiento; en las plantas superiores el tallo y la raíz están dispuestos como una estructura continua. La asociación entre el tallo y las hojas es también muy estrecha y forman una unidad: el brote, en el cual los límites entre tallo y hoja son imprecisos, tanto interior como exteriormente.

Los tres órganos vegetativos (raíz, tallo y hojas) se distinguen en su estructura por la distribución de los tejidos vascular y fundamental.

La compleja estructura de los órganos vegetativos de la planta se organiza durante el desarrollo del embrión de forma gradual y diferente en los distintos grupos de plantas. El embrión completamente desarrollado consta, por lo general, de un eje, el eje raíz-hipocótilo, que lleva en el extremo superior uno o más primordios foliares. Este brote, la primera yema, se designa comúnmente con el nombre de plúmula y su tallo es el epicótilo.

Durante la germinación de la semilla, el meristemo radical forma la primera raíz, mientras que el meristemo caulinar continúa el desarrollo del primer brote y forma el

tallo, mediante la adición de nuevas hojas, nudos y entrenudos.

El crecimiento de los órganos de la planta a partir de los meristemos apicales pasa por un periodo de expansión, particularmente en longitud. El crecimiento completo de las raíces y de los brotes vegetativos formados por los meristemos apicales, desde su comienzo hasta su terminación, se conoce con el nombre de crecimiento primario. El cuerpo de la planta formado por este crecimiento es el cuerpo primario y está constituido por tejidos primarios. En una gran parte de los cormófitos inferiores y en algunos grupos de plantas superiores, el ciclo de vida del esporofito se realiza completamente en un cuerpo primario.

En coníferas y otros grupos de plantas superiores se presentan un aumento en grosor del tallo y de la raíz, mediante un crecimiento secundario. De este modo una estructura secundaria compuesta de tejidos secundarios se añade a la primaria, por la actividad del *cambium* y el *felógeno*.

Para que el desarrollo de la planta se alcance de una forma completa y adecuada es necesario que ocurra una sucesión ordenada de cambios morfológicos y fisiológicos, desde la simple estructura del embrión, hasta la altamente compleja organización de una planta adulta; estos cambios estarán controlados por los factores internos (en condiciones nutritivas normales, los más importantes son los factores genéticos y las sustancias reguladoras del crecimiento) y factores externos (agua, luz, temperatura, presión atmosférica, oxígeno, dióxido de carbono, nutrientes del suelo, etc.). El desarrollo normal de los órganos de la planta es la resultante de la

interacción entre la potencialidad genética y los factores ambientales.

Un aspecto importante en el desarrollo de los órganos de una planta es el fenómeno denominado correlación, que consiste en la estrecha relación existente entre los diferentes órganos de la planta, de forma que un órgano influye sobre el desarrollo de otros y a su vez sobre él influyen los otros órganos. La correlación es la manifestación de la regulación del crecimiento que asegura el control del organismo. Veamos el siguiente caso: si el desarrollo de la raíz se ve afectado de alguna forma, por ejemplo, un ataque de nematodos, se afectaría la absorción de agua y sales minerales en cantidades normales para un desarrollo adecuado del tallo y de las hojas, por lo cual el crecimiento de estos órganos estará afectado también. Si por el contrario, una plaga afecta el desarrollo y funcionamiento normal del aparato fotosintético de las hojas, estas no podrán producir una cantidad adecuada de productos orgánicos útiles en el desarrollo normal del tallo y la raíz y, por lo tanto, el desarrollo de estos órganos también estará afectado.

Estudio de la raíz

La raíz es la parte subterránea de la planta especializada como órgano de sostén y de absorción de sustancias.

La raíz surge a partir de la radícula del embrión. La radícula pequeña crece y se fija al suelo, desde los primeros momentos. De esta forma se garantiza el posterior crecimiento y desarrollo de la planta, que depende de la absorción de agua, las sales minerales, el sostén necesario que facilita la apertura de las primeras hojas, lo cual implica que se inicie el proceso fotosintético.

Las raíces presentan una amplia variación morfológica. La mayoría de las plantas superiores y coníferas poseen un sistema radical establecido a partir de la raíz y sus ramificaciones. La raíz primaria produce las raíces laterales de forma acrópeta, o sea, las raíces laterales más jóvenes se localizan más cerca del meristemo apical y las más viejas más cerca de la base. Las ramificaciones de la raíz primaria son las de primer orden o raíces secundarias y las ramificaciones de las raíces secundarias son las raíces terciarias. Algunas plantas presentan ramificaciones de cuarto y de quinto orden.

El sistema radical de algunas plantas se halla principalmente compuesto de raíces adventicias formadas sobre el tallo; por ejemplo, en gramíneas, como la caña de azúcar y el maíz, en especies del género *Ficus* y *Pandanus*, etc. (fig. 6.1).

El desarrollo de las raíces con nudosidades está determinado por la entrada de bacterias por los pelos absorbentes, que provocan una proliferación de las células corticales. También se forman nudosidades en las raíces por el ataque de nematodos (fig. 6.2).

La raíz principal y la secundaria contribuyen al sostén del vegetal, conducen agua y sales y almacenan sustancias de reserva. La absorción solo se realiza por las partes más jóvenes de la raíz, principalmente por la zona de los pelos absorbentes y la de alargamiento.

Estructura del ápice radical

En una sección longitudinal del ápice radical pueden observarse fácilmente diversas regiones. Desde el ápice hacia la base de la raíz se distinguen: la cosfa o piloriza, la zona de multiplicación (1 mm de longitud), la zona de alargamiento de las células y la zona de



6.1 Raíces adventiciais en *Pandanus*.



6.2 Nódulos de bacterias nitrófijadoras en las raíces de plantas de soya (*Glycine max*).

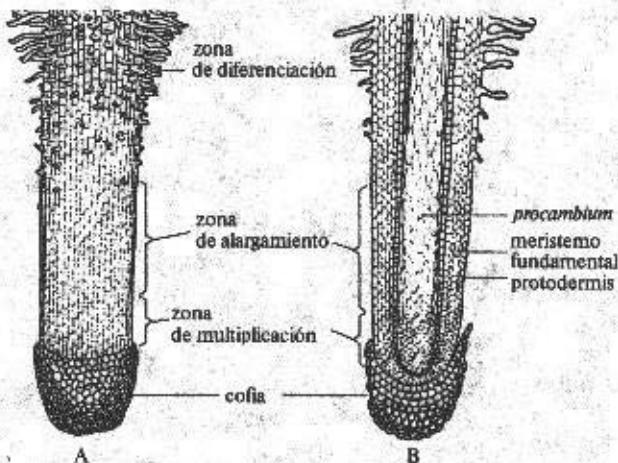
diferenciación o zona de los tejidos primarios. Esta última coincide con el mayor desarrollo de los pelos absorbentes, que comenzaron su formación en la zona de alargamiento. Las regiones o zonas de la raíz no se diferencian completamente de manera brusca, sino que pasan de forma gradual de una a otra (fig. 6.3).

El meristemo apical o promeristemo produce células no solo hacia el eje, sino también por fuera de él, que forman la cofia; por tanto el meristemo de la raíz es subterminal y además, a diferencia del meristemo del tallo, no forma apéndices laterales. Las ramas de la raíz se inicián generalmente después que se han diferenciado los tejidos primarios (fig. 6.4).

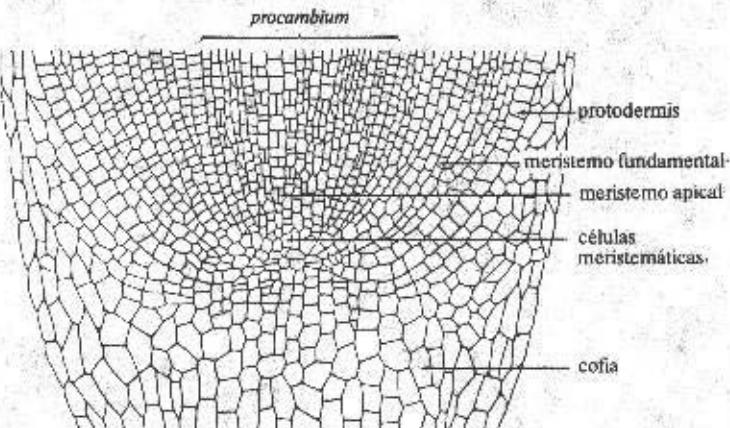
La cofia está formada por células parenquimatosas vivas, que a menudo contienen almidón, cuyas paredes celulares pueden tener consistencia mucilaginosa, característica que probablemente reduce la fricción entre la extremidad de la raíz en crecimiento y las partículas del suelo. Dichas células pueden presentar también impregnaciones de suberina y cutina. Generalmente la cofia puede observarse en secciones longitudinales del ápice radical, sin embargo, existen raíces en las cuales es posible su observación a simple vista, como en las raíces adventicias de especies de los géneros *Pandanus*, *Ficus* y *Clusi*.

Como consecuencia de la activa división mitótica, que ocurre en el meristemo apical, se forman constantemente nuevas células; el promeristemo se ubica por detrás de la cofia (fig. 6.5). Las células meristemáticas recién formadas se orientan o se especializan en tres regiones o zonas: la protodermis, el meristemo fundamental y el *procambium*, que darán origen, como resultado de la diferenciación, a los tejidos que forman las tres zonas de la raíz: la epidermis, la corteza y el cilindro central o estela, respectivamente.

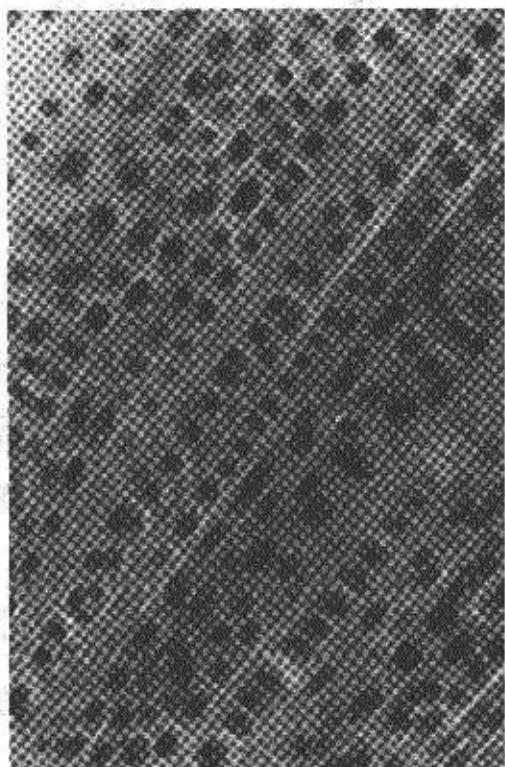
Por detrás de la zona de los meristemos se encuentra la zona de alargamiento de las cé-



6.3 Zonas de crecimiento del ápice radical.



6.4 Diagrama de un corte longitudinal de un ápice radical (zona de multiplicación).



6.5 Microfotografía de la zona de multiplicación del ápice radical de la cebolla (*Allium cepa*, X 140).

lulas, donde se acentúa la delimitación entre las tres zonas, y en ella, las células aumentan de forma considerable su tamaño en longitud, por lo cual constituye la zona de crecimiento en longitud de la raíz (fig. 6.6). Este alargamiento es el resultado de la absorción

de grandes cantidades de agua y el estiramiento originado por la gran turgencia que se desarrolla.

En la zona de diferenciación ocurre la formación de los tejidos primarios: la epidermis con los pelos absorbentes a partir de la protodermis, los tejidos corticales a partir del meristemo fundamental y el *procambium*, que origina los tejidos del cilindro central.

El ápice radical se clasifica en distintos tipos, tomando como base la relación entre la región inicial y las regiones de los tejidos primarios, se presentan diferencias entre los distintos grupos de plantas (fig. 6.7).

Estructura interna de la raíz

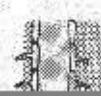
La característica histológica de la raíz varía en plantas que tienen crecimiento primario y secundario (dicotiledóneas), y plantas con estructura primaria durante toda su vida (monocotiledóneas). En la estructura primaria (figs. 6.8 y 6.9) de la raíz se observan tres zonas: epidermis, corteza y cilindro central o estela.

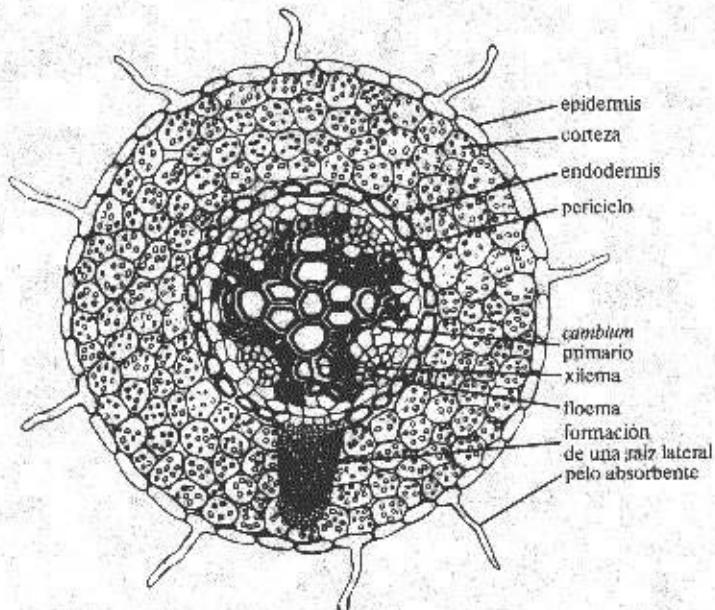
Epidermis

La epidermis se origina a partir de la protodermis. Está formada por células alargadas, estrechamente unidas, de membranas delgadas y que suelen carecer de cutícula, aunque puede presentarse cierta cutinización cuando las células envejecen o en partes de la raíz desarrolladas al aire. La epidermis se presenta típicamente monoestratificada, pero en raíces aéreas de plantas epífitas, como las orquídeas tropicales y las aráceas, se presenta pluriestratificada y forma el velamen radí-



célula
meristemática





6.9 Estructura primaria de la raíz.

cal, el cual está constituido por células muertas de paredes compactas que contribuyen a almacenar agua que pueda ser utilizada por la planta.

La principal característica de la epidermis de la raíz es la presencia de pelos absorbentes unicelulares, de paredes finas que contribuyen a aumentar considerablemente, hasta un 60%, la superficie de absorción de la raíz.

La capa de tejido epidermico de la raíz también se conoce con el nombre de rizodermis. Esta zona se daña fácilmente y es sustituida por las capas más externas de la corteza, cuyas paredes celulares se modifican con suberina, lo cual protege la raíz.

Corteza

La corteza se origina a partir del meristemo fundamental del ápice radical. La corteza de la raíz puede ser de estructura homogénea y simple, o tener variados tipos de células. El grado de diferenciación está relacionado con la edad de la raíz y el tipo de planta. En plantas que poseen un crecimiento secundario temprano y se desprende la corteza, esta consta principalmente de parénquima, como ocurre en coníferas y dicotiledóneas. Por el contrario, en plantas que conservan la corteza, como en la mayoría de las monocotiledóneas, se presenta esclerénquima en abundancia, además del parénquima.

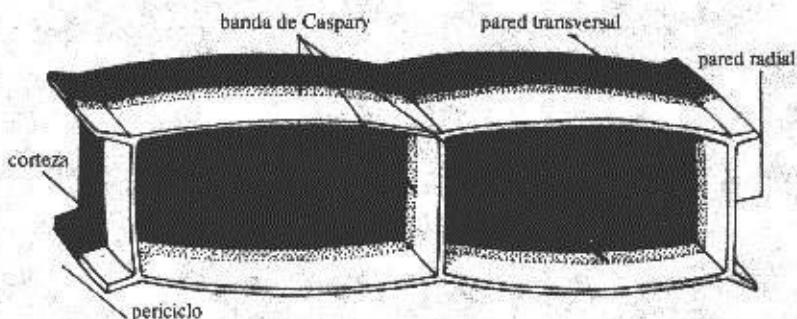
Las células parenquimatosas en la corteza se pueden presentar de forma radial o estratificada, y dejan grandes espacios intercelulares.

Las células de la corteza por regla general no poseen clorofila, excepto en algunas plantas acuáticas y epifitas; sin embargo, es frecuente encontrar en ellas almidón y también pueden hallarse estructuras secretoras.

En el límite entre la corteza y el cilindro vascular aparece, en muchas plantas, una capa de células compactas de aspecto parenquimatoso, pero de paredes peculiares, denominada endodermis.

La peculiaridad de las paredes de la endodermis es que presentan una banda en las paredes radicales y transversales, denominada banda de Caspary. Esta banda forma parte de la estructura primaria de la pared y se caracteriza por tener impregnaciones de sustancias, que algunos autores consideran lignina, otros, suberina y otros, sustancias grasas, pero que aún se desconoce su composición (fig. 6.10).

En las plantas con estructura primaria solamente, la endodermis experimenta cambios durante su desarrollo. El primero, es la formación de la banda de Caspary; el segundo, es cuando toda la pared se recubre de suberina por su cara interna y, el tercero, se recubren todas estas paredes con otra capa de



6.10 Células endodérmicas donde se aprecia la banda de Caspary.

celulosa que finalmente se lignifica y no se aprecia como tal la banda de Caspary.

Las capas externas de la corteza se hallan a menudo diferenciadas como tejido protector provisto de suberina en sus paredes. Algunos autores llaman a esta capa hipodérmis y otros la denominan exodermis, cuando se desarrolla sobre la raíz por sus peculiaridades estructurales. La exodermis se parece mucho a la endodermis tanto estructural como histoquimicamente.

La exodermis se caracteriza por el engrosamiento de las paredes radial y transversal externa con suberina que puede recubrirse con celulosa, incluso algunos autores han observado en la exodermis bandas de Caspary. Se presenta por lo general en coníferas y dicotiledóneas y menos frecuente en monocotiledóneas.

Cilindro central. Estela

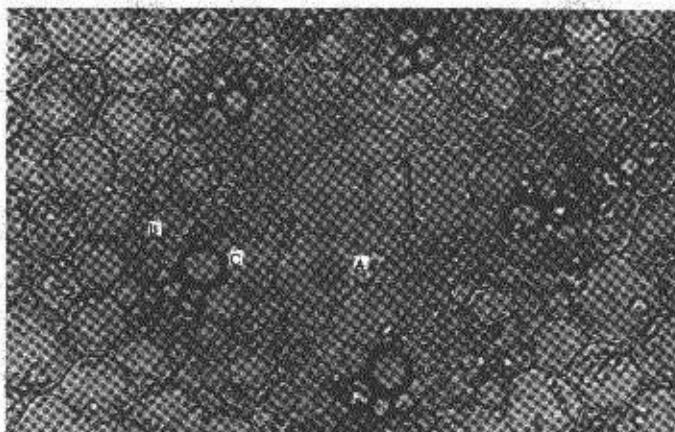
El sistema vascular es una combinación de tejidos vasculares y tejido fundamental aso-

ciado. Esta unidad fue denominada estela. El concepto constituye la base de la teoría estelar, la cual plantea que el cuerpo primario del tallo y el de la raíz son básicamente iguales, debido a que cada uno de ellos consta de un cilindro central, la estela, incluido dentro de la corteza. Esta estela incluye el sistema vascular, la médula (tallos) y el pericílio (tejido fundamental).

La forma más generalizada de estela es la actinostela que se caracteriza por la ausencia de médula, con el xilema central radial, alternado con bandas de floema, lo que da a un corte transversal una apariencia de estrella, cuyo número de brazos varía.

En la estructura primaria de la raíz, se presentan el pericílio, el xilema y el floema primarios para ambos tipos de plantas. El xilema y el floema se presentan en forma alterna o radial (fig. 6.11).

El pericílio es la capa más externa del cilindro central y está formada por varias capas de células parenquimatosas que tienen



6.11 Microfotografía de una sección del cilindro central de la raíz de *Ranunculus*. A. xilema primario. B. floema primario. C. cambium primario.

una alta potencialidad, que las hace capaces de convertirse en zonas meristemáticas de células en división.

En raíces de plantas dicotiledóneas el xilema y floema primarios se encuentran separados por cordones de *cambium* primario que se originó a partir del *procambium*. El xilema primario (protoxilema) se encuentra en el centro de la raíz y el floema primario (protofloema) por fuera, pegado al periclo.

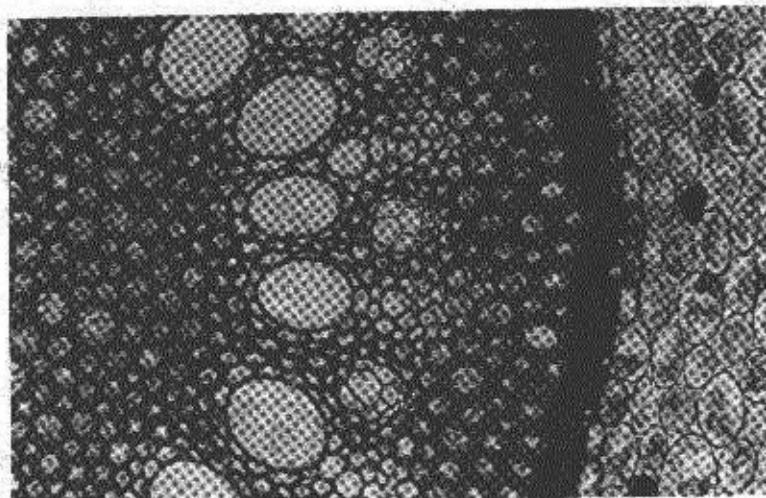
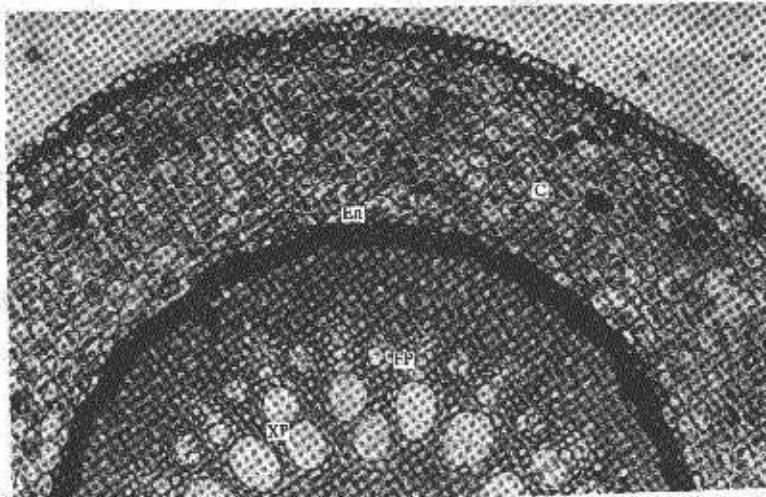
En raíces de plantas monocotiledóneas, con estructura primaria durante todo su vida, el xilema y floema primarios también adoptan una posición alterna o radical, pero entre ambos no hay *cambium* primario, ya que el *procambium* se agotó al formar los te-

jidos vasculares. Además, generalmente en el centro de la raíz, se presenta abundante parénquima de relleno (fig. 6.12).

Estructura secundaria de la raíz

La estructura secundaria de la raíz (fig. 6.13) está caracterizada por la formación y actividad del *cambium* secundario y del *cambium* suberógeno o felógeno, a partir del periclo.

El *cambium* secundario se origina en la zona pegada al xilema, que no tiene *cambium* primario y se completa un anillo de *cambium* (primario más el secundario). El anillo de



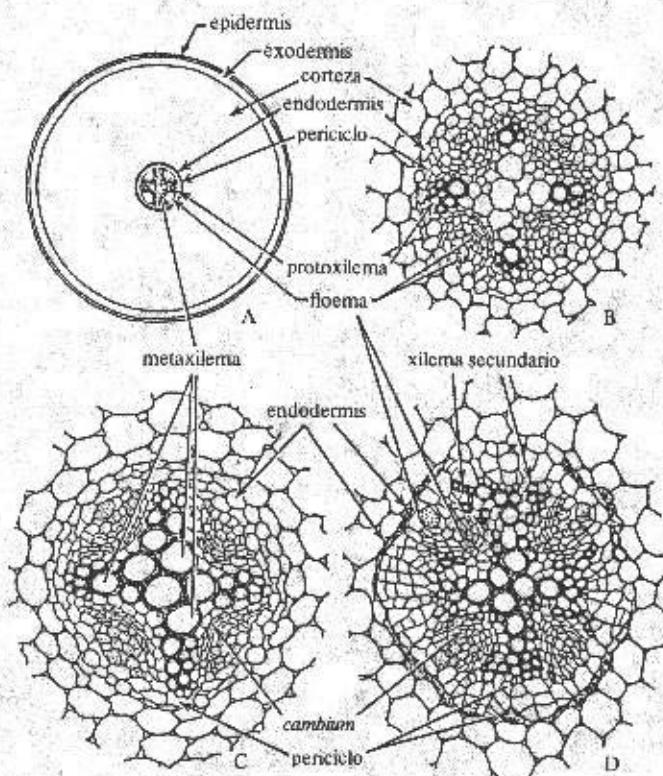


6.12 Secciones ampliadas a diferentes aumentos de la estructura de la raíz en una planta monocotiledónea de *Smilax* sp.: C, corteza; XP, xilema primario; En, endodermis; FP, floema primario.

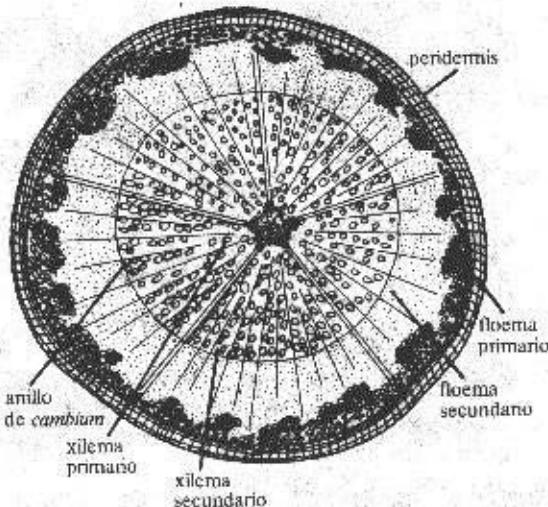
cambium, al entrar en actividad, produce hacia el interior xilema secundario y hacia fuera, el floema secundario, pasando la distribución alterna o radial de la estructura primaria a una estructura concéntrica. En el xilema se

presentan abundantes radios de parénquima xilemático.

Debido a la actividad del anillo de *cambium*, el cilindro central crece y la corteza de la raíz se extiende, hasta que se rompe a consecuencia



6.13 Formación de la estructura secundaria en la raíz de *Ranunculus*. A, esquema de la raíz adulta entera B, C y D, cilindro central en desarrollo.



6.14 Estructura secundaria de la raíz del Peris.

de la dilatación, pero antes de que esto ocurra se ha formado una zona protectora, la peridermis (suber-felógeno-felodermis) a partir del felógeno originado también de la desdiferenciación del periclo (fig. 6.14).

El corte transversal de una raíz que lleva muchos años creciendo de forma secundaria en diámetro, apenas se distingue del corte transversal de un tallo. Sin embargo, en el centro del xilema de la raíz es posible reconocer todavía los cordones de xilema radiales primarios, delante de ellos el anillo de *cambium* produce radios xilemáticos (fig. 6.15).

Las raíces muestran una amplia variación en la cantidad y las características del crecimiento secundario. Algunas dicotiledóneas herbáceas presentan poco crecimiento secundario, otras producen gran cantidad de tejidos secundarios. La raíz primaria y las ramificaciones de las coníferas y dicotiledóneas arbóreas presentan un típico crecimiento secundario.

En las plantas monocotiledóneas no se presenta el anillo de *cambium* ni el felógeno. La estructura primaria se mantiene. Al dañarse la capa epidérmica con los pelos absorbentes, las capas más externas de la corteza se suberifican o se lignifican, y de esta forma evitan la deshidratación de la raíz.

Desarrollo de raíces laterales

La ramificación de la raíz es endógena, ya que un grupo de células del periclo se desdiferencian, experimentan divisiones celula-

res, y dan lugar a la formación del primordio de la raíz lateral, el cual al crecer, penetra gradualmente en la corteza (figs. 6.16 y 6.17).

Las raíces laterales se originan a alguna distancia del meristero apical, de forma acrópeta, es decir, las raíces más viejas quedan lejos del ápice radical. Además, surgen frente a los cordones de xilema que recorren la raíz madre en dirección longitudinal.

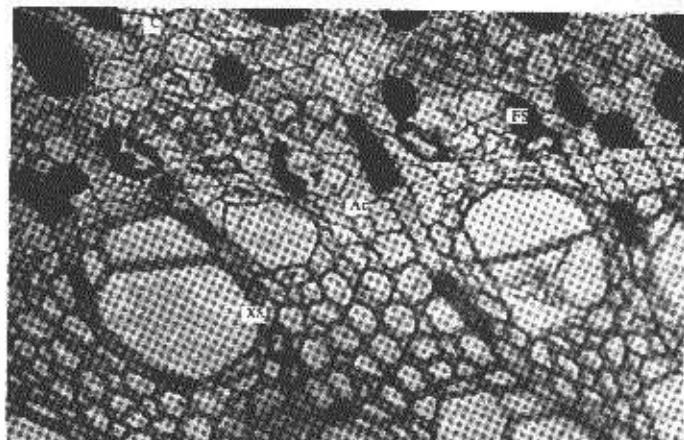
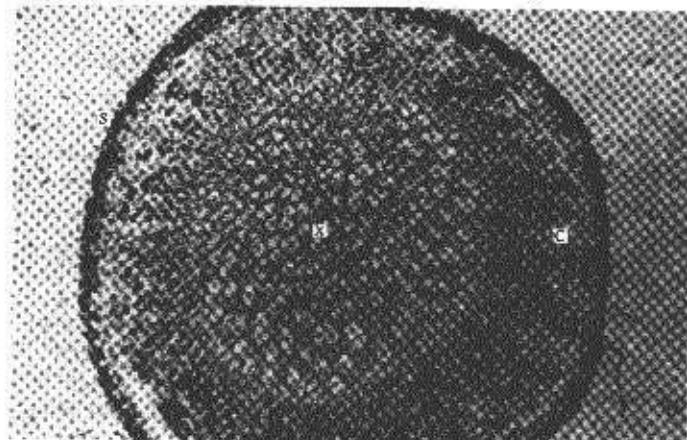
Los sistemas vasculares de las raíces principales y laterales son independientes, pero se hallan relacionadas mediante células intermedias que derivan del periclo y que formarán elementos conductores. La conexión entre las raíces lateral y principal varía según el tipo de planta.

Estructura de la raíz en relación con su función

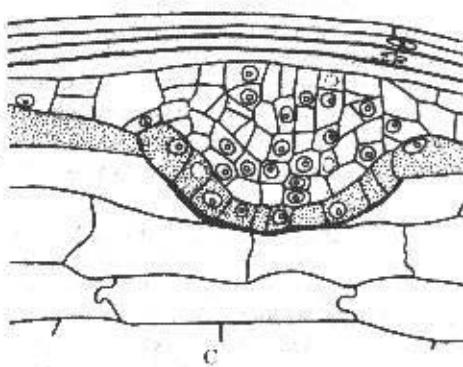
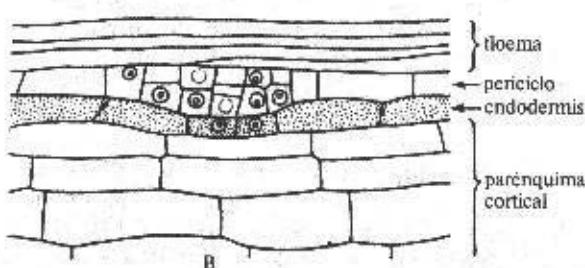
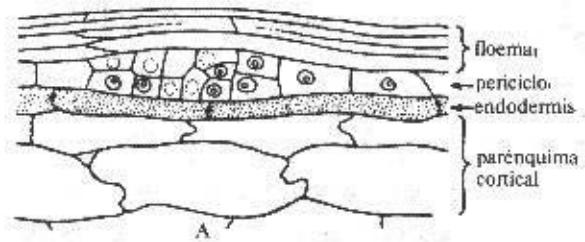
Raíz como órgano absorbente

La absorción de agua y sales minerales tiene lugar principalmente a través de la parte joven de la raíz con estructura primaria. Los pelos absorbentes aumentan de forma considerable la superficie absorbente de las raíces y presentan su desarrollo completo en la zona donde tiene lugar la absorción de agua más activa.

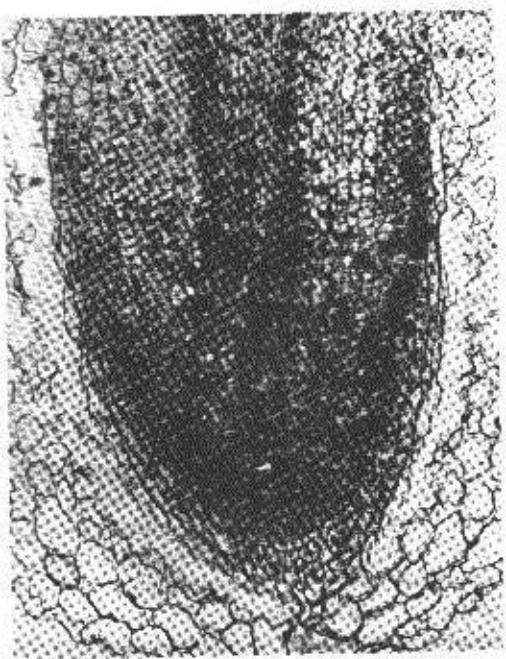
Las características más notables de las vías (fig. 6.18) que sigue el agua y las sales minerales en su movimiento horizontal (translocación horizontal) desde el pelo absorbente



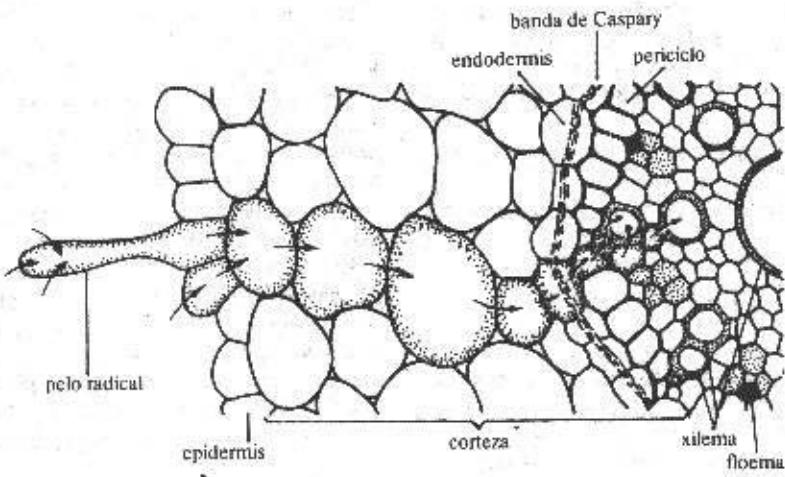
6.15 Secciones ampliadas del cilindro central de la estructura secundaria de la raíz de *Sambucus*: Ac, anillo de cambium; FS, floema secundario; XS, xilema secundario; S, suber; X, xilema.



6.16 Desarrollo de raíces laterales en la zanahoria (*Daucus carota*). A, inicio de las divisiones del periciclo y formación del ápice de la nueva raíz. B y C, formación del ápice radical (X 400).



6.17 Formación de una raíz lateral en la judía (*Vicia faba*) y sección ampliada donde se aprecia la formación del nuevo ápice radical.



6.18 Sección transversal de la raíz de trigo donde se muestra una de las vías que pueden seguir el agua y las sales minerales en su translocación horizontal por la raíz. Las flechas indican la dirección del movimiento (X 330).

hasta el xilema son las siguientes: la presencia de abundantes espacios intercelulares en la corteza; la ausencia de tales espacios en el cilindro central; y la presencia de una endodermis con la banda de Caspary, que obliga a todos los materiales a atravesar por el interior de las células endodérmicas y alcanzar

el xilema. Esta región de alta actividad fisiológica en la absorción de agua y sales minerales se renueva constantemente, por el crecimiento en longitud del meristemo apical radical, por lo cual las raíces se ponen en contacto con nuevas áreas del suelo, lo cual favorece la absorción.

Raíz como órgano de reserva

Las raíces primarias almacenan alimentos, especialmente almidón, en la corteza. En algunas plantas, las raíces sufren el proceso de tuberización, mediante el cual cesa su crecimiento en longitud y se produce un crecimiento isodiamétrico del parénquima, con la consiguiente acumulación de distintas sustancias de reserva. En unos casos se almacena almidón (yuca, boniato), en otras sacarosa (remolacha azucarera) y otras sustancias (zanahoria, rábano, nabo). A pesar de sus variaciones estructurales, todas las raíces de reserva tienen en común un parénquima abundante atravesado por elementos vasculares en estrecha asociación.

El desarrollo de las raíces tuberosas está controlado por las fitohormonas, mediante una relación antagónica entre el ácido abscísico (AAB) y el ácido giberélico (AG).

Raíz como órgano de fijación

La función de la raíz como órgano que fija la planta al suelo, depende del desarrollo de muchas ramificaciones, o de muchas raíces adventicias, según el tipo de sistema radical, ya sea ramificado o fibroso respectivamente. Los pelos absorbentes también intervienen en la unión de la planta al suelo y resultan eficientes en las plantas jóvenes; las sostienen e impiden de esta manera que se desplacen hacia arriba a causa del desarrollo del ápice radical.

Tipos de raíces

Según el tamaño y el orden de desarrollo, las raíces pueden clasificarse en primarias, secundarias, terciarias o laterales, y adventicias. Pueden, también clasificarse en pivotantes, fasciculadas o fibrosas, y carnosas o tuberosas.

Aunque las raíces son normalmente órganos subterráneos, en algunas especies se encuentran, parcial o totalmente en el exterior, por lo cual se les da el nombre de raíces aéreas. Cuando los tallos del maíz han comenzado a crecer rápidamente, los primeros nudos escasos situados por encima del suelo, dirigen hacia abajo un manojo de raíces aéreas. Estas raíces contribuyen al sostén del tallo, pero también se introducen en el suelo e intervienen en la absorción de agua y sales minerales. Las rai-

ces adventicias, que se encuentran en *Pandanus*, algunas especies de *Ficus*, etc., también se denominan raíces de apoyo o fulcres. En el género *Ficus* estas raíces descienden verticalmente hasta el suelo a partir de una rama; se engrosan a modo de columna y reciben el nombre de raíces columnares.

Los mejores ejemplos de raíces se encuentran en plantas epífitas, como las orquídeas y bromeliáceas. Presentan un tejido esponjoso que rodea sus raíces, una epidermis pluriestratificada que recibe el nombre de velamen radical, que les permite absorber y retener el agua de lluvia. En muchas de estas plantas, las raíces presentan cloroplastos y realizan la fotosíntesis, función muy rara entre las raíces.

En plantas trepadoras, por ejemplo, *Philemonium*, *Ficus*, etc., se presentan abundantes raíces aéreas que le permiten adosarse a las paredes, árboles u otros soportes; dichas raíces se apllanan y sujetan firmemente el tallo al soporte.

Un tipo muy especializado de raíz se encuentra en algunas plantas parásitas como *Orbanche*; sus semillas germinan cerca de las raíces del tabaco e introducen sus raíces en las de la planta hospedante, de la cual absorben por esta vía, agua, sales minerales y sustancias elaboradas. Estas raíces, denominadas haustorios, penetran hasta los tejidos vasculares de la planta de tabaco y toman lo necesario para su vida; son parásitas durante todo su ciclo de vida y carecen de clorofila, ya que todo el alimento lo obtienen de la planta hospedante.

En los manglares y las zonas pantanosas hay plantas que presentan raíces respiratorias o neumatóforos. Son raíces con geotropismo negativo y un aerénquima muy desarrollado, que desempeñan la función de suministrar oxígeno a los órganos subterráneos faltos de él por las condiciones del terreno en que se desarrollan.

Estudio del tallo

La planta constituye una unidad en cuanto a desarrollo, evolución y estructura. En general, el tallo crece en sentido opuesto al de la raíz, es decir, su porción más distal se aleja de la tierra, a medida que se produce la diferenciación de los tejidos y por consiguiente, el desarrollo del brote; debido a esto el tallo posee un geotropismo negativo.

El tallo, como parte integrante del brote, se organiza durante el desarrollo del embrión. La

diferenciación de la organización característica del embrión tiene lugar de manera gradual y varia entre los distintos grupos de plantas. El brote embrionario consta de un eje con entrenudos no alargados, con uno o más primordios foliares y se designa comúnmente con el nombre de plúmula y su tallo es el epicótilo. En la organización del brote se presenta el sistema hipocótilo-cotiledón, en el cual el hipocótilo es la primera unidad de tallo y los cotiledones las primeras hojas.

Estructura del ápice caulinar

Una característica del tallo, en estado primario de desarrollo, es su división en nudos y entrenudos, la cual es consecuencia de la manera de originarse las hojas en el ápice del brote y del subsiguiente crecimiento del eje que las soporta (fig. 6.19). El ápice del brote da origen a los primordios foliares en tal estrecha sucesión que el brote joven puede considerarse como una serie de discos superpuestos, provistos cada uno de ellos, de una hoja o más, según la disposición de estas en la planta. Posteriormente las bases de dichos discos crecen, por lo cual las inserciones de las hojas se van separando entre sí (fig. 6.20).

Otra característica típica del ápice caulinar es la formación de las yemas axilares a partir del meristemo apical. Estas yemas se originan en la parte superior de cada axila o ángulo que forma el primordio foliar con el tallo. Debido a su posición, se plantea que el ápice caulinar es terminal. Por su estructura, es difícil señalar con precisión las tres zonas del crecimiento: multiplicación, alargamiento y diferenciación. Sin embargo, también se presentan las células meristemáticas iniciales o promeristemo y los tres meristemos especializados: protodermis, meristemo fundamental y *procambium*, que darán origen a los tejidos permanentes del tallo.

Otra característica del ápice caulinar y de la morfología del tallo, es su división en nudos y entrenudos. Los entrenudos se desarrollan entre los nudos por crecimiento intercalar cuya duración puede ser más o menos larga, según la especie vegetal, las condiciones ambientales y el tipo de tallo.

A veces los entrenudos no se desarrollan y las hojas permanecen apretadas sobre el eje, como ocurre en las plantas que tienen hojas dispuestas en roseta; por ejemplo, la col, la

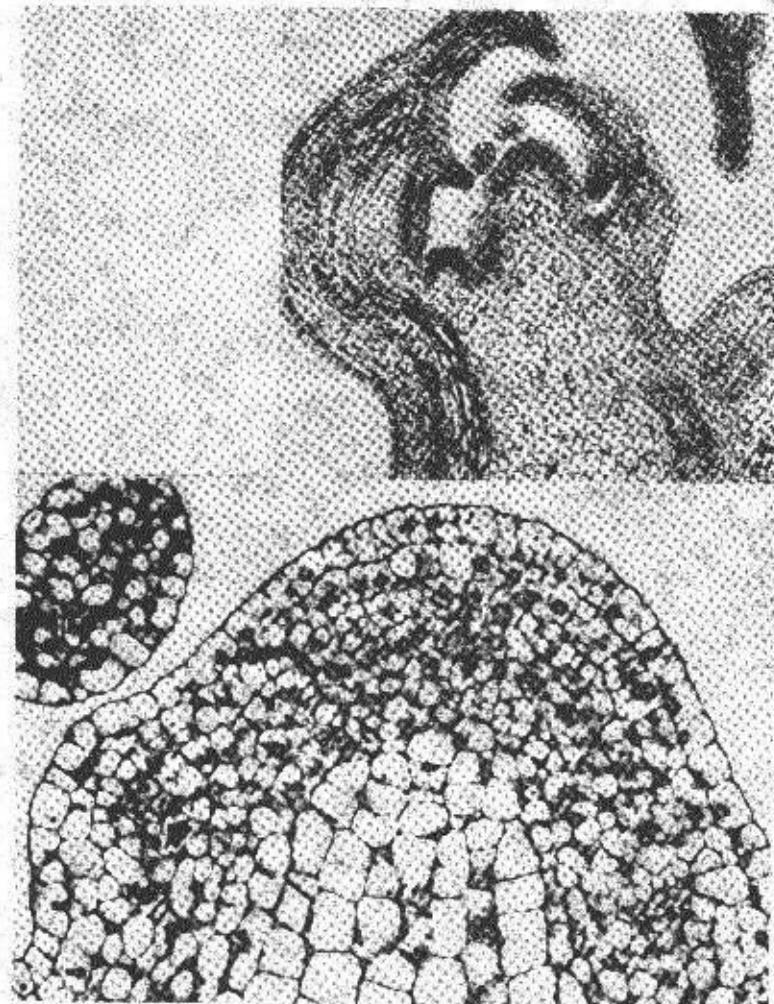


6.19 Microfotografía del ápice caulinar en *Coleus*.

lechuga, el rábano, la remolacha, etc. Sin embargo, el periodo en roseta puede ser seguido por una extensión de los entrenudos en la última parte del eje formada, generalmente, como preparación para el desarrollo de las flores. Los bulbos constan de ejes con los entrenudos no desarrollados, por lo cual las hojas están muy juntas. En muchos rizomas y en las espinas de árboles frutales, los entrenudos permanecen bastante cortos. En las plantas arborescentes el crecimiento secundario enmascara la división del tallo en nudos y entrenudos.

Estructura interna del tallo

Las tres zonas de tejidos primarios que también forman la estructura primaria de un tallo: epidermis, corteza y cilindro central o estela, están diversamente delimitadas entre sí. Por lo general, la epidermis queda separada de la corteza, pero la delimitación entre esta y el cilindro central resulta menos clara. A continuación estudiaremos la estructura interna del tallo (fig. 6.21) de plantas leñosas



6.20 Estructura del ápice caulinar en *Tropaeolum* (X 88). En la parte inferior se muestra la sección ampliada del meristemo apical (X 690).

Origen	Zona	Tejidos
protodermis	epidermis	Epidérmico con estomas
meristemo fundamental	corteza	parénquima clorofílico colénquima esclerénquima
procambium	estela o cilindro central	parénquima de relleno floema primario cambium primario xilema primario

6.21 Origen de la estructura primaria del tallo.

y herbáceas y de plantas que presentan crecimiento primario y secundario (dicotiledóneas) y plantas con crecimiento primario durante toda su vida (monocotiledóneas).

Estructura primaria del tallo

En la epidermis del tallo se presentan abundantes estomas y pelos o tricomas de diferentes tipos. En la corteza del tallo existe gran cantidad de parénquima de relleno y parénquima clorofílico (tallos verdes), así como colénquima y esclerénquima; especialmente abundantes en los tallos herbáceos (fig. 6.22).

En el cilindro central, el xilema y floema primarios forman haces o paquetes conductores colaterales abiertos, con *cambium* primario o fascicular, dispuestos alrededor de un parénquima de relleno que constituye la médula. El parénquima que queda entre los paquetes conductores forma los radios medulares. La delimitación exacta entre el cilindro central y la corteza es difícil de precisar en los tallos, no así en las raíces.

La médula se presenta generalmente con parénquima sin cloroplastos, muchos amiloplastos, y puede ser depósito de cristales y taninos.

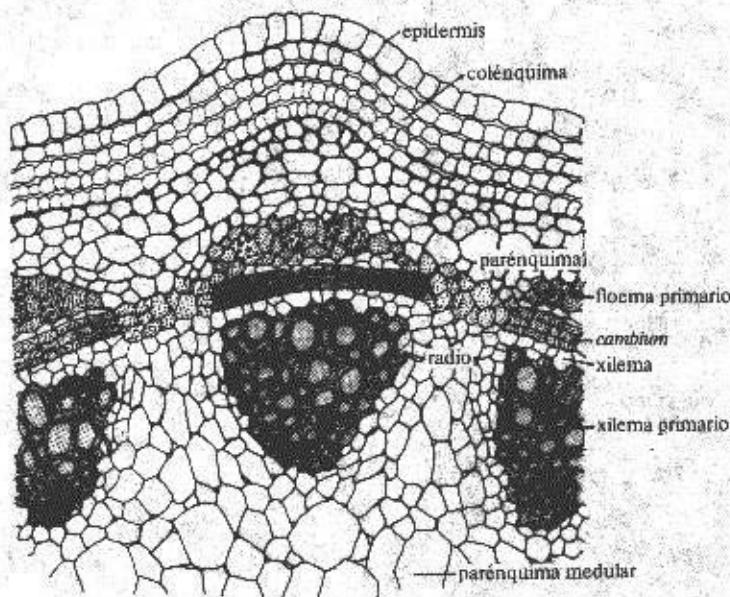
En los tallos con estructura primaria durante toda su vida, (plantas monocotiledóneas) se presentan diferencias en la distribu-

ción y las características de los haces o paquetes conductores; en este caso son haces colaterales cerrados, sin *cambium* primario, que están distribuidos en todo el cilindro central de forma irregular (fig. 6.23). Los paquetes conductores están rodeados de parénquima de relleno. Otras características de la estructura primaria de estos tallos son la ausencia de médula y la presencia de una corteza pequeña con abundantes tejidos de sostén.

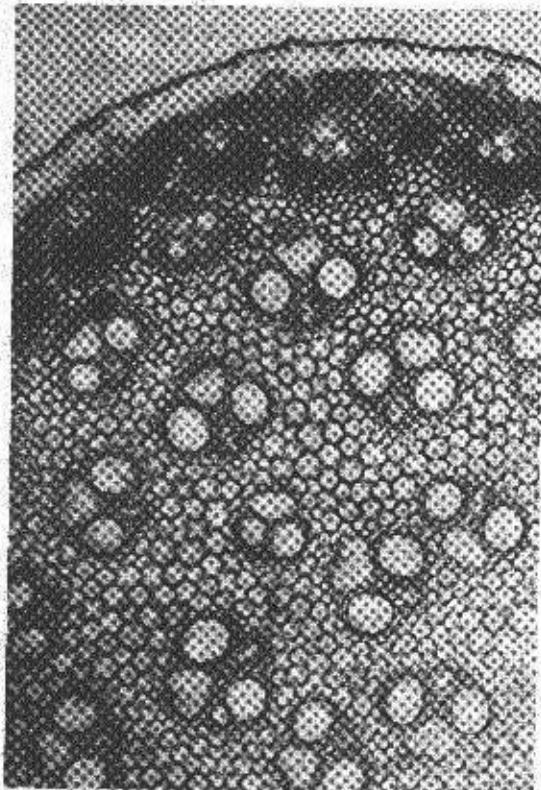
Estructura secundaria del tallo

La estructura secundaria del tallo está caracterizada por la aparición y actividad del anillo de *cambium* y del felógeno. En los tallos, el felógeno surge de la desdiferenciación de la capa más externa de la corteza, mientras que el *cambium* secundario o interfascicular se origina de la desdiferenciación de las células parenquimatosas de los radios medulares, al lado del *cambium* fascicular. El anillo de *cambium* queda formado por la unión del *cambium* fascicular y el interfascicular. La actividad estacional del anillo de *cambium* dará lugar a la formación del xilema secundario hacia el interior, y floema secundario hacia el exterior del tallo (fig. 6.24).

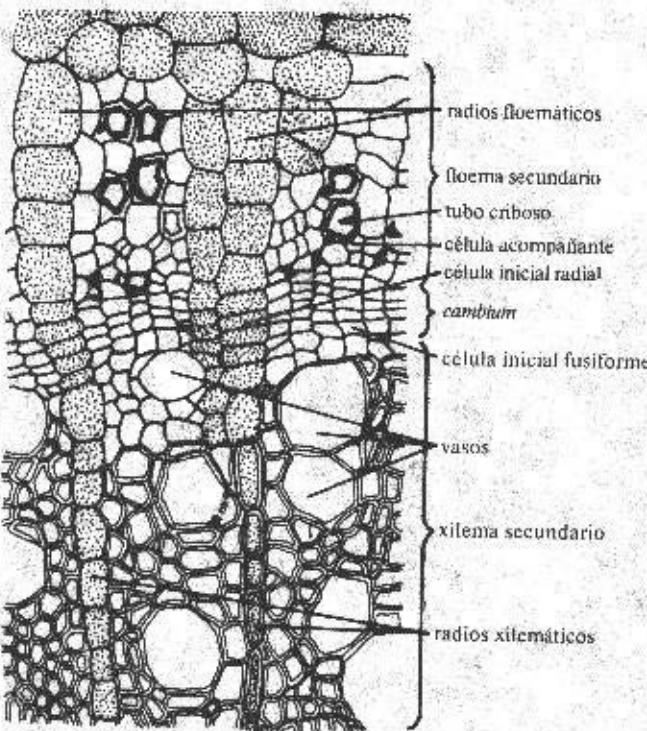
Como consecuencia de la actividad del anillo de *cambium* y el felógeno, se produce un crecimiento en grosor del tallo, que varía



6.22 Estructura primaria de un tallo herbáceo donde se aprecian los paquetes colaterales abiertos, con *cambium* primario o *cambium* fascicular, dispuestos de forma regular, alrededor del parénquima medular.

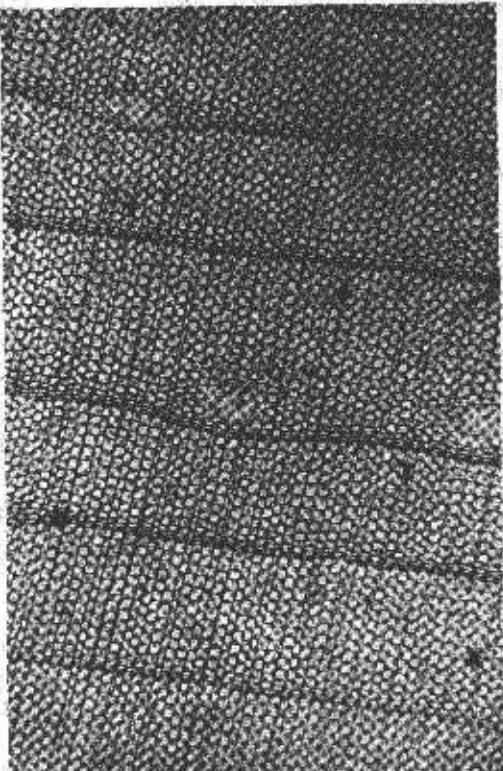


6.23 Microfotografía de un corte transversal del tallo de una planta monocotiledónea, la caña de azúcar (*Saccharum* sp.). Se aprecian los paquetes colaterales cerrados, distribuidos de forma irregular y rodeados de parénquima de relleno.

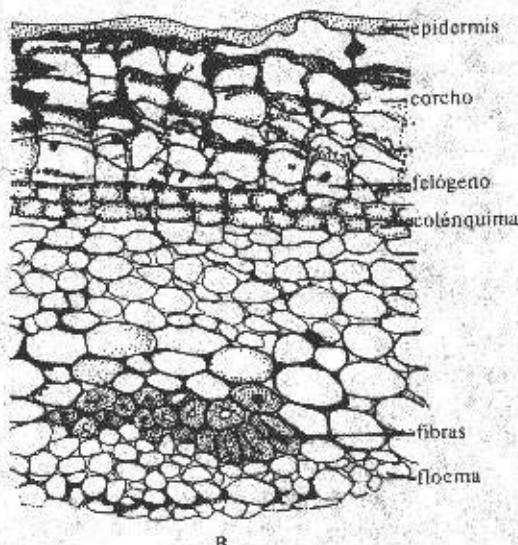
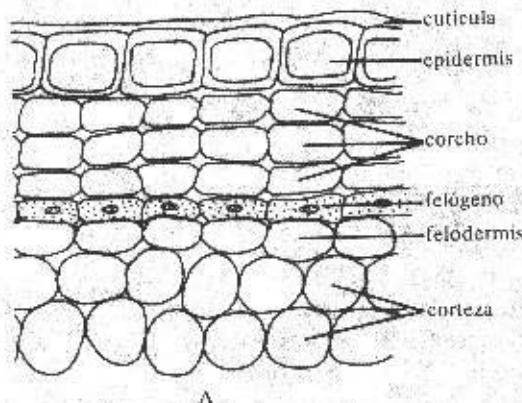


6.24 Estructura del tallo en *Prunus*. Sección del cilindro central después de formada la estructura secundaria (X 445).

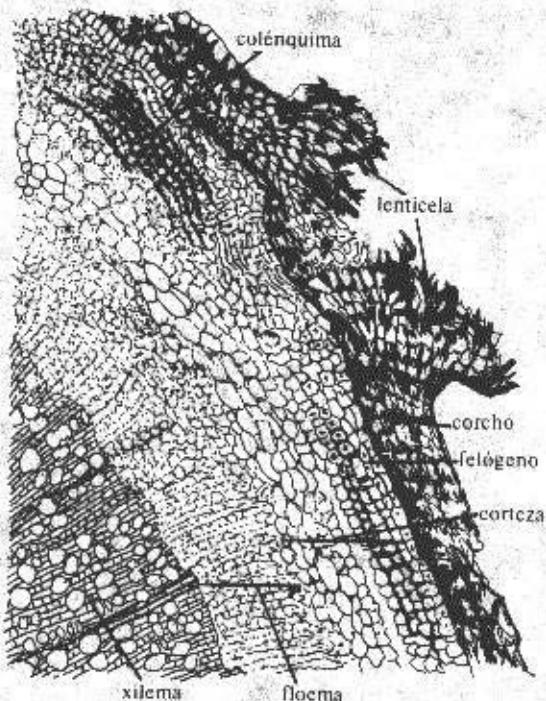
según los tipos de tallos. En las plantas leñosas se producen capas anuales de xilema secundario, que forman los llamados anillos anuales de xilema, los cuales permiten determinar la edad del árbol, debido a la sucesión anual de períodos cálidos y fríos, en países templados, o de períodos de lluvia y seca, en países tropicales como Cuba (fig. 6.25). El floema secundario, también formado por la actividad del anillo de *cambium* ocupa un menor espacio, y su formación es menor, debido a su mayor durabilidad al ser un tejido vivo y mantenerse sellado con calosa durante períodos ecológicos adversos. El xilema, el floema y el anillo de *cambium* se encuentran formando capas concéntricas en la estructura secundaria. Por fuera del floema la corteza se engrosa por la actividad del *cambium* suberógeno o felógeno, que forma nuevas capas de parénquima (felodermis) hacia la corteza y capas de súber o corcho hacia el exterior, las cuales protegen el tallo de la desecación y de los factores ecológicos. El súber o corcho (fig. 6.26) forma una capa compacta que se ve interrumpida cada cierta distancia por las lenticelas, que consisten en áreas suberosas donde las células presentan espacios interculturales, o sea, constituyen un tejido esponjoso que permite el intercambio gaseoso de los tallos y se aprecian a simple vista (fig. 6.27).



6.25 Anillos anuales de xilema en una sección transversal de la madera de *Pinus*.



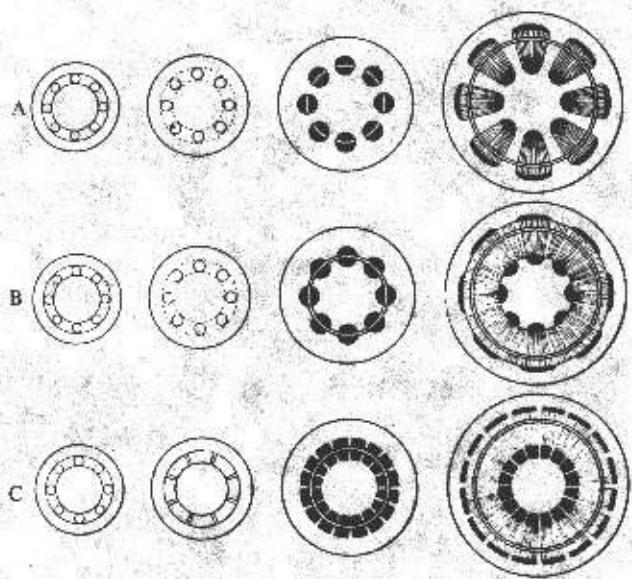
6.26 Formación del súber en la estructura secundaria de un tallo de *Sambucus*.



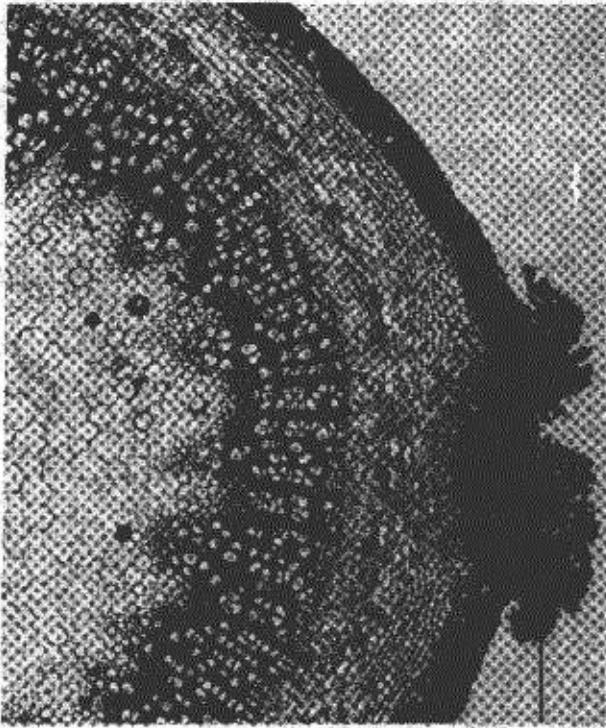
6.27 Corte transversal de la estructura secundaria de un tallo leñoso, donde se aprecian los anillos de xilema y floema, así como el selógeno y una lenticela.

En las plantas dicotiledóneas herbáceas, que se consideran más evolucionadas, el tejido conductor primario tiene la forma

1. El tejido conductor primario tiene la forma



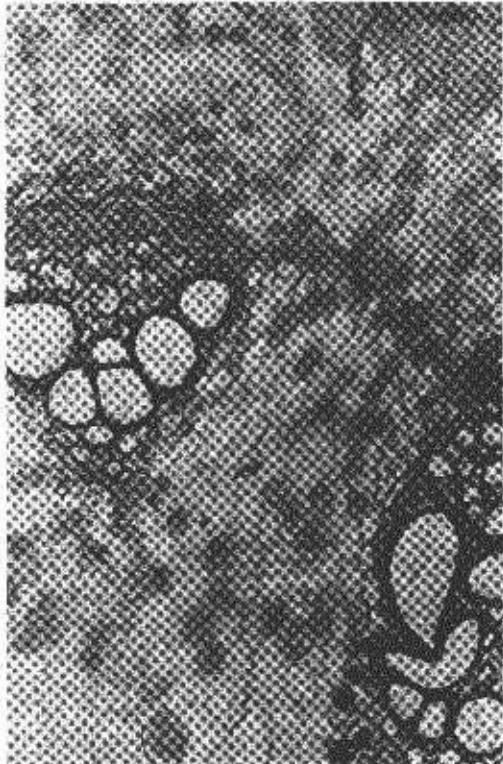
6.29 Formación de la estructura secundaria en el tallo de plantas dicotiledóneas. A, *Aristolochia*. B, higuereta, (*Ricinus*). C, *Tilia*.



6.30 Sección transversal de un tallo de *Sambucus* con una lenticela.

dro continuo; por ejemplo, tallos de coníferas, especies de los géneros *Sambucus*, *Salix*, *Prunus* y muchas otras dicotiledó-

3. Los tejidos vasculares primarios forman un sistema de cordones; el *cambium* interfas-



6.33 Microfotografía de un corte transversal del tallo de *Aristolochia* sp. (X 140).

corteza se suberifican o lignifican y protegen al tallo de la desecación; el crecimiento en grosor está determinado fundamentalmente por cierta expansión celular o aumento del tamaño celular por la toma de agua, que varía en los distintos tallos. Estos tallos donde ha desaparecido la actividad cambial se consideran avanzados evolutivamente.

Algunas monocotiledóneas presentan un crecimiento secundario menos marcado; por ejemplo, en las plantas leñosas del género *Dra-
caena* y en algunas plantas herbáceas como es-
pecies de *Agave*, *Sansevieria*, etc. Un caso pecu-
liar de crecimiento del tallo se presenta en las palmas, donde se localiza un meristemo pri-
mario de engrosamiento periférico que se en-
cuentra inmediatamente debajo del ápice caulinario, por debajo de los primordios foliares.
Este meristemo produce células que se diferen-
cian en parénquima y tejidos conductores, los
cuales ensanchan o engrosan el tallo desde la
región apical.

marcada diferenciación en nudos y entrenudos, como en el tallo de las gramíneas (maíz, caña de azúcar, trigo, etc.), se presenta un meristemo intercalar que produce un marcado crecimiento en longitud del tallo, mediante un crecimiento en longitud del entrenudo. El crecimiento en grosor de estos tallos está dado fundamentalmente por la toma de agua por las células y la acumulación de sustancias de reserva (sacarosa), como ocurre en el tallo de la caña de azúcar (*Saccharum* sp.).

Trazas foliares y de las ramas

La conexión entre el sistema vascular del tallo y el de las hojas y ramas es un aspecto importante en el desarrollo de toda la unidad estructural y funcional que constituye el brote. La conexión vascular que se establece en los nudos del tallo, entre el sistema vascular del tallo y de la hoja se designa con el nombre de traza foliar, por lo cual se puede definir la traza foliar como un cordón de tejido conductor que enlaza el sistema vascular de la hoja con el del tallo. Se denominan trazas de las ramas, a la conexión vascular que se establece entre el sistema vascular de las ramas desarrolladas a partir de las yemas axilares y el sistema vascular del tallo. El desarrollo y la complejidad de las trazas de las ramas depende de la especie y del tiempo de desarrollo de la rama, edad de la planta, etcétera.

Modificaciones de los tallos

El tallo, ya sea herbáceo o leñoso, es un órgano muy importante en el vegetal, pues su función consiste en el sostén de otros órganos aéreos, como hojas, flores y frutos, y en la conducción de sustancias a través de la planta. Sin embargo, se pueden presentar diferentes modificaciones en la estructura, morfología y función, tanto en los tallos aéreos como en los subterráneos.

Veamos algunos casos:

Tubérculos. Tallos subterráneos engrosados, los cuales acumulan materiales de reservas como en la papa.

Rizomas. Tallos subterráneos que se alargan horizontalmente, se ramifican y acumulan sustancias de reserva, como en la mariposa, el plátano y muchas gramíneas.

Bulbo. Tallos subterráneos, cortos, protegidos por hojas carnosas o catáfilos, que funcionan como órganos de reserva, por ejemplo, en li-

Estípite. Tallos erguidos, cilíndricos, como el de las palmas.

Estolón. Tallos sinuosos, que corren por la superficie del suelo y al nivel de los nudos pueden producir raíces adventicias y yemas axilares, que darán origen a una nueva planta, como en algunas gramíneas y en la fresa (*Fragaria* sp.).

Cladodios. Tallos aplanos con capacidad de almacenar agua en sus tejidos (*Opuntia* sp.).

Espinas caulinares. Brótes transformados, lignificados que se presentan en plantas de ambiente seco (*Citrus* sp.).

Estudio de la hoja

El concepto de hoja se aplica en las plantas a varias formas de apéndices laterales del tallo, que varían en estructura y función. A continuación se exponen algunos ejemplos:

Nomófilos. Son los principales órganos fotosintéticos, hojas verdes.

Catáfilos. Escamas en las yemas y en los tallos subterráneos; se relacionan con funciones de protección, almacenamiento, o ambas a la vez.

Hiposófilos. Hojas con función protectora, generalmente de vivos colores, que se presentan en las inflorescencias.

Cotiledones. Hojas embrionarias que constituyen las primeras hojas de la planta y tienen función variada.

En las plantas con flores (angiospermas) se presentan hojas modificadas que originan las distintas estructuras florales; por ejemplo, las estructuras protectoras de la flor están formadas por los sépalos y los pétalos y las estructuras reproductoras, por los carpelos y estambres, también llamados macrosporofilos y microsporofilos. El concepto de esporofilo, como hoja productora de esporas, también aparece en plantas más primitivas.

En las plantas perennes, las hojas se forman constantemente y las hojas viejas se van desprendiendo. Las hojas son órganos de crecimiento, duración y masa limitada.

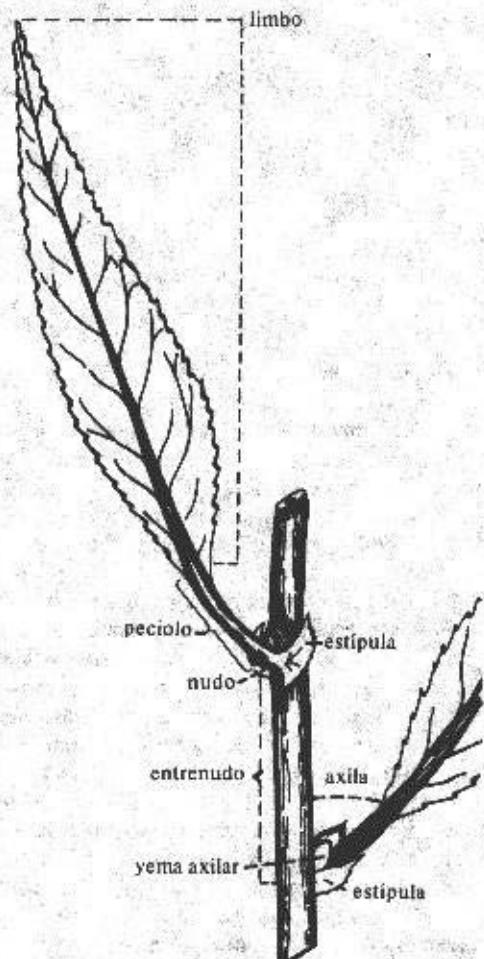
Morfología foliar

Las hojas son, generalmente, órganos aplanos de estructura dorsiventral con una superficie amplia, el limbo, la cual recibe los rayos solares, y una conexión con el tallo, a través de una estructura, casi siempre cilíndrica,

el pecíolo. En la mayoría de las monocotiledóneas, la base del pecíolo se ensancha en forma de vaina en la zona de unión con el tallo (fig. 6.34).

Las características morfológicas de las hojas tienen un marcado interés para los estudios taxonómicos y sistemáticos de las plantas. Las hojas varían en la forma del limbo, su borde, ápice y base, su superficie y consistencia, sus nervaduras, las características del pecíolo y la forma en que se encuentran dispuestas en la rama.

Las hojas pueden ser simples y compuestas. Una hoja simple tiene un solo limbo. En una hoja compuesta hay dos o más límbos, denominados foliolos, que se unen a un eje común o raquis. El limbo de una hoja simple



6.34 Partes de una hoja.

o los foliolos de una hoja compuesta varian extraordinariamente de forma y de tamaño.

En algunas plantas, las hojas son carnosas y contienen gran cantidad de tejido no fotosintético, en otras, las estructuras foliares son escamosas y la principal actividad fotosintética ocurre en el parénquima clorofílico de los tallos. En otros casos, las hojas se han transformado en espinas como ocurre en las cactáceas.

Las hojas pueden tener apéndices basales, las estípulas, que se encuentran casi exclusivamente en las dicotiledóneas. También algunas plantas adultas pueden formar simultáneamente hojas de distinta configuración, que se diferencian tanto por su tamaño como por poseer una forma distinta. Este fenómeno se conoce con el nombre de heterofilia.

De acuerdo con las características morfológicas de las hojas simples, estas se clasifican atendiendo a la forma, la superficie, al

borde, al ápice, la base y consistencia del limbo, las nervaciones y al pecíolo.

La clasificación de la hoja atendiendo a la forma del limbo (fig. 6.35) se muestra a continuación:

Lineal. Forma larga y estrecha.

Lanceolada. En forma de lanza.

Auriculada. Con lóbulos en la parte inferior del limbo.

Sagitada. En forma de flecha.

Oblonga. En forma elíptica pero con los bordes laterales paralelos.

Elíptica. En forma de elipse.

Aovada. En forma de ovoide.

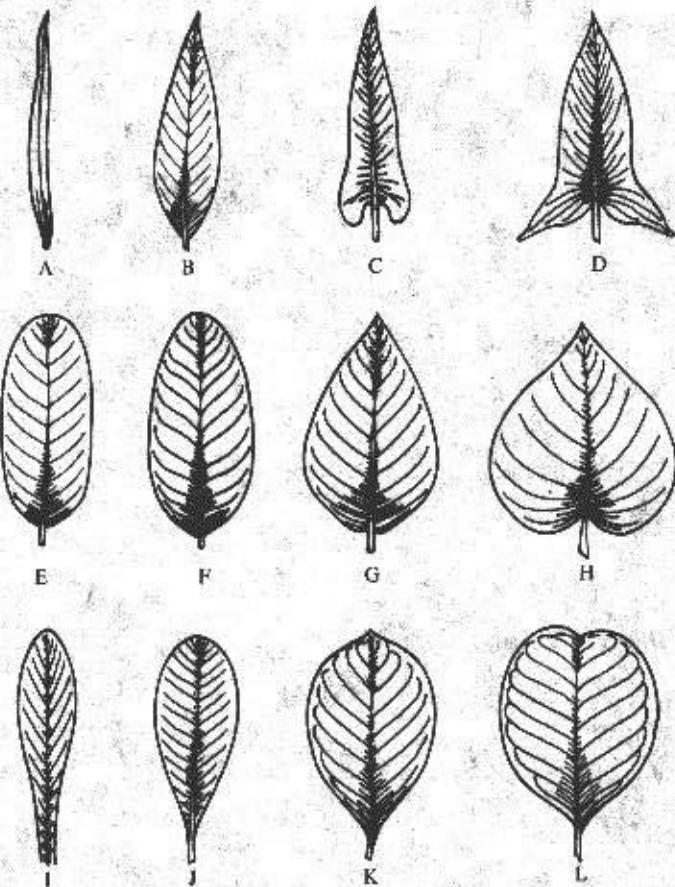
Cordiforme. En forma de corazón.

Espatulada. En forma de cuchara.

Oblanceolada. En forma lanceolada invertida.

Ovalada. En forma de óvalo.

Rotundada. En forma de círculo.



6.35 Clasificación de la hoja atendiendo a la forma del limbo.
A. lineal. B. lanceolada. C. auriculada. D. sagitada. E. oblonga.
F. elíptica. G. aovada. H. cordiforme. I. espalizada. J. oblan-
ceolada. K. ovalada. L. rotunda-
da.

La clasificación de la hoja atendiendo a la superficie del limbo se expone a continuación:

Lampiña. Está desprovista de apéndices.

Pubescente. Tiene pelos cortos que no impiden ver la superficie.

Pelosa. Lleva pelos largos.

Vellosa. Lleva pelos numerosos y de pequeño tamaño.

Sedosa. Lleva pelos suaves.

Hispida. Lleva pelos duros.

La clasificación de la hoja atendiendo al borde (fig. 6.36) se muestra a continuación:

Entero. Borde continuo.

Aserrado. Dientes agudos dirigidos hacia el ápice.

Dentado. Dientes perpendiculares a los bordes del limbo.

Crenado. Pequeños lóbulos separados por angulos entrantes.

Lobulado. Margen en forma de linea sinuosa.

Hendido. Lóbulos separados por escotaduras que penetran hasta la mitad del limbo.

La clasificación de la hoja atendiendo a la consistencia del limbo se expone a continuación:

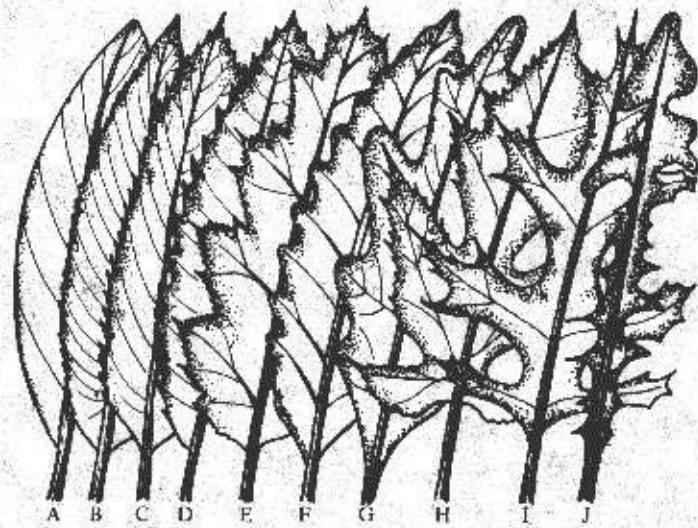
Apergaminada. Consistencia de pergamino.

Carnosa. Tejidos abundantes y consistencia blanda.

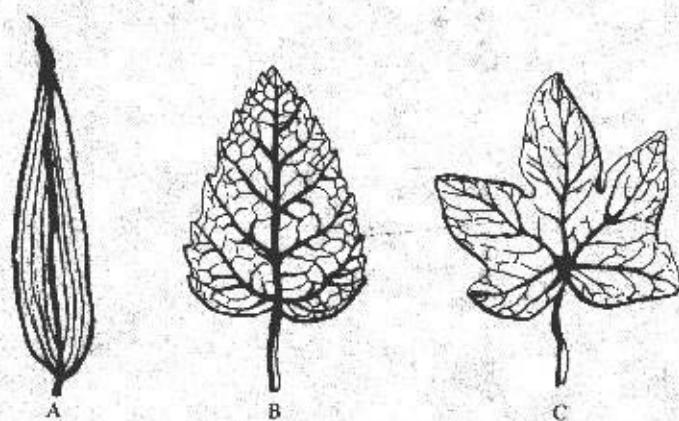
La clasificación de la hoja atendiendo a las nerviaciones (fig. 6.37) es la siguiente:

Uninervia. Un solo nervio principal no ramificado.

Penninervia. Un nervio principal que sigue la dirección del pecíolo, y otros nervios secundarios.



6.36 Tipos de borde de la hoja.
A. entero. B, C y D. aserrado. E. dentado. F. crenado. G. lobulado. H, I y J. hendido.



6.37 Venación de la hoja. A. paralela (*Bambusa*). B. penninervia (*Vitis*). C. palminervia (*Hedera*).

darios insertados a uno y otro lado del nervio principal.

Palminervia. El pecíolo dividido en la base en varios nervios principales que van divergiendo hacia el ápice.

Paralelinervia. Varios nervios principales colocados paralelamente desde la base hasta el ápice. En este caso es curvinervia si los nervios son curvos.

La clasificación de la hoja atendiendo al pecíolo se expone a continuación:

Sentada o sésil. El pecíolo es tan corto que puede considerarse como nulo.

Peciolada. El pecíolo bien definido, más o menos largo.

Peltada. La inserción del pecíolo se hace sobre una de las caras del limbo.

Abrazadora. El pecíolo se inserta en todo el contorno de un nudo.

Envainadora. El pecíolo forma un estuche alrededor del nudo.

Ócreas. Las dos estípulas de la base de la hoja son concrescentes y rodean al tallo.

La hoja compuesta es la que consta de varios limbos parciales o foliolos sostenidos por un pecíolo común. De acuerdo con los diversos grados de complicación de los pecíos, la hoja compuesta puede ser compuesta de primer grado, si hay un solo pecio-

lo; bicomposta o compuesta de segundo grado, si hay un pecíolo central y varios pecíos laterales unidos a él; tricomposta o compuesta de tercer grado, si hay dos clases de pecíos laterales, algunos unidos al pecíolo central y otros unidos a estos.

De acuerdo con la disposición de los foliolos en el pecíolo, las hojas compuestas son pinnadas, si los foliolos se disponen paralelamente a ambos lados y a lo largo del pecíolo; son palmaticompuestas o digitadas, si los foliolos se disponen divergentemente en el extremo del pecíolo. Las hojas compuestas pinnadas pueden ser paripinnadas e imparipinnadas.

Otro aspecto morfológico importante desde el punto de vista taxonómico y sistemático es la disposición de las hojas sobre el tallo (fig. 6.38) la cual se muestra a continuación:

Alterna. Se inserta una hoja de cada nudo.

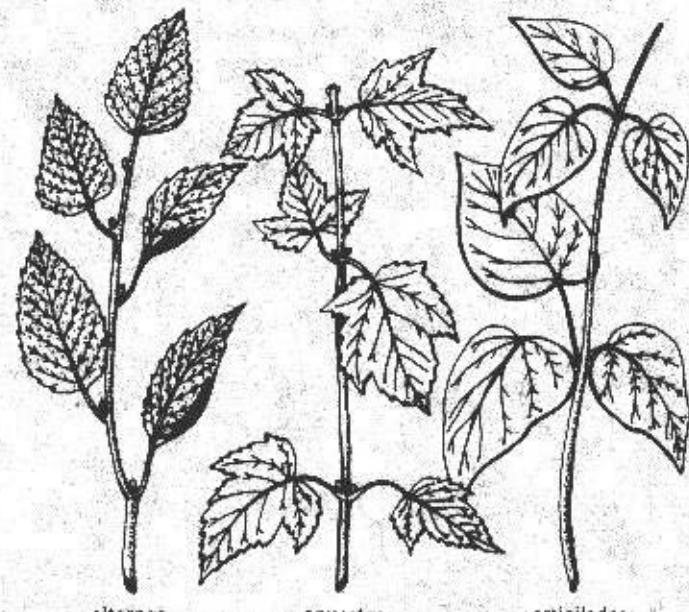
Opuesta. Se insertan dos hojas en el mismo nudo, una frente a la otra.

Decusada. Hojas opuestas que se superponen con regularidad y quedan cuatro en cruz.

Verticillada. Se presentan tres hojas o más en cada nudo.

Desarrollo de las hojas

Después que la hoja se ha iniciado en el ápice del brote, su crecimiento ulterior en las



6.38 Disposición de las hojas sobre el tallo.

plantas herbáceas y en algunas leñosas, consiste en un ininterrumpido proceso de división, alargamiento y maduración celular hasta alcanzar su tamaño definitivo. La dirección y magnitud del crecimiento en una hoja, desde su iniciación en el meristemo apical, varía en relación con la forma y el tamaño que alcanza finalmente. En la formación de la hoja a partir del primordio foliar se especializan en una protodermis el meristemo fundamental y el *procambium*, que originan sus diferentes tejidos:

Protodermis superior
Meristemo fundamental
<i>Procambium</i>
Meristemo fundamental
Protodermis inferior

Los factores que determinan la forma final de la hoja pueden clasificarse en:

1. Forma del primordio foliar.
2. Número, distribución y orientación de las divisiones celulares en el primordio foliar.
3. Magnitud y distribución de la expansión celular.

El desarrollo de la hoja (fig. 6.39), determinado por la división y expansión celular, presenta características diferenciales en los distintos grupos vegetales. Las características del crecimiento, aunque determinadas básicamente por herencia, están también influi-

dadas por las condiciones del ambiente interno y externo. Entre los factores externos pueden citarse la proporción de agua y sales minerales, la luz y la duración del día.

Anatomía foliar

Estudiaremos la estructura interna de la hoja mediante un corte transversal (figs. 6.40 y 6.41).

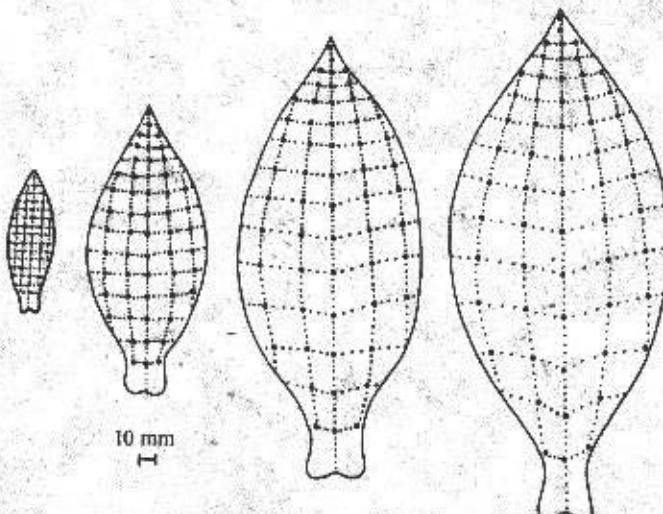
La epidermis foliar se compone de varios tipos de células que se encuentran en general

Epidermis superior
Parénquima clorofílico empalizada
Haces conductores
Parénquima clorofílico lagunoso
Epidermis inferior

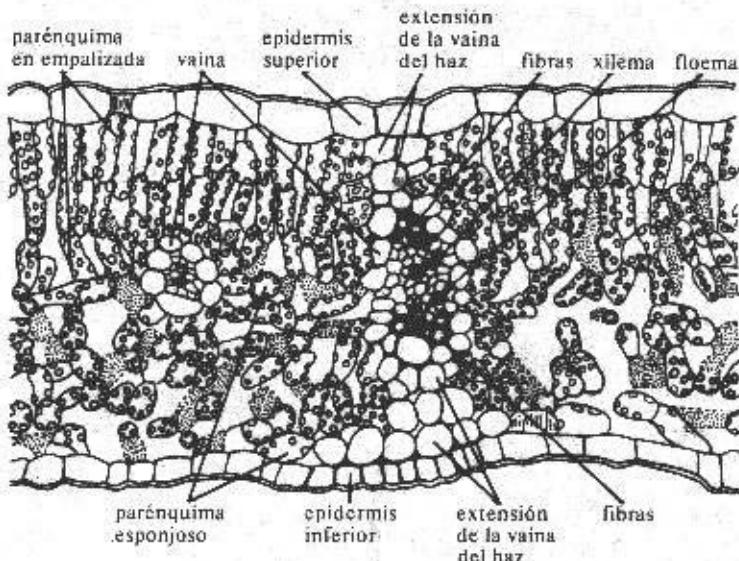
} Mesófilo

en las partes aéreas de la planta: células epidérmicas típicas, estomas, diversos tricomas y células silicificadas. Además, en las partes aéreas de la planta se encuentra también epidermis pluriestratificada, cuya células superficiales son, a menudo, grandes, de membranas delgadas e incoloras y se cree que su función es el almacenamiento de agua.

Con frecuencia la epidermis muestra una organización compacta. La continuidad de la epidermis es una de las características que contribuyen a la protección del tejido contra una excesiva pérdida de agua. La estructura de la pared de la epidermis foliar varía am-



6.39 Desarrollo de la hoja de *Nicotiana tabacum* cuando tenía 1/4 del tamaño final (a la izquierda), su superficie fue marcada con un cuadrilátero de 5 mm. Las distintas variaciones de forma y tamaño de los cuadros muestran que la expansión es variable en las distintas partes de la hoja.



6.40 Corte transversal de una hoja.



6.41 Microfotografía de una sección de un corte transversal de una hoja donde se aprecia el estoma, la cámara subestomática, la epidermis y el parénquima clorofílico.

pliamente. La característica más constante es la presencia de cutina en sus paredes, en especial la externa, y de capas de cutiná sobre su superficie. La aposición de silice sobre las paredes epidérmicas es característica de las gramíneas y plantas afines (figs. 6.42, 6.43 y 6.44).

El mesófilo es la zona fundamental de la hoja que se halla generalmente especializado como tejido fotosintético. Es un parénquima

clorofílico en empalizada o lagunoso.

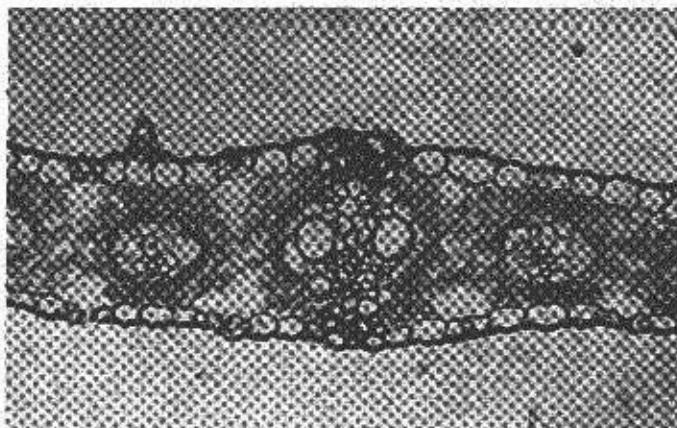
Las células en empalizada tienen, generalmente, forma de prismas alargados y se presentan por debajo de la capa superficial epidérmica, a menos que haya una epidermis pluriestratificada; suelen disponerse con el eje más largo perpendicular a la superficie de la hoja. Puede haber más de una capa de células en empalizada, con la longitud de las células uniforme o variable en las distintas



6.42 Microfotografía de un corte transversal de la hoja de geranio (*Pelargonium* sp.) donde se aprecian la epidermis superior, los parénquimas clorofílicos en empalizada y lagunoso, la epidermis inferior y los estomas con sus cámaras subestomáticas (X 140).



6.43 Microfotografía de la epidermis foliar de *Neomazaea phialanthoides* (X 100) (cortesía de M. Vales).



6.44 Corte transversal de una hoja de gramínea.

capas; en este caso las capas más largas son las más externas y las más cortas, las más internas.

El parénquima clorofílico lagunoso tiene células de formas muy variadas; pueden ser casi isodiamétricas o alargadas en la misma dirección que las células en empalizada, o alargadas y paralelas a la superficie de la hoja.

El grado de diferenciación del mesófilo y la proporción de tejido lagunoso y en empalizada varían según las especies y el hábitat. La luz es uno de los factores importantes que influyen sobre la estructura final del mesófilo.

Un fenómeno bien conocido es el acusado desarrollo del tejido en empalizada en las hojas expuestas a la luz durante su diferenciación, en contraste con las hojas que se diferencian a la sombra. También se presentan diferencias estructurales en el mesófilo de las hojas que se desarrollan a distintos niveles de la misma planta, fenómeno este relacionado con las condiciones de luz durante su crecimiento. Las hojas xeromórficas tienen el tejido en empalizada más desarrollado que las hojas mesomórficas.

La organización general de los parénquimas lagunosos y en empalizada revela contrastes básicos, que sugieren una especialización funcional diferente en ambos tejidos. El tejido en empalizada se presenta como el tejido fotosintético más especializado, donde se encuentran la mayoría de los cloroplastos; mientras que la estructura lagunosa hace posible el completo intercambio gaseoso entre el aire exterior y el tejido fotosintético. Estos espacios intercelulares se forman, en su mayoría, de manera esquizógena.

La disposición de los haces conductores, es decir, la venación, imprime una apariencia característica a las hojas, la cual se aplica al estudio de las venas (haces conductores) o a un grupo de haces muy próximos.

Una hoja puede tener una sola vena, uninervia, o varias, plurinervia. Los dos tipos más generalizados de venación son el reticulado y el estriado o paralelo.

En la venación reticulada, frecuentemente en las dicotiledóneas, los haces vasculares de distintos tamaños forman por anastomosis, una red con los haces más pequeños que divergen de los más grandes. En las hojas con venación paralela, característica de las monocotiledóneas, los haces principales se dis-

ponen longitudinales, pero convergen entre sí en el ápice, o en ambos extremos del limbo foliar; las venas paralelas se hallan lateralmente intercomunicadas por pequeños haces que se disponen, a menudo, en forma de espiral.

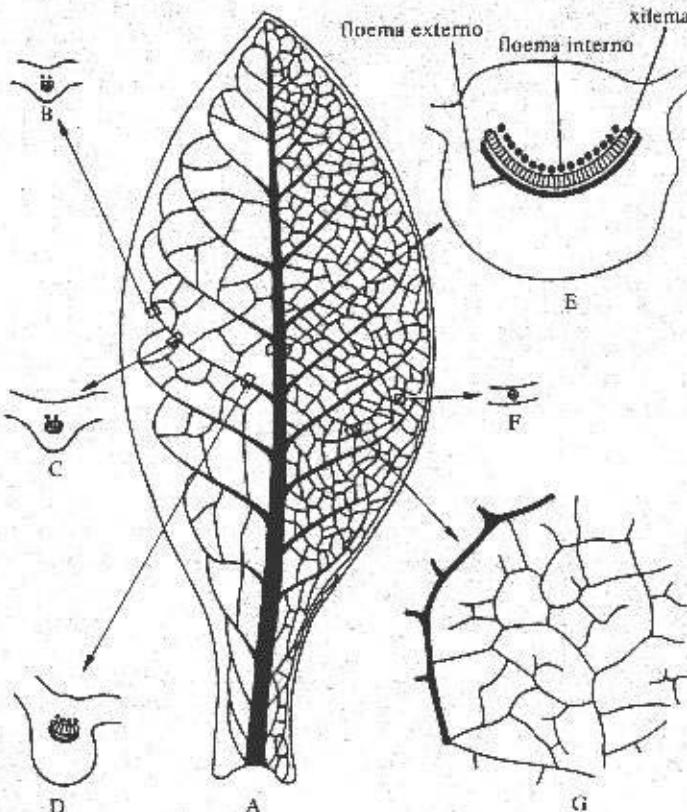
La composición histológica de los haces vasculares de tamaños distintos muestra diferencias cualitativas o cuantitativas (fig. 6.45). Los haces más grandes contienen xilema y floema en cantidad variable. Los haces colaterales que divergen del tallo y pasan a la hoja se disponen de forma que el xilema queda sobre el lado superior y el floema por el lado inferior. Si los haces son bicolaterales el floema superior se presenta también en las hojas, pero solo en las venas grandes (fig. 6.46).

La característica principal del sistema conductor de la hoja, cualquiera que sea su estructura, es la estrecha relación espacial entre los tejidos conductores y el mesófilo. Las mediciones llevadas a cabo en seis especies de dicotiledóneas (herbáceas, arbustivas y arborescentes) han demostrado que la longitud total de las venas tiene un promedio de 102 cm/cm² de limbo foliar.

Los grandes haces conductores de las hojas dicotiledóneas están rodeados por parénquima con pocos cloroplastos, mientras que los haces pequeños se hallan en el mesófilo. Sin embargo, estos pequeños haces no están en contacto con los espacios intercelulares, sino que comúnmente están incluidos dentro de una capa de parénquima compacto. La vaina del haz, la cual se extiende hasta la terminación del haz y envuelve por completo las traqueidas terminales (fig. 6.47). Las vainas de los haces suelen ser parenquimatosas, pero los haces pueden estar también incluidos en esclerénquima.

En algunas plantas como en la caña de azúcar y otras gramíneas tropicales, se presentan vainas en los haces con cloroplastos dimórficos. Estas plantas tienen mecanismos especiales que les permite la fijación del CO₂ en la fotosíntesis (Ciclo Hatch-Slack), y se conocen con el nombre de plantas C-4. Las plantas que presentan el dimorfismo cloroplástico tienen una alta eficiencia fotosintética y se plantea que ello constituye una adaptación a condiciones tropicales.

Las hojas varían considerablemente con respecto al desarrollo de tejidos mecánicos. Las hojas de las monocotiledóneas originan

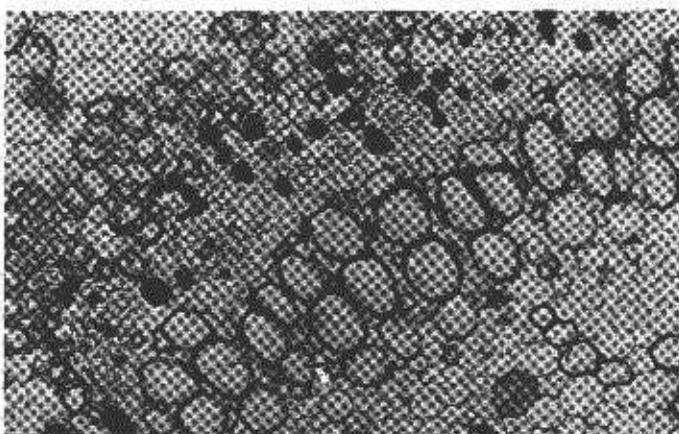


6.45 Venación en la hoja de tabaco (*Nicotiana tabacum*). A, esquema de una hoja madura con las distintas venas y el retículo vascular. B, C, D y F, secciones transversales de venas de distintos tamaños. G, sección ampliada mostrando las terminaciones libres de las venas.

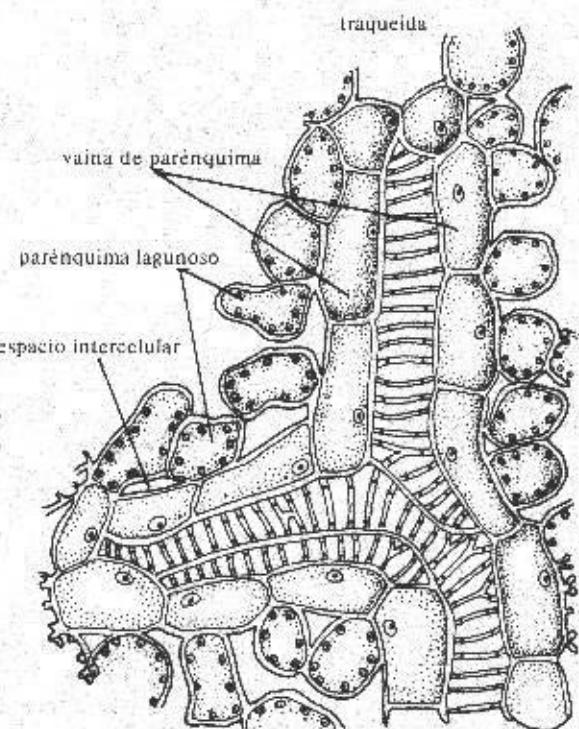
gran cantidad de esclerénquima en forma de fibras asociadas con los haces vasculares o en cordones separados. Las hojas de las dicotiledóneas forman colénquima por debajo de la epidermis donde están las grandes venas; otras veces tienen esclereidas en el mesófilo.

Las hojas pueden presentar muchas estructuras secretoras que también se hallan en

otras partes de la planta, como son los conductos resiníferos (pinos, compuestas y umbelíferas) y las bolsas lisigenas (en distintas especies de cítricos). Muchas hojas se caracterizan por la presencia de glándulas superficiales y gran variedad de tricomas glandulares como es el caso de las hojas de tabaco y geranio.



6.46 Sección transversal a través de una nervadura en una hoja de *Ficus* sp., donde se observan las fibras de esclerénquima, el xilema y el floema (X 225).

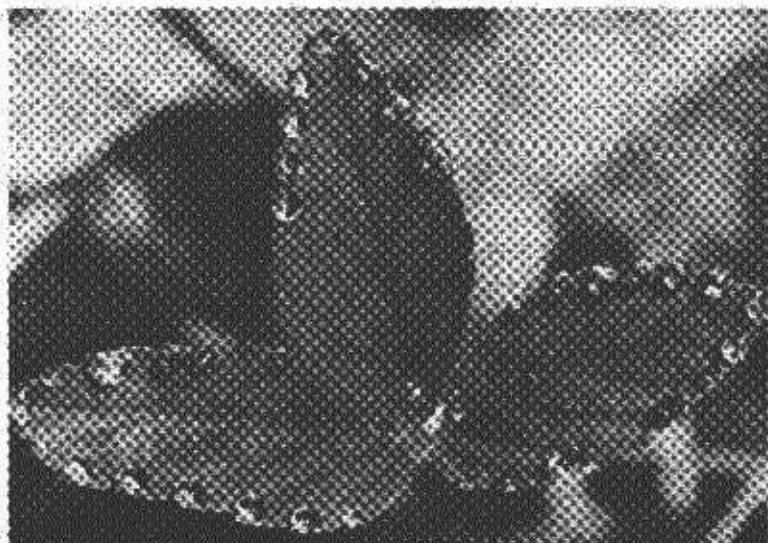


6.47 Terminación vascular de una hoja formada por traquéidas rodeadas de una vaina de parénquima.

En hojas de plantas herbáceas, que viven en la sombra, se presentan los hidatodos, que son estructuras especiales, a través de las cuales la hoja pierde agua líquida, proceso denominado gutación. El agua expelida en la gutación contiene sales disueltas, que pueden presentarse en tal cantidad que al evaporarse

el agua se acumulan sobre la superficie de la hoja y le causan daño (fig. 6.48).

Los tejidos del pecíolo son comparables a los tejidos primarios del tallo. Los haces del pecíolo pueden ser colaterales, bicolaterales y concentricos. Los pecíolos de las distintas plantas muestran considerable variedad en



6.48 Gutación en una hoja de fresa (*Fragaria*).

cuento a la distribución de los tejidos vasculares dentro del cuerpo del pecíolo.

Las hojas presentan una estrecha relación estructura-función. Tienen como función realizar la fotosíntesis, el intercambio de gases O_2 y CO_2 , y realizar el proceso transpiratorio o pérdida de agua en forma de vapor. Para ello se destacan en la hoja:

1. Una superficie externa relativamente grande.
2. Un amplio sistema de espacios aéreos.
3. Abundancia de cloroplastos en el parénquima del mesófilo.
4. Abundancia y especialización de los tejidos conductores. Estos tejidos son capaces de transportar a la hoja los productos necesarios en la síntesis y distribuir los productos que en ella se elaboran.
5. Estrecha relación espacial entre los tejidos fundamentales y vasculares.

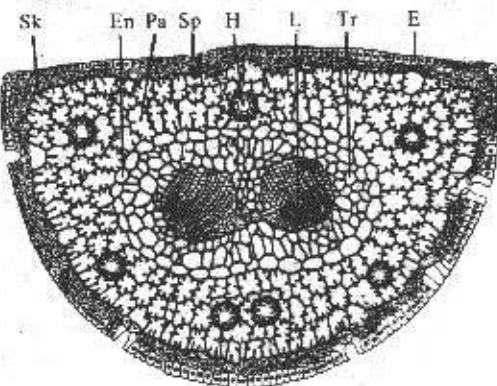
Estas características facilitan la exposición de los cloroplastos a la luz y favorecen el acceso del agua, sales minerales y gases (CO_2), a las células encargadas de la fotosíntesis; así como el control de la pérdida del vapor de agua, a través de los estomas (transpiración) lo cual contribuye a la translocación del agua y las sales minerales dentro de la planta y también, al enfriamiento de la hoja, después de estar expuesta a la acción directa de los rayos solares y llevar a cabo la fotosíntesis.

Hoja de las coníferas

Las hojas del pino (*Pinus sp.*) han sido las más estudiadas en detalle. Sirven para ilustrar características de xeromorfismo, debido a que presentan la menor área en el menor volumen, es decir, son de forma semicircular, triangular, o rara vez redondeada, y alargada, o en forma de agujas (fig. 6.49).

El centro de la aguja está constituido por uno o dos haces conductores rodeados por tejido vascular peculiar (tejido de transmisión) y una capa de células con membranas engrosadas denominadas endodermis (por fuera del mesófilo) hipodermis y epidermis.

La epidermis de la hoja del pino está muy cutinizada, con membranas tan gruesas que llenan casi toda la cavidad celular. Los estomas se encuentran sobre un lado o sobre toda la superficie, de acuerdo con las diferentes especies de coníferas.



6.49 Sección transversal de la hoja de *Pinus nigra*. E, epidermis; Sp, estoma; Sk, esclerénquima; Pa, parénquima clorofílico; H, conducto resinífero; En, endodermis; L, haz conductor colateral con xilema hacia la parte superior; Tr, tejido de relleno.

Las células fibrosas de la hipodermis también tienen paredes gruesas; la disposición del esclerénquima en la hipodermis varía considerablemente. En el pino, el mesófilo no se diferencia tanto en empalizada y lagoso. El mesófilo aparece atravesado por conductos resiníferos, con células secretoras de paredes delgadas, que a veces, comunican la hoja con el tallo. En otros casos quedan solos, como tubos a lo largo de la hoja. En la hoja de pino se presentan generalmente dos conductos laterales.

Los haces conductores poseen los elementos del xilema formado por traqueidas con engrosamientos helicoidales y traqueidas con punteaduras areoladas; el floema tiene células parenquimatosas que almacenan almidón y en otros casos sustancias albuminosas.

La endodermis presenta paredes engrosadas que, a veces, contienen almidón y sus membranas tangenciales suelen estar lignificadas.

Duración de las hojas

En casi todas las plantas leñosas, las hojas tienen una vida mucho más corta que los tallos que las han producido y, más temprano o más tarde, ocurre la caída de las hojas. Las cicatrices foliares que quedan sobre el tallo indican los puntos en que se insertaban.

Las plantas cuyas hojas vegetativas se conservan durante varios períodos de desarrollo vegetativo se denominan perennifolias, y de

hojas caedizas en las que las hojas solo son activas durante un solo periodo de desarrollo vegetativo.

Caida de las hojas

El constante fenómeno de desfoliación, caída o abscisión de la hoja, que afecta a la inmensa mayoría de las plantas, constituye un ejemplo de interés en el que se relacionan aspectos anatómicos y fisiológicos. El mecanismo de abscisión es complejo y conlleva la formación de una capa o zona de abscisión y de una capa de cicatrización (fig. 6.50).

En la zona de abscisión varias capas de células de la base del pecíolo sufren cambios químicos en sus paredes celulares. Los cambios se caracterizan por la hinchazón o hidratación de las paredes celulares, con abundante gelatinización de la lámina media y la pared primaria. Esta zona queda muy débil y como consecuencia de la acción mecánica del viento, la lluvia, etc., la hoja se cae.

Después que se cae la hoja, la capa de células del pecíolo que queda en contacto con el aire se transforma en la capa de cicatrización, las células se suberifican o lignifican, lo cual impide la pérdida de agua y la entrada de enfermedades a los tejidos de la planta.

El mecanismo de la abscisión foliar está controlado por las fitohormonas; el ácido indol-3-acético y el ácido abscisico. La retención en el árbol o la caída de la hoja estarán relacionados con la mayor concentración del ácido-3-indol acético o del ácido abscisico, respectivamente. También se plantea que el etileno actúa en este mecanismo.

Antes de la caída de las hojas, la planta extrae de estas todas las sustancias de utilidad y dejando solo aquellas que no le sirven. Además, hacia las hojas son transportadas las sustancias de desecho; por ejemplo, compuestos nitrogenados producto del metabolismo secundario, de ahí el cambio de coloración de las hojas antes de caerse.

Importancia económica de los órganos vegetativos de la planta

Los órganos vegetativos de la planta tienen numerosas e importantes aplicaciones desde

el punto de vista alimenticio, medicinal e industrial, entre otros. Veamos a continuación algunos ejemplos.

Las raíces tuberosas de la yuca, el boniato, la malanga, la zanahoria, el rábano y el nabo son utilizadas en la alimentación humana; al igual que los tubérculos de la papa o los espárragos y las hojas de lechuga, coles, acelga, perejil, apio, laurel y orégano, entre otros.

En la alimentación del ganado se utilizan los pastos, entre los que se encuentran la yerba de guinea, la pangola, la caña de azúcar, el maíz, el trébol y la alfalfa.

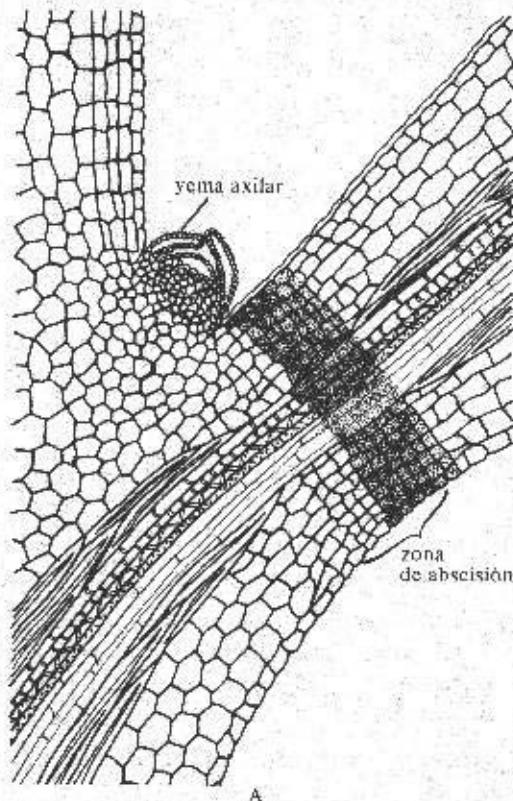
Muy importante es la utilidad de los órganos vegetativos desde el punto de vista medicinal, por la gran cantidad de compuestos activos del metabolismo secundario de distintos usos terapéuticos que se pueden extraer de ellos. Nuestra flora es rica en estos compuestos y su estudio constituye un enorme campo de trabajo para botánicos, bioquímicos y fisiólogos. De las plantas se extraen alcaloides, aceites, taninos, resinas y otros compuestos de amplia utilidad en la medicina.

De las raíces de la ipecacuana se obtiene emetina para combatir las amebas; de las de *Rauvolfia*, reserpina que disminuye la presión arterial; las de anamú y guizazo de caballo tienen un efecto diurético.

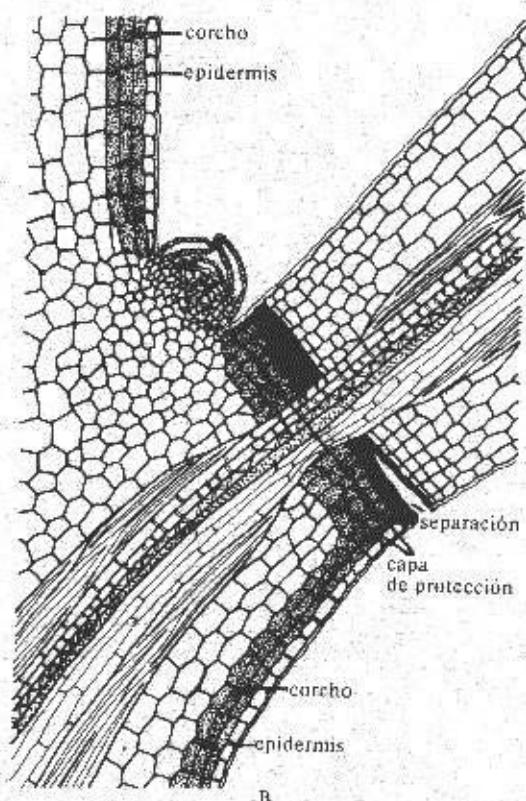
Numerosos son los casos de tallos de los cuales se extraen sustancias útiles. Por ejemplo, del alcanforero se obtiene el alcanfor; de la quina, la quinina; del sándalo, el aceite volátil del sándalo; del mangle rojo, los taninos, y del canelero, la canela, entre otros.

Abundantes son las hojas que se utilizan en la medicina popular (medicina verde) o como fuente de materia prima en la industria farmacéutica. Por ejemplo, el eucalipto es utilizado para las afecciones de las vías respiratorias; el apasote, como vermicifugo; la albahaca en las fricciones; la sábila para las afecciones hepáticas; la mejorana como antiespasmódico; el cordobán como medicamento antihemorrágico; el mate y el té, como estimulantes, y el tilo de jardín como sedante. Otras hojas como las de la coca, el opio y la marihuana contienen sustancias que se utilizan como drogas, la cocaína y la morfina.

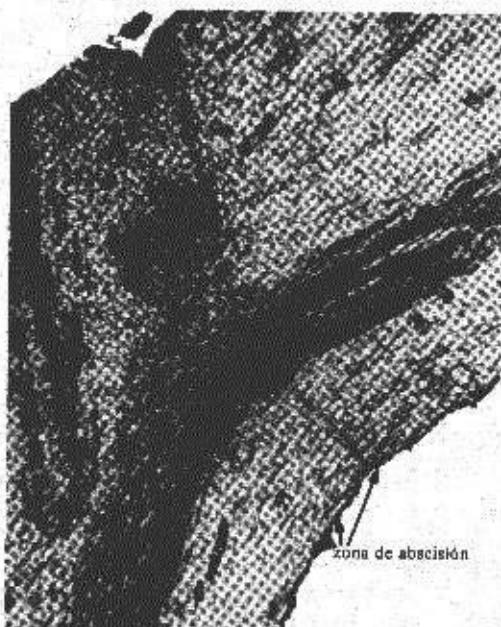
De uso industrial debemos citar en primer lugar por la importancia económica que tiene en nuestro país, el tallo de la caña de azú-



A



B



C



D

6.50. Abscisión foliar. A y C, formación de la zona de abscisión. B y D, separación de la zona de abscisión e inicio de la capa de cicatrización.

car, del que se extrae la sacarosa, además de numerosos derivados como ceras, celulosa, fibras, etc. En otros países, la sacarosa se extrae de las raíces tuberosas de la remolacha azucarera. Las resinas del caucho son importantes en la industria de las gomas. De un uso industrial son también los tallos de lino, yute, ramié; las hojas del tabaco, el henequén, y el sisal entre otras. Un caso particular es la obtención de aceites esenciales de los

citricos, que se utilizan en diversas aplicaciones industriales.

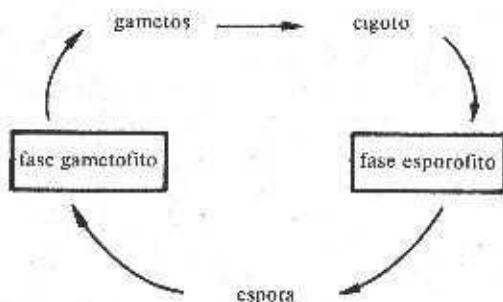
No debemos dejar de señalar la importancia de las plantas maderables. Nuestros bosques de maderas preciosas son ricos en plantas como caoba, cedro, ocuje, majagua, ébano, guayacán, pino, granadillo, ácana, jaimiquí y tantas otras especies valiosas que constituyen un renglón importante en la industria y la economía del país.

Capítulo 5

Aspectos generales de la reproducción en las plantas

La reproducción es un fenómeno peculiar de los seres vivos mediante la cual se garantiza la autoperpetuación y la dispersión de las especies. La reproducción se manifiesta en todos los vegetales.

En las plantas se presenta el fenómeno de la alternancia de generaciones, donde dos generaciones vegetales se dan origen reciprocamiente mediante el producto de sus fases. Se define por generación de un vegetal, la etapa de vida que se desarrolla a partir de un tipo de célula germinativa y que culmina o alcanza su pleno desarrollo al producir otro tipo de célula germinativa (fig. 7.1).



7.1 Alternancia de generaciones.

Como consecuencia de la alternancia de generaciones, con fases o generaciones bien definidas que se suceden de forma cíclica, se presentan distintos ciclos de vida en las plantas.

La reproducción en los vegetales podemos agruparla para su estudio en tres tipos: reproducción vegetativa, reproducción por esporas, y reproducción por gametos.

Reproducción vegetativa

La reproducción vegetativa se realiza mediante propágulos pluricelulares, que pueden ser a veces órganos complejos enteros. Tal es el caso de los hormogoniós, la bipartición, los propágulos, la gemación, los estolones, los rizomas, etcétera.

En las plantas inferiores unicelulares o filamentosas, la reproducción se limita en muchos casos a una simple bipartición del cuerpo, después de la cual cada mitad crece hasta adquirir otra vez el tamaño primitivo del organismo. En la pluripartición; por ejemplo, en las algas *Chlamydomonas* y *Chlorococcum*, el protoplasto, mediante varias divisiones sucesivas, da origen a un gran número de individuos hijos, y cuando se desgarra la cubierta que los contenía, salen todos simultáneamente al exterior y crecen hasta alcanzar el tamaño de sus progenitores. También en la gemación celular; por ejemplo, en la levadura *Saccharomyces*, los individuos hijos son al principio mucho menores que los padres, pero crecen pronto hasta igualar su tamaño.

El conjunto de todos los descendientes derivados por vía vegetativa, de un único individuo inicial, constituye un clon. Todos los individuos de un clon son iguales en sus caracteres hereditarios.

Hay organismos cenobiales, cuyas células, después de la división, quedan reunidas entre sí por una masa gelatinosa producida en común o por la pared celular originaria. Los cenobios se multiplican, cuando las condiciones son apropiadas, mediante fragmentación, en porciones menores; por ejemplo, en *Spirogyra* y *Oscillatoria*. En esta última son característicos los hormogoniós, grupos de células que por deslizamiento se separan y

dan lugar a nuevos filamentos. En casos de mayor diferenciación los puntos de ruptura pueden quedar determinados por células especiales denominadas heterocistes; por ejemplo, el género *Nostoc*.

También en algas marinas y de organización vegetativa más elevada y en los líquenes (*talo*) se presenta una multiplicación por simple fragmentación, como es el caso de las algas *Caulerpa*, *Fucus* y *Cladonia*.

La reproducción vegetativa se encuentra también en muchas plantas terrestres, desde los musgos hasta las plantas con flores. En la hepática *Marchantia*, sobre la parte superior de la planta, se presentan por lo regular unas estructuras de bordes dentados, los conceptáculos, dentro de las cuales se forman pequeños propágulos aplanados (fig. 7.2), que están constituidos por varios estratos de células, las cuales se forman por divisiones de algunas células superficiales y, al quedar libres, dan origen a una nueva planta.

En los helechos se producen propágulos en las raíces y en las hojas; por ejemplo, en *Asplenium viviparum*.

En las plantas con flores se presentan estructuras especializadas en la reproducción vegetativa, tal es el caso de los rizomas, los



7.3 Hoja de *Kalanchoe* con bulbullos.

tubérculos, los bulbos, los bulbullos, etc., o también pueden originarse propágulos en las hojas; por ejemplo, en hojas de *Kalanchoe* y *Bryophyllum* (fig. 7.3).

Reproducción por esporas

Las esporas son células aisladas, libres, que se forman a partir de estructuras internas o externas, protegidas por una cubierta resistente, formadas en momentos favorables o desfavorables de la vida del organismo; pueden proceder de un proceso sexual o asexual.

Hay esporas que deben su origen a procesos de mitosis normales y se denominan mitósporas, y, otras, a un proceso de división reductiva o meiosis, por lo cual en este caso su nombre es meiósporas.

La producción de esporas tiene un carácter endógeno; por ejemplo, en los esporangios, ascos, soros, etc., o exógeno; por ejemplo, los conidióforos y los basidios.

El hongo *Rhizopus stolonifer* forma un micelio blanco sobre el estiércol, el pan húmedo, etc. Una hifa se levanta de forma vertical del micelio y forma el esporangióforo, que termina en un esporangio esférico, en cuyo interior se producen las esporangiósporas.

Los ascos presentes en *Ascomycetes* son estructuras formadoras de esporas, su forma



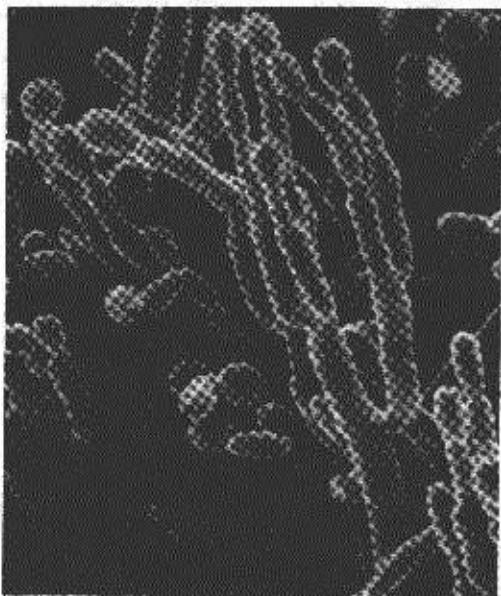
7.2 Conceptáculos de *Marchantia* con propagulos.

es alargada y en el interior se originan generalmente ocho esporas, las ascósporas (fig. 7.4).

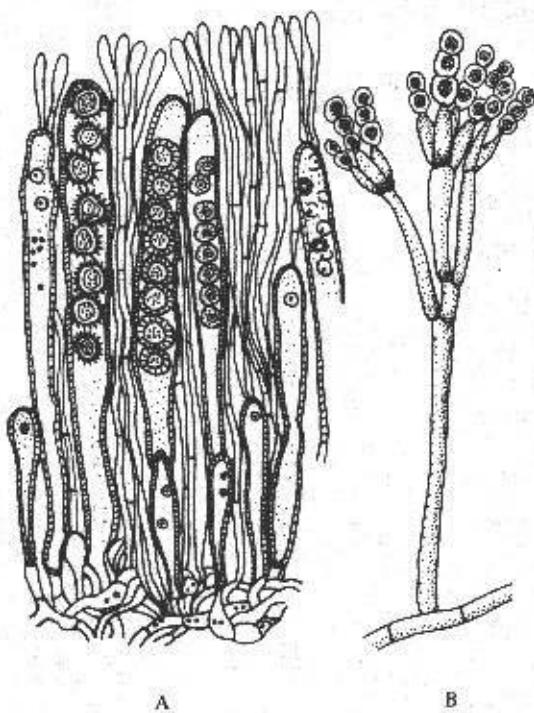
Dentro de las estructuras formadoras de esporas exógenas tenemos los basidios y conidióforos. Las conidiósporas o simplemente conidios se forman sobre conidióforos dispuestos densamente y que suelen presentar color verdeazulado (fig. 7.5). En *Aspergillus* los conidióforos hinchados en forma de globo presentan en su superficie células cortas, los esterigmas, donde se producen los conidios que se disponen en cadenas. En *Penicillium* los conidios se producen sobre conidióforos ramificados (fig. 7.4).

Los basidios producen generalmente cuatro esporas aisladas, las basidiósporas, formadas en su parte superior sobre unas prominencias cortas y delgadas, los esterigmas. Cuando alcanzan la madurez, las esporas se separan por estrangulación de los esterigmas (fig. 7.6).

Las esporas pueden presentar estructuras especializadas en la locomoción, o sea, cilios,



7.5 Foto al microscopio de relieve de conidióforos y conidios de *Penicillium digitatum* (X 3 500).



7.4 Estructuras formadoras de esporas. A, endógenas, ascos con ascósporas. B, exógenas, conidióforos con conidios.



7.6 Microfotografía electrónica al microscopio de relieve de un basidio con esterigmas y basidiósporas (X 1 000).

flagelos, etc., y reciben el nombre de zoósporas, o pueden ser inmóviles, aplanósporas, diseminadas por algún agente como el aire, el agua, etcétera.

En las plantas terrestres también se producen estructuras formadoras de esporas, las meiósporas haploides. Los grupos más primitivos como musgos, hepáticas y algunos helechos producen todas sus esporas iguales y se plantea que son organismos isospóricos.

En los musgos el desarrollo del cigoto produce un esporangio formado por un pedicelo y la cápsula (esporangio) en cuyo interior se producen las esporas (fig. 7.7).

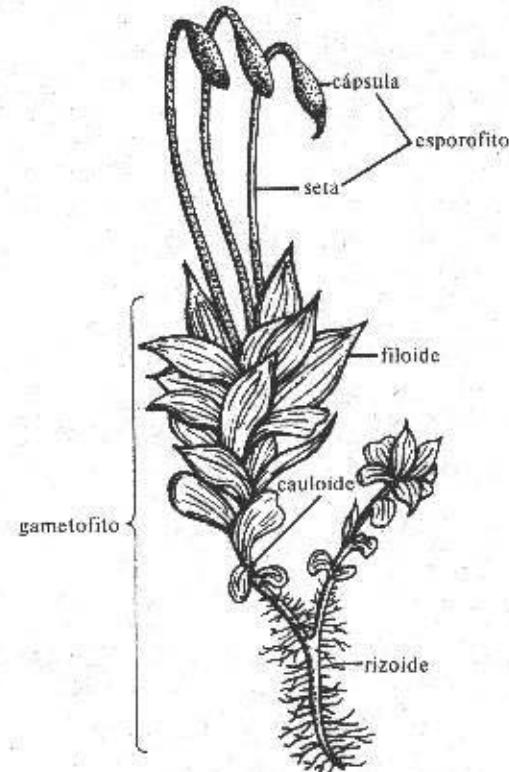
En los helechos se presentan en el envés de las hojas abundantes esporangios agrupados que forman los soros, y pueden estar protegidos por una estructura membranosa denominada indusio (fig. 7.8).

En los grupos más evolucionados de helechos y plantas superiores como coníferas, cicadas, plantas con flores, etc., se producen dos meiosporas haploides, formadas en microsporangios y macrosporangios respectivamente.

En las plantas terrestres la fase o generación productora de esporas se conoce con el nombre de esporofito. En el curso de la evolución de las plantas terrestres, el esporofito se ha ido desarrollando, y ha pasado de una condición totalmente dependiente de la generación formadora de gametos o gametofito, como en los musgos y hepáticas, a una dependencia inicial, como en los helechos, donde el esporofito vive a expensas del protalio (gametofito) durante las primeras etapas de desarrollo, hasta que forma sus raíces y hojas y comienza a fotosintetizar. En los grupos más evolucionados como helechos, pinos y plantas con flores, el esporofito es la planta; en estos casos se han ido desarrollando raíces, tallos y hojas que le han permitido al esporofito lograr una buena adaptación al ambiente terrestre.

Reproducción por gametos

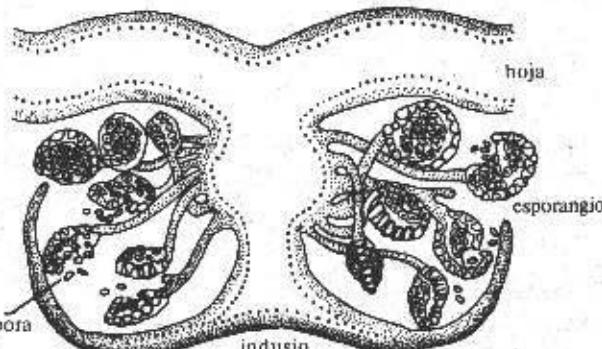
La reproducción por gametos es por células especializadas, los gametos haploides, que intervienen en la fecundación. La repro-



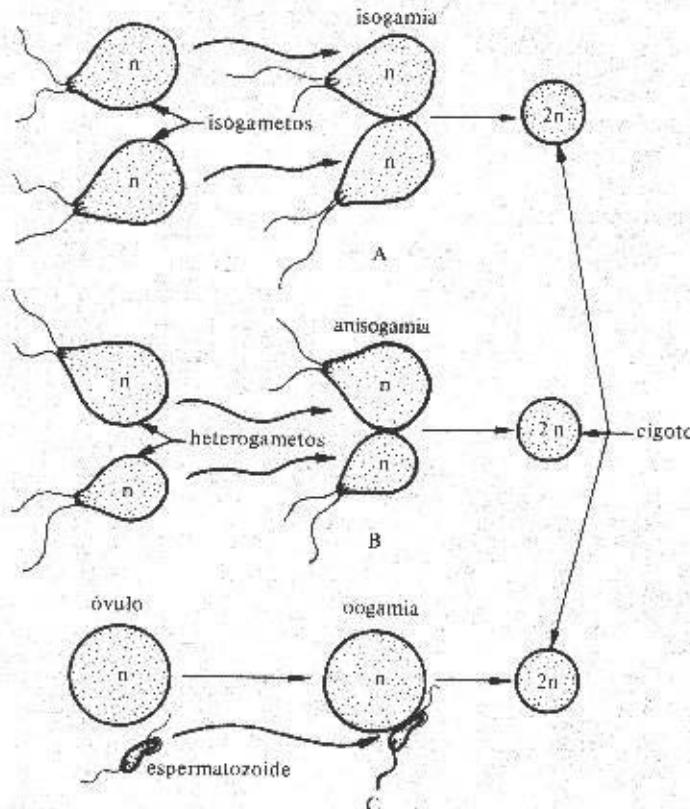
7.7 Planta de un musgo, *Mnium* sp. (gametofito) mostrando los esporofitos.

ducción por gametos puede ser por isogamia, anisogamia y oogamia (fig. 7.9).

En *Spirogyra*, *Rhizopus* y en muchas otras algas y hongos, la diferencia entre los sexos es difícil de determinar al igual que los gametos. Ocurre una forma de reproducción por gametos denominada isogamia, pues sus gametos tienen igual tamaño y movilidad.



7.8 Corte transversal de un soro de helecho.



7.9 Diferentes tipos de reproducción por gametos. A. isogamia. B. anisogamia. C. oogamia.

En otros casos se presentan gametos con igual movilidad, pero uno es claramente más pequeño que el otro, y a este tipo de reproducción se le denomina anisogamia. En ambos casos los términos masculino y femenino no son estrictamente aplicables.

Los sexos se reconocen en los casos de oogamia donde un gameto móvil y pequeño, masculino, (anterozoide, espermatozoide), se une a un gameto inmóvil, más grande, femenino, (ovocélula, oosfera). El resultado de la unión de los gametos, la fecundación, es la formación de una célula, el cigoto.

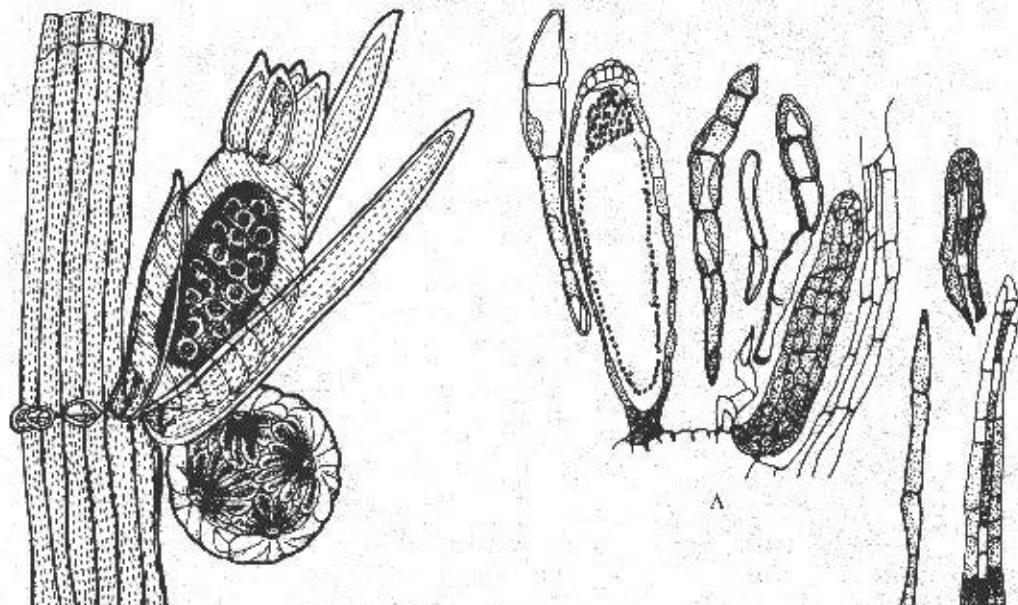
Veamos a continuación algunos ejemplos de estructuras formadoras de gametos en los vegetales.

En el alga *Chara*, los órganos reproductores se forman en los nudos de las ramas laterales. El órgano masculino denominado anteridióforo es esférico, de color rojo anaranjado, pedunculado, formado por ocho células o escudetes, en cuyo interior se encuentran los filamentos anteridiales, donde se producen los gametos masculinos o antero-

zoides (espermatozoides). Los órganos femeninos, *oogonios*, de color verdoso están formados por estructuras tubulares que envuelven a la ovocélula, que es el gameto femenino (fig. 7.10).

En las plantas terrestres se presenta la generación o fase gametofito, productora de los gametos haploides. Esta fase se origina a partir de las esporas producidas por la fase esporofito. A través de la evolución de las plantas terrestres la fase gametofito se ha ido especializando y reduciendo, mientras que en musgos y hepáticas el gametofito es la plantilla. En la evolución de las plantas superiores el gametofito se ha ido reduciendo y especializando, lo cual se aprecia al comparar el gametofito de los helechos con el de las plantas con flores.

En los briófitos (musgos y hepáticas) se presentan los arquegonios (gametangios femeninos), estructuras en forma de botella, provistas de una pared constituida por una capa de células sencillas, en la cual se diferencian dos partes llamadas vientre y cuello



7.10 Estructuras formadoras de gametos en carácceas (*Chara*) constituidas por rama lateral con anteridíoforo y oogonio con ovocélula.

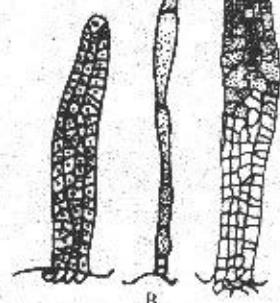
(fig. 7.11). La porción ventral encierra una célula central, grande, que se divide poco antes de la madurez y produce la ovocélula, gameto femenino. Los anteridios (gametangios masculinos) son estructuras globosas en cuyo interior se producen los anterozoides flagelados (espermatozooides). Para que ocurra la fecundación de la ovocélula es necesaria la presencia de agua; se produce un embrión diploide.

En la hepática *Marchantia*, los gametangios se disponen sobre ramas especiales; los anteridios y arquegonios se producen en gametofitos distintos, es decir, son dioicos (fig. 7.12). Las ramas masculinas rematan en un disco horizontal de borde lobulado en cuya cara superior se hallan hundidos los anteridios, cada uno de ellos dentro de una cavidad que se abre al exterior por medio de una abertura estrecha. En las ramas femeninas, los arquegonios se disponen en la zona basal de la estructura en forma de sombrilla, que tiene los lóbulos más marcados.

Los musgos pueden ser hermafroditas, monoicos o dioicos, según los anteridios y los arquegonios se encuentren juntos en la

A

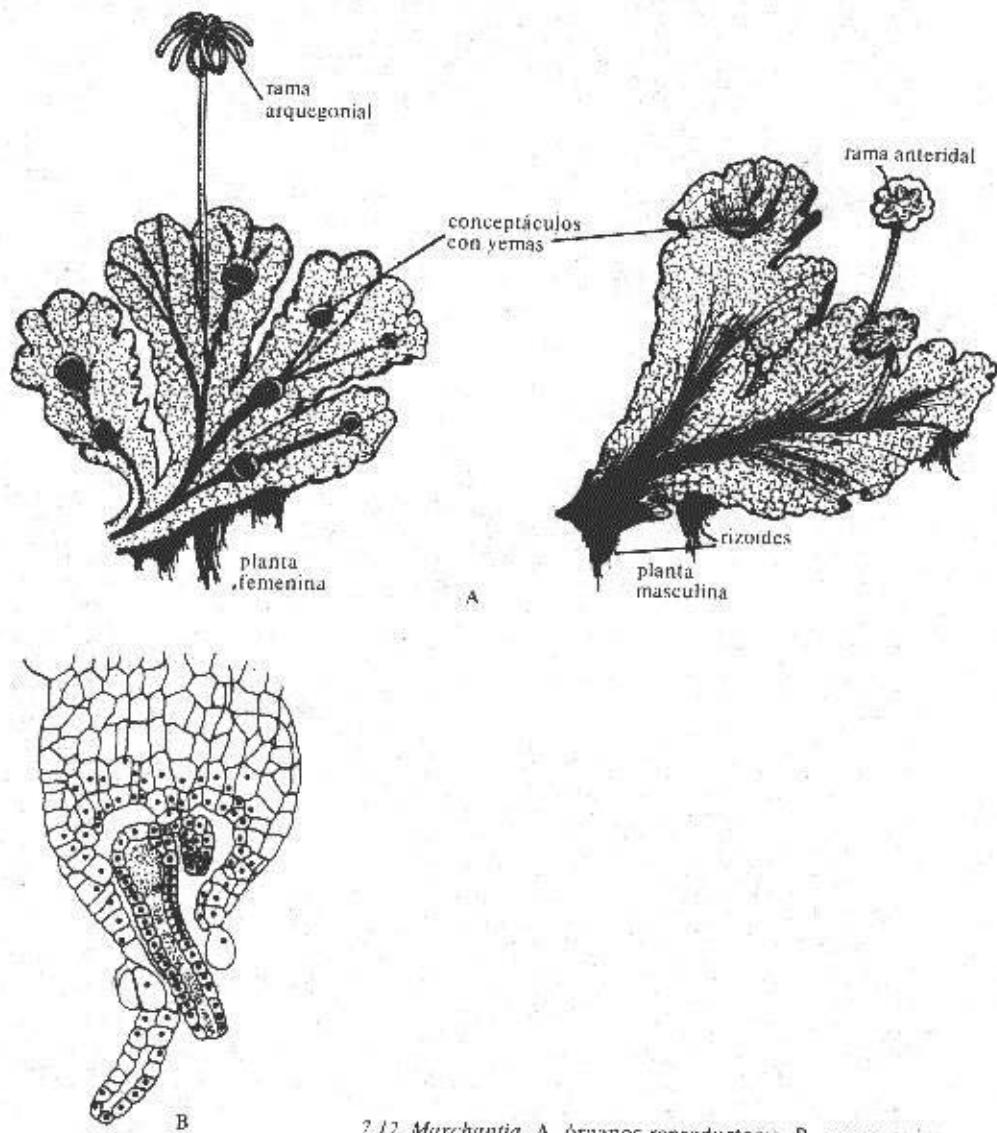
B



7.11 Estructuras formadoras de gametos en un musgo. A, anteridios. B, arquegonios.

misma rama, en ramas distintas de la misma planta o estén sobre individuos diferentes respectivamente. Entre los órganos sexuales es frecuente la presencia de cierto número de pelos pluricelulares (paráisisis). Los órganos sexuales de los musgos se disponen agrupados en el extremo de los ejes principales o de ramitas laterales cortas.

En los helechos el gametofito haploide se denomina *protozo*; suele vivir una semana nada más y alcanza a lo sumo algunos centímetros de diámetro (fig. 7.13). En el protozo se originan varios anteridios y arquegonios, los cuales se producen en la cara opuesta a la de incidencia de la luz, es decir, en la cara inferior, próxima al suelo húmedo. La fecun-



7.12 *Marchantia*. A, órganos reproductores. B, arquegónios.

dación solo es posible en presencia de agua y el cigoto vive a expensas del protalo en las primeras etapas de su desarrollo.

En las plantas superiores más evolucionadas; por ejemplo, pinos y plantas con flores que producen microsporas y macrosporas, se presenta una reducción de los gametofitos. El microgametofito (masculino) y el macrogametofito (femenino) están reducidos al tubo polínico y al saco embrionario respectivamente. La fecundación ocurre en un ambiente protoplasmático, donde no es necesaria el agua; los gametos masculinos, esper-

matozoides, están desprovistos de flagelos. El resultado de la fecundación es la semilla; el embrión tiene su propio alimento, endospermo, lo que le permitirá hacer vida independiente. La semilla contribuye a la dispersión de la especie.

En los pinos, la semilla se origina de una fecundación simple que da origen al embrión, mientras que el endospermo se origina a partir de los restos del gametofito femenino, por lo tanto el endospermo es haploide, y se forma una semilla protosperma. En las plantas con flores, ocurre doble fecundación.

una origina el embrión diploide y otra el endospermo triploide ($3n$), ambas partes de la semilla deuterosperma.

Ciclos de vida

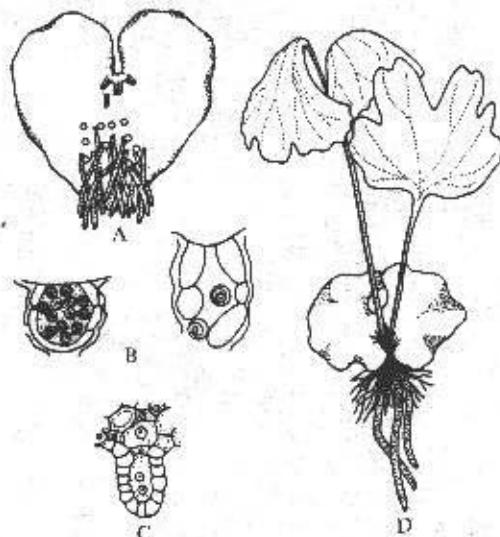
Los ciclos de vida en las plantas han sido clasificados por diferentes investigadores en tres tipos fundamentales: haplontico, diplontico, y haplodiplontico.

Ciclo haplontico

El ciclo haplontico está caracterizado por una meiosis cigótica y adultos haploides. Se presenta en algas verde-azules, algunas algas verdes (*Chlamydomonas* y *Spirogyra*), diatomeas, y en muchos hongos. Este ciclo es básico de organismos acaribioticos y protobioticos (fig. 7.14). Los adultos producen esporas haploides, por lo tanto son mitósporas haploides. Este ciclo es considerado como primitivo.

Ciclo diplontico

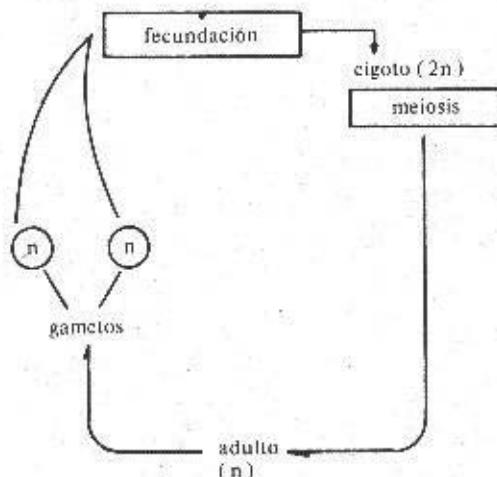
En el alga parda *Fucus* la meiosis se verifica durante la formación de los gametos, por lo cual ocurre una meiosis gametogénica (fig. 7.15). Los gametos haploides participan en la fecundación y, por consiguiente, el cigoto es diploide. Este cigoto da origen a un organismo diploide con estructuras formadoras de gametos, los gametangios, que son también



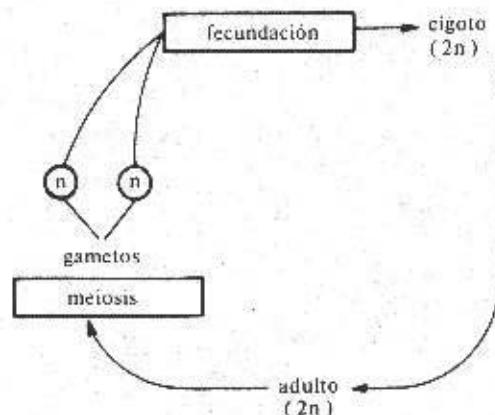
7.13 Estructuras formadoras de gametos en un helecho. A. protilo con anteridios y arquegonios. B. anteridios con anterozoides. C. arquegonio en desarrollo. D. protilo con esporofito que vive a expensas de este durante las primeras etapas de la vida.

diploides ($2n$) y la meiosis ocurre en el momento de formación de los gametos.

Los ciclos diplonticos son muy abundantes. Se encuentran en algunos grupos muy evolucionados de las algas verdes (*Acetabularia*) de las diatomeas y de las algas pardas (*Fucus*). Cuando estos organismos (adultos $2n$) producen esporas, serán mitósporas diploides.



7.14 Ciclo de vida haplontico.



7.15 Ciclo de vida diplontico.

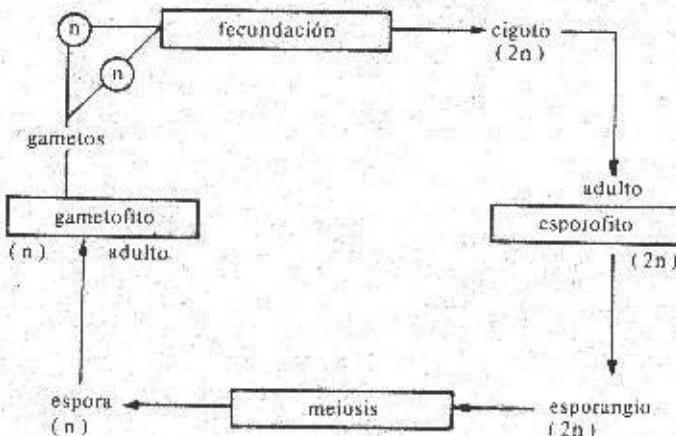
Ciclo haplodiplántico

En el ciclo haplodiplántico ocurren dos generaciones, cada una representada por un adulto separado (fig. 7.16).

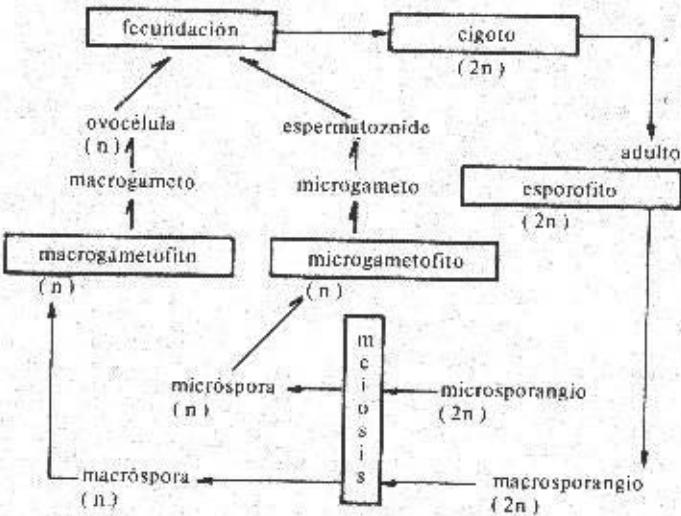
El cigoto origina un adulto diploide que producirá esporas; generación esporofítica y ocurre la meiosis, por lo cual esta fase produce meiosporas. La meiospora da origen a un adulto haploide, generación gametofítica que más tarde producirá los gametos.

El ciclo haplodiplántico está caracterizado por meiosis esporogénica y una alternancia de generaciones. Se presenta en algas verdes y pardas, algas rojas, muchos hongos y en las plantas terrestres.

Un fenómeno interesante se presenta en las plantas terrestres con la producción de las meiosporas; por ejemplo, en los musgos, las hepáticas y la mayor parte de los helechos, todas las meiosporas producidas poseen características estructurales similares, por lo cual se plantea que estas plantas son isospóricas (fig. 7.16). Sin embargo, en *Selaginella* (*Lycophyta*), en helechos acuáticos (*Salvinia*), en las coníferas, cicadáceas y en las plantas con flores, se producen dos tipos de esporas morfológicamente diferentes, las microsporas (masculinas) y las macrosporas (femeninas). Estas plantas son, por lo tanto, heterospóricas (figura 7.17).



7.16 Ciclo de vida haplodiplántico isospórico.



7.17 Ciclo de vida haplodiplántico heterospórico.

Reproducción de las plantas con flores

Dentro de las llamadas plantas superiores, productoras de semillas, el grupo más evolucionado presenta la flor como estructura especializada en la reproducción sexual y producción de la semilla.

Cuando una planta va a florecer ocurren cambios bioquímicos y fisiológicos que conllevan la transformación de los ápices y yemas vegetativas en yemas florales. Los factores ecológicos, principalmente la luz y la duración del día, juegan un papel esencial en todo el proceso de inducción floral.

La flor es el conjunto de hojas modificadas divididas en dos grandes grupos: las hojas protectoras o envolturas florales (sépalos y pétalos) y las estructuras reproductoras, formadoras de esporas (estambres y carpelos). Estas hojas modificadas formarán las partes

típicas de una flor: cáliz, corola, androceo y gineceo, respectivamente.

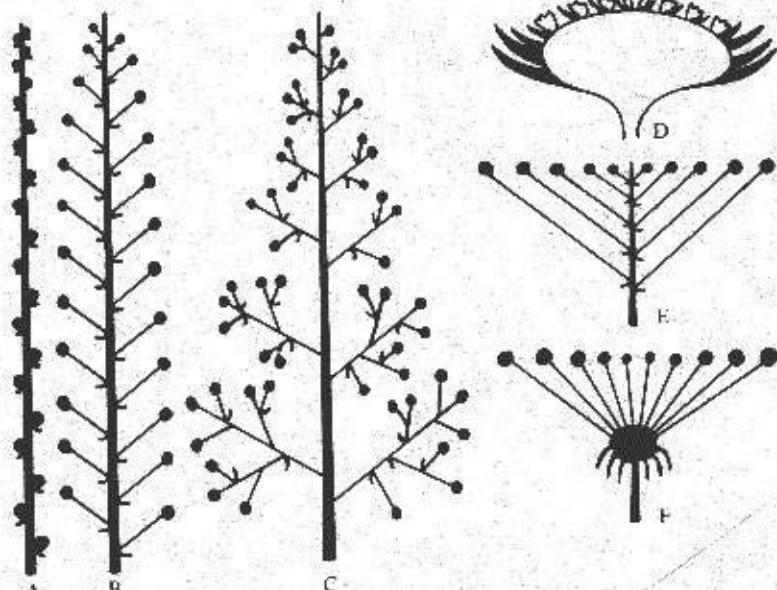
Tipos de inflorescencias

En las plantas, las flores pueden presentarse libres o agrupadas en inflorescencias. Las inflorescencias pueden agruparse en racemosas, címosas, etcétera.

Inflorescencias racemosas

Todos los ápices de las inflorescencias racemosas terminan en flores, y con ellas concluye el crecimiento de la inflorescencia (fig. 8.1):

Racimo. Flores pedunculadas a lo largo de un eje floral terminado en una flor; por ejemplo, en *Tryallis glauca*.



8.1 Inflorescencias racemosas. A, espiga. B, racimo. C, panoja. D, capítulo. E, corimbo. F, umbela.

Cormo. Los pedunculos florales tienden a alcanzar un mismo nivel; por ejemplo, en el flamboyant (*Delonix regia*).

Umbela. Los pedunculos parten de un mismo punto; por ejemplo, en el geranio (*Pelargonium*).

Capítulo. Flores sentadas sobre un eje ensanchado, en algunos casos, con brácteas en el borde; por ejemplo en el girasol (*Helianthus annus*).

Espiga. Flores sentadas sobre un eje; por ejemplo, las espigas de las gramíneas.

Espádice. Flores sentadas sobre un eje carnoso y con una bráctea que protege toda la inflorescencia, como en las malangas (*Anthurium*, *Philodendron*).

Aumento. Flores sentadas sobre un eje flexible, colgantes, a veces desnudas, unisexuales, como se presenta en la acalifa (*Acalypha*).

Inflorescencias cimosas

Las inflorescencias cimosas suelen agotar su meristemo apical, terminan en una flor y dan lugar a ramitas laterales secundarias, terciarias, hasta agotarse todos los meristemos laterales; por ejemplo, cima escorpioide y cima helicoidal.

En la cima escorpioide las flores se ubican sobre ejes desarrollados de un solo lado, por lo cual están arrolladas sobre si misma.

En la cima helicoidal las flores se encuentran sobre ejes que alternan a cada lado, de forma helicoidal.

Otros tipos de inflorescencias

También pueden presentarse otros tipos de inflorescencias:

Panicula. Racimo compuesto que desarrolla racimos laterales, como en la caña de azúcar, *Saccharum officinarum*.

Sícono. Receptáculo convexo con una abertura y en su interior las flores, como en las moráceas (*Ficus*).

Ciatio. Compuesta por flores masculinas con un solo estambre y una flor femenina, única y central, largamente pedunculada, rodeadas por brácteas de vivos colores, característica de las euforbiáceas.

Aspectos generales de la morfología floral

La morfología floral es de gran importancia en los estudios de taxonomía y sistemática.

ca de las plantas con flores (subdivisión *Magnoliophytina*). Veamos algunos aspectos importantes que es necesario tener bien claros.

Tipos de flores

Pueden presentarse distintos tipos de flores según sus partes:

Flor apétala. Carece de corola.

Flor desnuda. Carece de cáliz.

Flor unisexual. Flor con un solo sexo.

Flor hermafrodita. Flor con los dos sexos.

Flor completa. Flor con cáliz, corola, androceo y gineceo.

Flor incompleta. Falta una de las cuatro partes generales de la flor.

Simetría

Atendiendo a su simetría los flores pueden ser:

Actinomorfas. Flores regulares, radiadas, con varios planos de simetría.

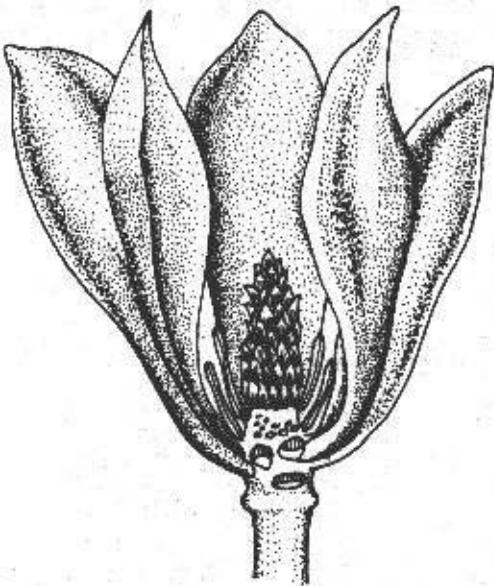
Zigomorfas. Flores irregulares, asimétricas, con simetría bilateral o dorsiventral.

Disposición de las piezas florales

La disposición de las piezas florales puede ser helicoidal, como en las flores de *Magnolia* (fig. 8.2), donde el receptáculo o eje floral es normalmente grande y constituye un carácter de primitivismo; en las flores más evolucionadas, las piezas florales se disponen en posición verticilada o ciclica; por ejemplo, en la rosa (*Rosa centifolia*), el marpacífico, (*Hibiscus rosa sinensis*), etc. En casos intermedios, hay flores hemiciclicas, donde no todas las piezas florales están dispuestas helicoidalmente, pues algunas están en forma ciclica.

Estudio de la envoltura floral

Las angiospermas poseen una envoltura floral, el *perianto* (cáliz y corola) el cual protege a las estructuras formadoras de esporas. El perianto está en estrecha relación con la polinización por animales, pues además de proteger las estructuras reproductoras de la flor durante el estado de capullo, en la floración las piezas del perianto, grandes, con colores vistosos y fuertes olores, atraen a los animales polinizadores.



8.2 Flor de *Magnolia*.

El perianto puede presentarse de diferentes formas:

Homoclámito. Formado por piezas iguales entre si, coloreadas o no, llamadas tépalos. En este caso también recibe el nombre de *perigonio*; por ejemplo, *Magnolia*, *Tulipa*, etcétera.

Heteroclámito. Formado por un solo verticilo de hojas, como ocurre en *Beta*, *Urtica*, etcétera.

Apoclámito. Flores que presentan el perianto atrofiado; por ejemplo, las flores de *Anthurium*.

Cuando la flor comienza a abrirse (anthesis) o si está abierta, puede observarse que las diversas piezas del perianto no se superponen unas sobre otras, sino que permanecen más o menos separadas, sin cubrirse mutuamente. Esta forma de disposición de los sépalos y pétalos en el capullo floral recibe el nombre de *prefloración*.

Las hojas modificadas que forman el perianto (sépalos y pétalos) se conocen en general con el nombre de antófilos, al igual que las piezas semejantes no diferenciables (tépalos). Los antófilos son a menudo secundados en su acción protectora de la flor por las brácteas o hipsófilos, hojas más o menos modificadas que acompañan a las flores o a

las inflorescencias. Los antófilos están desprovistos de yemas axilares.

Cáliz

El cáliz está formado por un número variable de sépalos de color verdoso con forma y tamaño variables, que pueden estar libres (dialisépalo) o soldados, concrescentes, total o parcialmente (gamosépalo).

Cuando el cáliz es concrescente (gamosépalo), los sépalos forman un tubo más o menos alargado, que se abre en la llamada garganta. Los sépalos concrescentes pueden separarse en su porción superior y terminar lisos, con dientes, laciniado, etc. Para determinar si un cáliz es gamosépalo hay que examinar su parte inferior, donde los sépalos pueden estar soldados entre sí, mientras la parte distal puede tenerlos más o menos separados.

En el cáliz dialisépalo, los sépalos son libres, y en el cáliz gamosépalo, los extremos libres de los sépalos pueden tener forma y contorno diversos.

La morfología del cáliz es muy variable: cilíndricos, acampanados, cupuliformes, etc. La consistencia también varía, generalmente herbáceo, puede ser glabro o presentar pelos u otros apéndices.

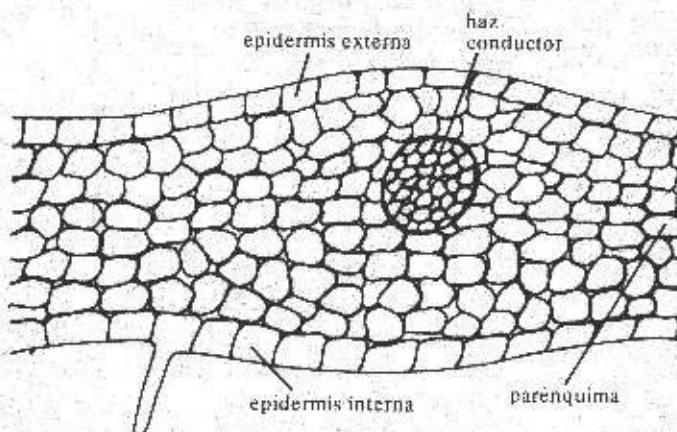
La duración del cáliz es muy variada: cañudo,cae antes de la anthesis; deciduo,cae junto con la corola, y persistente, permanece después de la fecundación.

En algunas especies se pueden presentar otras hojitas que están situadas inmediatamente debajo del cáliz, y en su conjunto reciben el nombre de calículo o calicillo; por ejemplo, en las flores de la familia *Malvaceae*: *Malva*, *Hibiscus*, *Althaea*, etcétera.

Al analizar la estructura interna de un sépalo podemos apreciar que es muy semejante a la de las hojas verdes (fig. 8.3). En los sépalos de tipo foliáceo, verdosos, se presenta una epidermis con estomas (superior e inferior), parénquima clorofílico de células redondeadas o poliédricas y haces conductores con xilema hacia dentro, (haz) y floema hacia fuera (envés). La epidermis puede ser, además, papilosa o glandular.

Corola

La corola es la parte o verticilo interno del perianto, constituido por pétalos, generalmente de colores vistosos.



8.3 Corte transversal de un sépalo de *Ranunculus acer*.

Cuando los pétalos están separados hasta su base la corola es dialipétala. Por el contrario, si los pétalos están soldados entre sí, en una zona más o menos larga de su parte inferior, la corola es gamopétala. El número de pétalos puede ser variable, en general se plantea que es de cinco o múltiplo de cinco en las dicotiledóneas y tres o múltiplo de tres en las monocotiledóneas.

En un pétalo aislado se distinguen una uña que se inserta en el receptáculo y el limbo o lámina, que es la parte ensanchada y puede tener su contorno entero, dentado, partido, hendido, etcétera.

Tanto las corolas gamopétalas como las dialipétalas pueden ser simétricas y se presentan de distintas formas y tamaños.

La duración de la corola es bastante limitada, generalmente se marchita y cae después de la fecundación.

La estructura anatómica de los pétalos

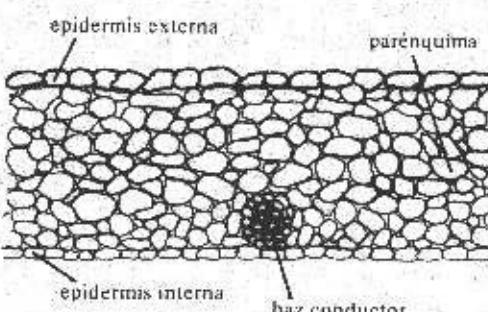
(fig. 8.4) es parecida a la de los sépalos: la epidermis (haz y envés) con estomas y papillas en algunos casos; parénquima de células redondeadas o poliedrinas, generalmente sin cloropastos; haces conductores reducidos, con xilema hacia dentro y floema hacia fuera.

En los tejidos de los pétalos se producen sustancias olorosas de naturaleza química muy diversa, que producen olores característicos en las flores:

1. Compuestos indoloides, que producen olor a carne o proteínas en estado de putrefacción; por ejemplo, *Aristolochia*, *Huernia*, etcétera.
2. Compuestos derivados de las aminas, del ácido benzoico o de alcoholes, ácidos y ésteres grasos.
3. Compuestos derivados terpénicos, con aceites esenciales; por ejemplo, *Citrus*, *Gardenia*, etcétera.

Estas sustancias pueden segregarse en la superficie superior, en la inferior, o en ambas a la vez, en estructuras del tejido secretor.

El color de la corola resulta de cromoplasmas con carotenoides (xantofila y caroteno) que dan los colores rojo, naranja o amarillo, o procede de los pigmentos antociánicos (flavonoides) disueltos en el jugo celular o en las vacuolas, que originan colores rojo, púrpura, azul o violáceo. El color puede presentarse en la epidermis o también en las capas más internas. Tanto el color, el tamaño, como la forma de la corola tienen gran importancia en la polinización.



8.4 Corte transversal de un pétalo de *Ranunculus acer*.

Estudio de las estructuras reproductoras de la flor

Las estructuras reproductoras de la flor son el androceo y el gineceo.

Androceo

El androceo es el conjunto de los estambres constituidos por filamentos y anteras. Los estambres pueden presentar distintas características; a continuación estudiaremos algunos aspectos morfológicos.

Atendiendo a su número, los estambres pueden ser: definidos, se presentan de 1 a 19, o indefinidos cuando hay 20 o más.

Los estambres pueden encontrarse libres en las flores, (*Rosa sp.*) o pueden establecer conexiones entre si por el filamento o por la antera, o entre ellos y el gineceo. Los estambres pueden ser:

Monadelfos. Soldados por los filamentos en un solo haz, como en la majagua (*Hibiscus elatus*).

Diadelfos. Soldados por los filamentos en dos haces.

Sinanteros. Soldados por las anteras.

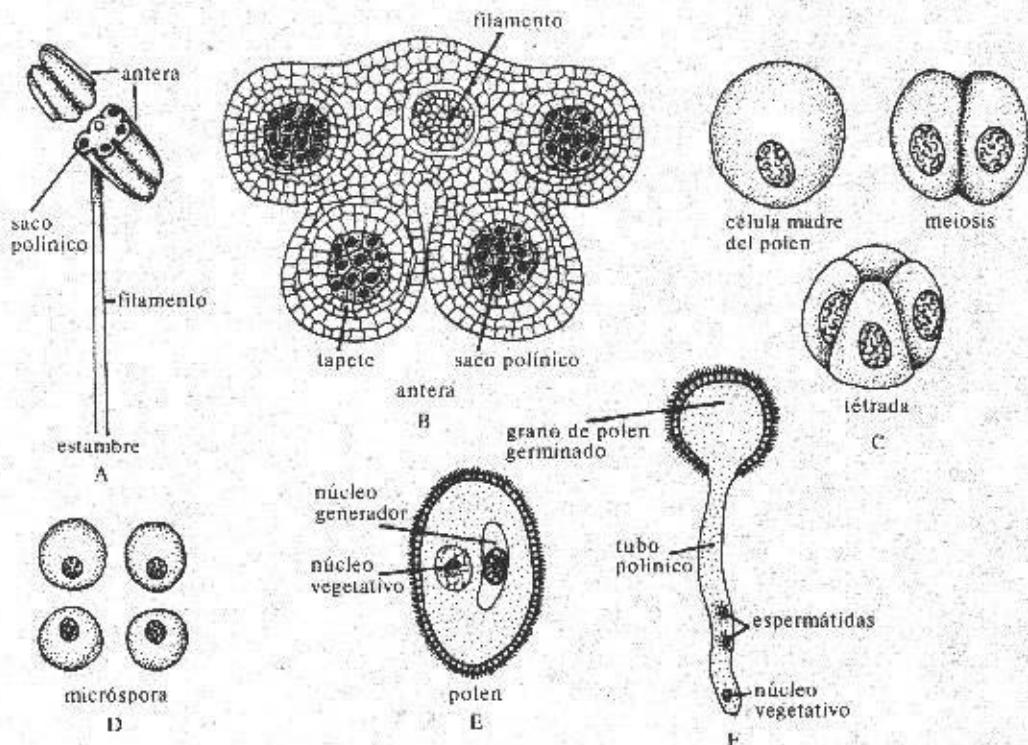
Ginandros. Soldados con el gineceo.

Los estambres pueden disponerse de forma helicoidal o ciclica.

La disposición helicoidal de los estambres es una característica de primitivismo en las flores, y la forma verticilada o ciclica en las flores es más evolucionada.

El estambre típico de las flores consta de una zona alargada, el filamento, y una región superior ensanchada, la antera, constituida por una porción estéril intermedia (conectivo) y dos tecas, cada una de ellas con dos sacos polínicos concrescentes entre si (fig. 8.5). En su conjunto el estambre se corresponde a un microsporofilo con cuatro microsporangios (sacos polínicos).

Cada saco polínico funcionará como un esporangio donde se producirán los granos de polén (micrósporas), a consecuencia de un proceso meiótico (meiosporas). En el in-

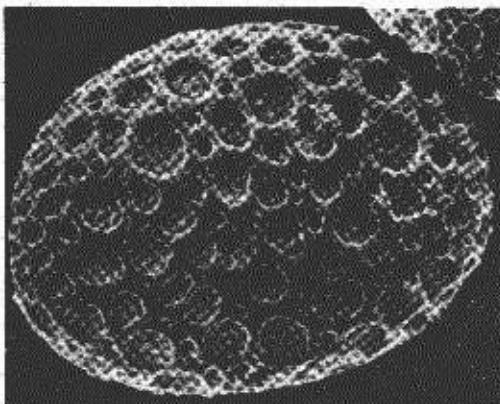


8.5 Estructura de una antera y formación del grano de polén. A, estambre. B, sección transversal de una antera. C y D, formación de las micrósporas. E, estructura del grano de polén. F, germinación del grano de polén y formación del tubo polínico.

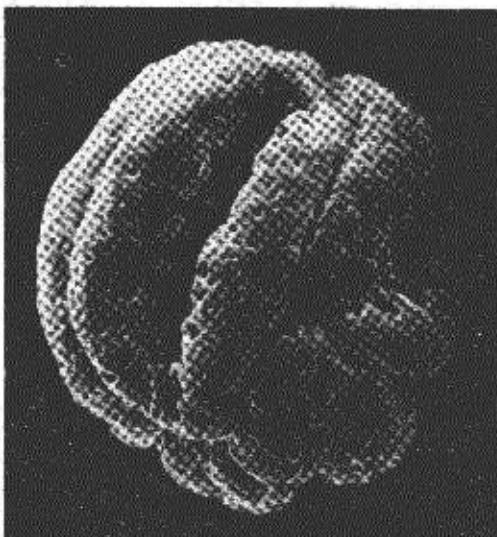
terior de cada saco polínico hay una porción central de tejido fértil donde pronto se diferencian las células madres del polen, que por su proceso meiótico forman grupos de cuatro células haploides llamadas tétradas, las cuales se disgregarán con la madurez de sus células, que se convertirán en granos de polen caracterizados por una gruesa pared exterior.

Los granos de polen presentan un gran número de caracteres en su forma, estructura de la pared externa, etc., que los hacen muy útiles en los estudios taxonómicos y sistemáticos de los vegetales (fig. 8.6).

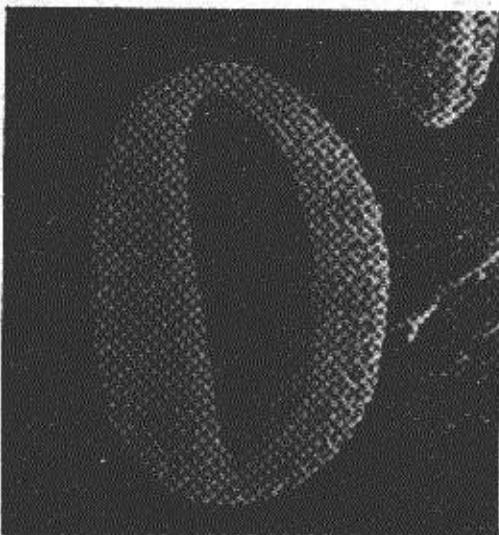
En la estructura del grano de polen se presenta una cubierta externa, la exina, y una cubierta interna, la intina. La exina presenta



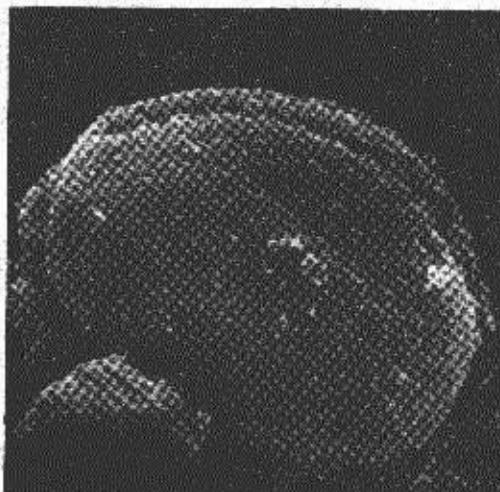
A



B



C



D

8.6 Microfotografía al microscopio electrónico de barrido de granos de polen. A, polen colgado con exina reticulada de *Agave underwoodii*. B, tétrada decusada con polen colgado de *Furcraea macrophylla*. C, polen monocolgado con exina reticulada de *Agave tubulata*. D, polen colgado con exina perforada de *Polianthes tuberosa* (cortesía de A. Álvarez).

un estrato basal compacto y uno superior muy rico en ornamentaciones exteriores que se utilizan en los estudios palinológicos.

En el interior del grano de polen se encuentran dos células, una grande o célula vegetativa, que ocupa prácticamente todo el grano, y una basal, que contiene el núcleo generativo. El núcleo vegetativo formará el tubo polínico y en este se divide el núcleo generativo en dos núcleos espermáticos, los cuales avanzan detrás del núcleo vegetativo, a medida que el tubo polínico penetra en los tejidos del estigma y del estilo del gineceo (fig. 8.7).

El núcleo generativo y la célula o núcleo vegetativo constituyen el gametofito masculino (microgametofito), originados a partir de la espora haploide (micróspora).

Gineceo

El gineceo, que está formado por carpelos, se compone de ovario, estilo y estigma. Los carpelos constituyen hojas que protegen a los rudimentos seminales contra la desecación y el ataque de los insectos. Debe señalarse que los gineceos se diferencian por la disposición de los carpelos, la placentación y la morfología de los rudimentos seminales.

Según el número de carpelos que forman el ovario, este puede ser: monocarpelar (1), bicarpelar (2), o policarpelar (3 o más).

Según la soldadura de los carpelos el ovario puede ser:

Apocárpico. Carpelos soldados independientemente, formando un gineceo con muchos

ovarios. Es un carácter primitivo y se presenta en *Magnolia*, *Annona*, etcétera.

Sincárpico. Carpelos soldados formando un gineceo con un ovario con tantas cavidades como carpelos posea; por ejemplo en *Hibiscus* sp.

Paracárpico. Carpelos soldados por el borde formando un gineceo con un ovario con una sola cavidad; por ejemplo, en la fruta bomba, *Carica papaya*.

Por su inserción y su relación con las demás estructuras florales (fig. 8.8), el ovario puede ser:

Supero. Está por encima de las demás estructuras florales (flor hipógina).

Medio. Está a la misma altura de las demás estructuras florales (flor perigina).

Infero. Está por debajo de las demás estructuras florales (flor epigina).

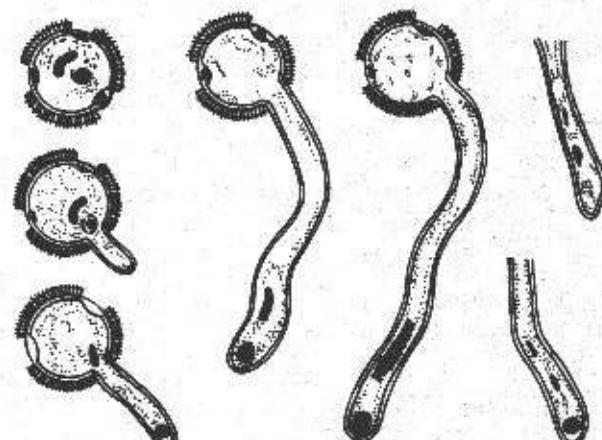
Según el número de cavidades del ovario este puede ser monolocular (1), bilocular (2) y policlocular (3 o más).

La placentación (fig. 8.9) es la disposición de los rudimentos seminales en el interior del ovario y puede ser:

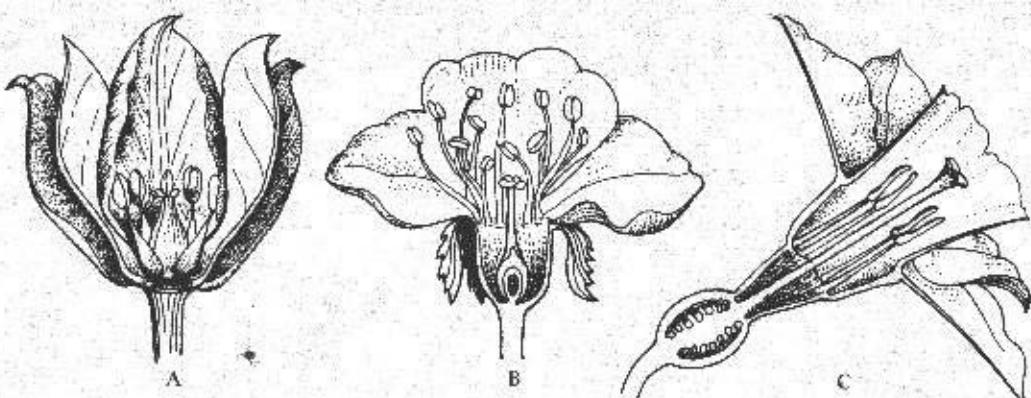
Central. Las placetas se reúnen en el centro del ovario de una sola cavidad, formando una gruesa columna.

Parietal. Los rudimentos seminales se insertan en las paredes laterales del ovario, a lo largo de las líneas de sutura de los carpelos.

Axilar. Los rudimentos seminales se implantan en el ángulo interno de las cavidades de un ovario en el que cada carpelo forma un lóculo o cavidad distinta.



8.7 Formación del tubo polínico y de los núcleos espermáticos.



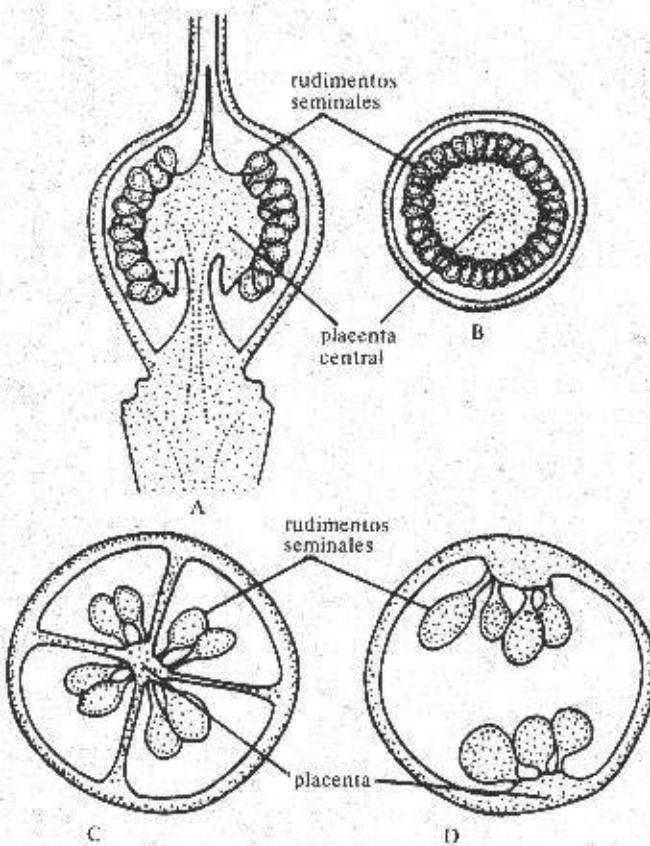
8.8 Relaciones entre el ovario y las demás partes florales. A, flor hipogina, ovario superior (*Tulipa* sp.). B, flor perigina, ovario medio (*Prunus* sp.). C, flor epigina, ovario inferior (*Narcissus* sp.).

La reducción del número de carpelos, así como su disposición ciclica o verticillada constituyen aspectos evolutivos de avance en las flores.

El estigma y el estilo posibilitan el paso del tubo polínico hasta los rudimentos seminales

que se encuentran en el interior del ovario.

Los rudimentos seminales se insertan en las paredes del ovario mediante la placenta, que es un tejido especial del ovario, donde se inserta un haz de tejido conductor, el funículo. El rudimento seminal está formado por



8.9 Tipos de placentación. A y B, central. C, apical. D, parietal

dos tegumentos, la primina y la secundina, que envuelven un tejido central o nucela. Los tegumentos dejan una abertura apical, el micrópilo (fig. 8.10).

La nucela funciona como el macrosporangio; una de sus células se transforma en la célula madre del saco embrionario, que sufre un proceso meiótico, y se forman cuatro células haploides. Tres de estas células se reabsorben y la otra se divide varias veces y forma ocho núcleos, que ocupan una posición determinada en la célula que se polariza. En el polo cerca del micrópilo se sitúan dos células sinérgidas; en el polo opuesto, tres células antípodas y en el centro la ovocélula y dos núcleos polares (fig. 8.11). Esta estructura en su conjunto recibe el nombre de saco embrionario y constituye el gametofito femenino (macrogametofito) cuyo macrogameto es la ovocélula.

Aspectos evolutivos en la estructura floral

Como aspectos evolutivos de avance en las flores pueden considerarse los siguientes:

1. Disposición verticilada o cíclica de la flor.
2. Número reducido y definido de piezas florales.
3. Diferenciación del perianto, es decir, el cáliz y la corola son diferentes.
4. Concrecencia de las estructuras florales con respecto a las estructuras sin soldar.
5. Flores epíginas o periginas, o sea, las flores de ovario infero o medio son más evolucionadas que las de ovario supero (flor hipogina).

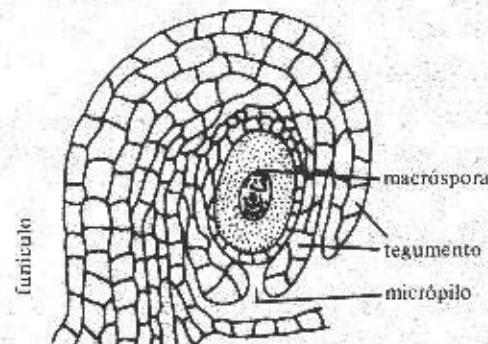
6. Flores zigomórficas, irregulares o con simetría bilateral con respecto a la simetría radial o flores regulares.

En muchas familias de plantas las flores pueden ser muy avanzadas en algunos aspectos y primitivas en otros, por lo tanto es necesario que los aspectos florales se analicen de forma integral.

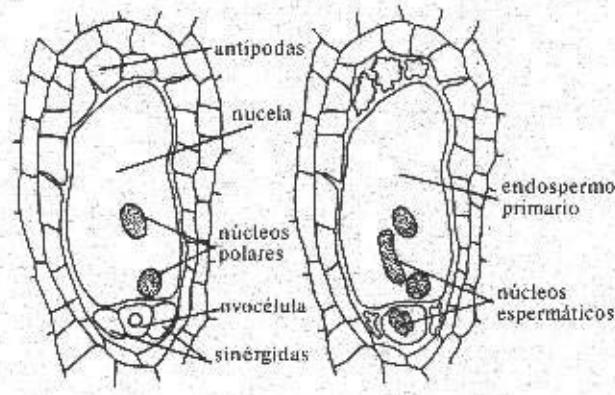
Polinización y fecundación

La polinización es el transporte del grano de polen desde su sitio de producción hasta el estigma de la flor, o hasta encontrar el rudimento seminal, en las plantas primitivas que forman semillas, pero que no tienen flores (coníferas). La polinización puede realizarse por el aire, los animales, etcétera.

Una vez que el polen se encuentra en el estigma de la flor, germinará si se encuentra las



8.10 Rudimento seminal en desarrollo.



8.11 Saco embrionario. A, maduro. B, fecundado.

sustancias azucaradas que ayudan a su germinación y que al parecer bloquean la germinación de granos de polen extraños.

El grano de polen al germinar forma el tubo polínico (ver fig. 8.7) por la actividad de la célula vegetativa y con la consiguiente producción de fitohormonas, en este caso, auxinas. El tubo polínico se abre paso a través del estilo y estigma hasta llegar al ovario y penetra por el micrópilo. De esta forma llegan los dos núcleos espermáticos al saco embrionario, uno se une con la ovocélula y forma el embrión de la semilla ($2n$) y el otro se une con los dos núcleos polares, y forma el endospermo o alimento de la semilla, que será triploide ($3n$).

Ocurre una doble fecundación en las plantas con flores y la semilla formada se conoce como semilla deuterosperma.

En el caso de las plantas que también forman semillas, pero que no tienen flores; por ejemplo, las coníferas, la fecundación es simple; se forma una semilla protosperma de los restos del gametofito femenino, donde el endospermo o alimento es haploide (n).

Estudio de la semilla

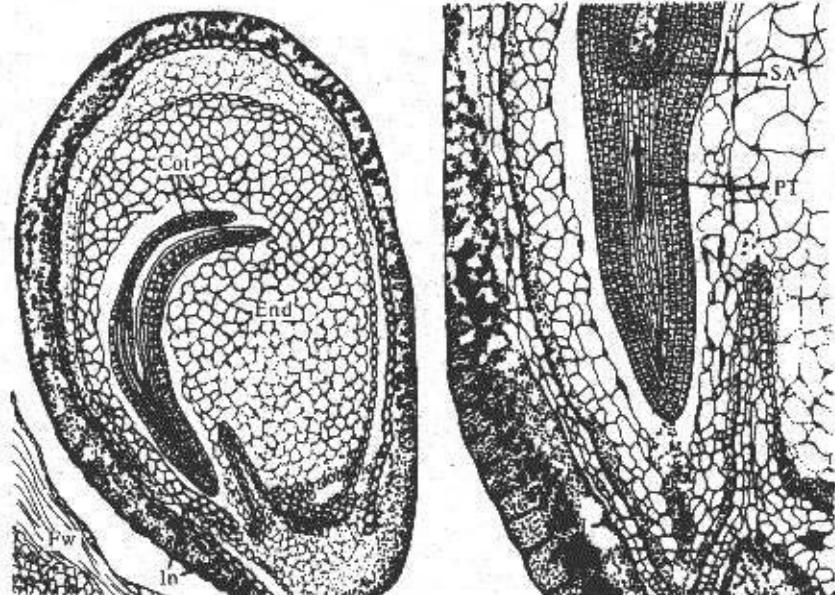
Una vez que ha ocurrido la fecundación, la primera célula, el huevo o cigoto, comienza

a dividirse y forma el embrión de la semilla (fig. 8.12). Un embrión completamente desarrollado presenta diferencias en cuanto a tamaño y grado de diferenciación en las distintas plantas. Si damos un corte en una semilla encontramos un eje raíz hipocótilo, en cuyo extremo superior se presentan uno o más cotiledones y el ápice caulinar o plúmula que dará origen al tallo, mientras que en su extremo inferior se encuentra la radícula protegida por la cofia o caliptra que dará origen a la raíz (fig. 8.13).

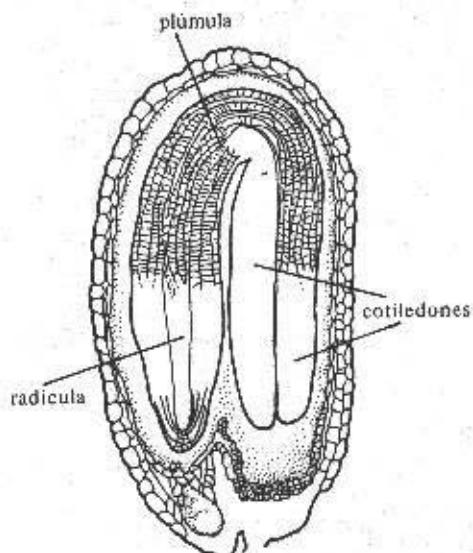
Antes que el cigoto se desarrolle y forme el embrión, el núcleo del endospermo ($3n$) comienza una serie de divisiones que terminan por llenar todo el contenido del saco embrionario; se origina el endospermo, el cual servirá de alimento al embrión durante la germinación de la semilla (ver fig. 8.12). En algunos casos el endospermo desaparece por completo antes de que culmine el desarrollo de la semilla, y en este caso, las sustancias nutritivas quedan almacenadas en los cotiledones de la semilla, como ocurre en las semillas de las leguminosas (fig. 8.14).

En general podemos señalar la existencia de tres tipos de semillas:

1. Semillas con endospermo donde los cotiledones constituyen las primeras hojas de la



8.12 Secciones longitudinales de cortes de la semilla de *Lepidium*: Col. cotiledones; End. endospermo; In. tegumentos; Fw. pared del fruto; PT. procambium; SA. ápice caulinar (X 210).



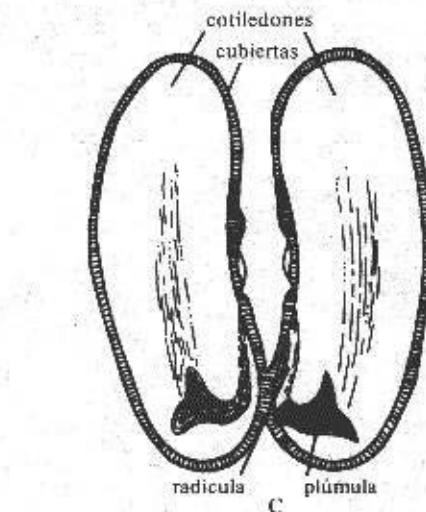
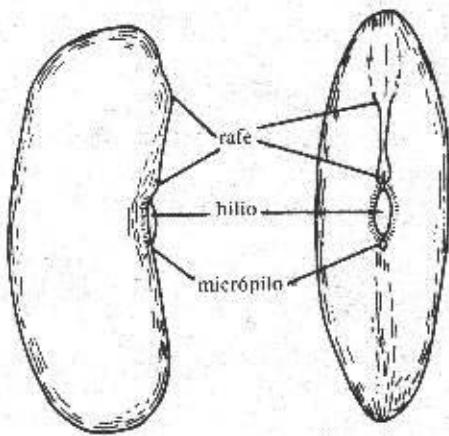
8.13 Embrión diferenciado de *Capsella*

planta; por ejemplo, higuereta (*Ricinus communis*) (figs. 8.15 y 8.16)

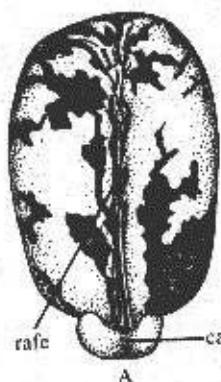
2. Semillas con endospermo donde los cotiledones constituyen un puente entre el embrión y el endospermo; por ejemplo, en el maíz (*Zea mays*) (figs. 8.17 y 8.18)

3. Semillas con epispermio y embrión donde las reservas están en los cotiledones, como ocurre en las leguminosas; por ejemplo, el frijol *Phaseolus vulgaris* (ver fig. 8.14).

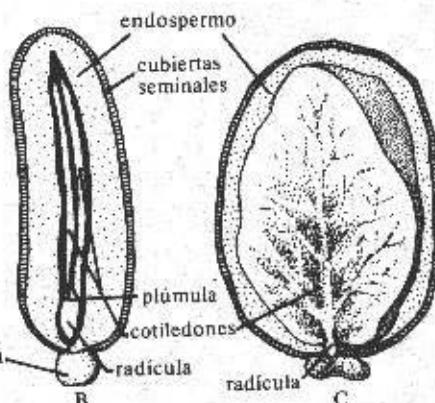
Es frecuente que el endospermo se mantenga en un estado de núcleos libres durante un tiempo prolongado, como ocurre en las palmas; esto es un ejemplo de los endospermos líquidos, que van sedimentando con el desarrollo de la semilla y forman su reserva (tabla 8.1).

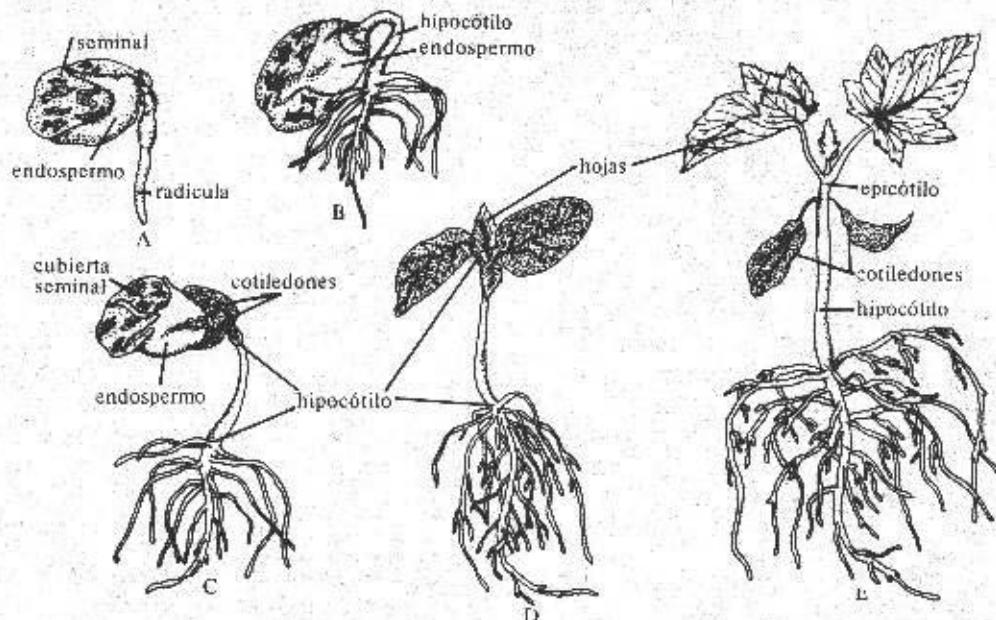


8.14 Semilla de *Phaseolus vulgaris*. A y B, vista externa. C, estructura interna.

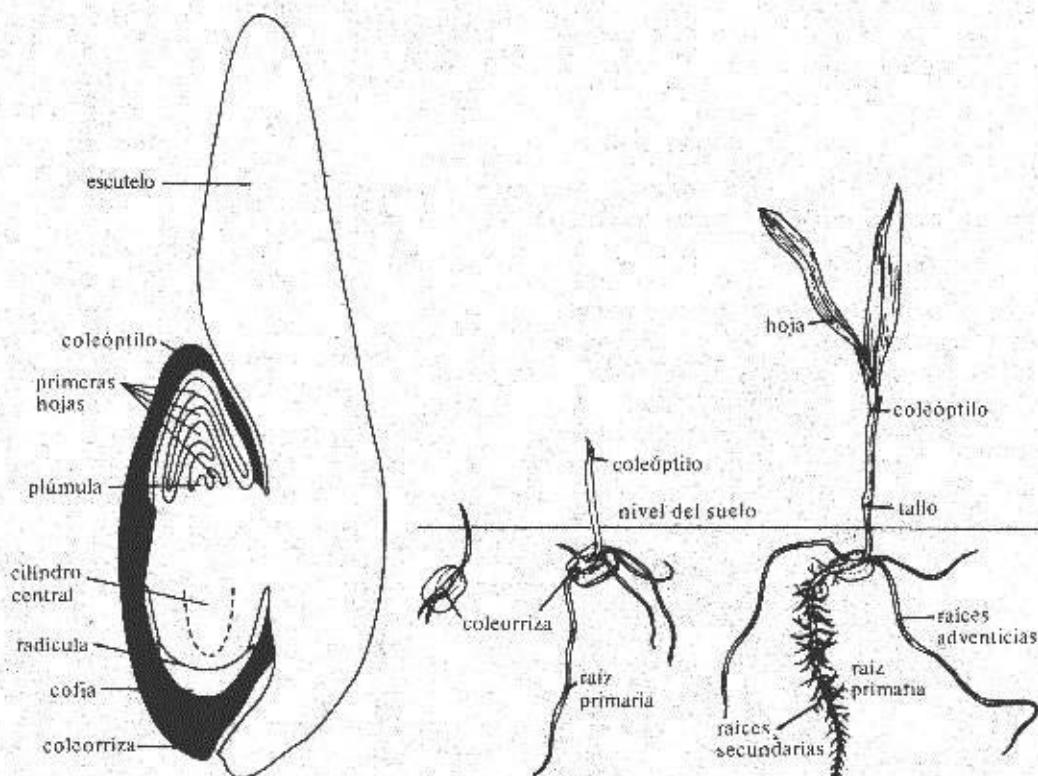


8.15 Semilla de higuereta (*Ricinus communis*). A, apariencia externa. B y C, cortes longitudinales.





8.16 Germinación de la semilla de *Ricinus communis*.



8.17 Corte longitudinal de un embrión de maíz (*Zea mays*).

8.18 Germinación de la semilla de *Zea mays*.

Tabla 8.1 Composición química de algunas semillas de importancia económica (% peso fresco)

Semilla	Zona de reserva	Contenido		
		Carbohidratos	Proteínas	Lípidos
Maíz	endospermo	51-74	10	5
Trigo	endospermo	60-75	13	2
Guisante	cotiledón	34-46	20	2
Maní	cotiledón	12-33	20-30	40-50
Soya	cotiledón	14	37	17
Higuereta	endospermo	0	18	64
Girasol	cotiledón	2	25	45-50

Las cubiertas seminales se desarrollan a partir de las cubiertas del rudimento seminal, y se denominan testa y tegmen, que en su conjunto se conocen como epispermo. Pueden ser de diferente consistencia, protegen la semilla y en ocasiones son impermeables y dificultan la germinación.

La morfología de la semilla presenta diferencias notables entre especies de un mismo género, las cuales tienen importancia taxonómica y sistemática. El tamaño, la forma y el color de las semillas son muy variables. Los tegumentos seminales pueden ser lisos, rugosos, cutinizados, lignificados, revestidos de sustancias ceras, mucilagos, etc. Además, pueden presentar pelos (*Gossypium* sp., 30 mm de longitud), alas, espinas, etc. En plantas tropicales se pueden presentar estructuras carnosas que rodean a la semilla y tienen origen variable: arilo, tejido que envuelve a la semilla (*Strelitzia* sp.); carúncula, prominencia carnosa que sobresale de la semilla en la región del micrópilo (*Ricinus communis*).

Cuando una semilla va a germinar y ocurre la imbibición o toma de agua, se activan los sistemas enzimáticos, poco a poco, se degradan las sustancias de reserva en sustancias solubles y se translocan hacia el embrión, el cual las utiliza en su crecimiento. En la germinación las semillas necesitan condiciones ecológicas específicas de luz, temperatura, humedad, etc., las cuales variarán en los distintos tipos de semillas. Es posible que aunque las semillas estén en condiciones ecológicas favorables, no germinen. Esto se debe al letargo de las semillas, que puede ser

variable y está relacionado con las cubiertas seminales o el embrión.

Numerosos son los ejemplos de la utilidad de las semillas. Podemos afirmar que una buena parte de la alimentación de muchos pueblos está sustentada en las semillas; arroz, trigo, maíz, cebada, centeno, avena, frijoles, granos, coco, girasol, cacao, maní, etc. Igualmente se emplean en la alimentación animal. En ocasiones se emplean para extraer productos de uso directo en medicina o producir medicamentos: *Gossypium* sp. (algodón), linaza (aceite de linaza), cacao (manteca de cacao), *Strichnus nux-vomica* (estrichnina), etc. Algunas semillas se emplean en artesanía por su forma, colorido u ornamentaciones: *Paeonia* sp., flamboyant (*Delonix regia*), etcétera.

Estudio del fruto

Una vez que se está formando el tubo polínico se producen fitohormonas (auxinas) que se translocan hacia las paredes del ovario y provocan que estas se transformen en las paredes del fruto, por lo cual las partes del fruto se originan a partir de las paredes del ovario.

También es posible que el desarrollo de la semilla no se alcance o complete, a pesar de ocurrir el desarrollo del tubo polínico. Debido a las fitohormonas que se producen en el tubo polínico se estimula la transformación de las paredes del ovario en las paredes del fruto (sin semillas); en este caso el fruto es partenocárpico.

Son frutos partenocápicos naturales los plátanos, la piña, etc., pero producto de la partenocarpiá artificial (dirigida por el hombre) se han obtenido anones, melones, tomates, naranjas, etc., sin semillas.

En su conjunto las paredes del fruto reciben el nombre de pericarpo y está formado por epicarpo, mesocarpo y endocarpo, que son las partes externas, media e interna, respectivamente. Según la naturaleza del pericarpo los frutos se dividen en secos, lignificados y carnosos, mesocarpo con abundante parénquima.

Los frutos se diferencian también por el número de semillas: una (monospermios), dos (bispermios), tres o más (polispermios). Hay frutos dehiscentes (se abren y dejan salir las semillas) e indehiscentes (no se abren).

Los frutos presentan formas, tamaños, colores y olores muy variables. Su superficie puede ser lisa, rugosa, con pelos o vilano, alas, espinas, etc. Todos estos caracteres tienen importancia en estudios taxonómicos y sistemáticos; muchos aparecen en los frutos en etapas avanzadas de su desarrollo, es decir, durante la maduración. En esta etapa ocurren cambios físicos y químicos, en el color, la consistencia, el aroma y las sustancias de reserva (tabla 8.2):

Color. Los cambios en el color se deben a la degradación de las clorofilas y al hacerse evidentes o sintetizarse los carotenoides y flavonoides.

Consistencia. Los frutos carnosos se ablandan por la degradación de las pectinas de las paredes celulares del mesocarpo y el aumento del contenido de agua.

Aroma. El aroma se origina por la producción de compuestos orgánicos volátiles.

Sustancias de reserva. Se degradan (almidón, ácidos grasos, etc.) y se producen azúcares solubles, ácidos orgánicos, vitaminas, etcétera.

Los cambios son inducidos por la fitohormona de la maduración: el etileno.

Para clasificar los frutos se emplean: la naturaleza del pericarpo (secos o carnosos); el número de semillas y su dehesiccia. Veamos algunos tipos de frutos.

Frutos carnosos

A continuación veremos algunos tipos de frutos carnosos generalmente indehiscentes (fig. 8.19):

Drupa. Epicarpo y mesocarpo carnosos, con endocarpo leñoso o cartilaginoso; por ejemplo, mango, coco, híaco, ciruela, melocotón, etcétera.

Baya. Totalmente carnoso, con una o varias semillas; por ejemplo, tomate, aji, aguacate, etcétera.

Hesperidio. Tipo de baya multicarpelar con endocarpo membranoso, abundantes pelos glandulares, llenos de jugo y varias semillas; por ejemplo, cítricos.

Pepónide. Tipo de baya que procede de ovarios inferiores, macizos, con numerosas semillas; por ejemplo, pepino, melón, calabaza, etcétera.

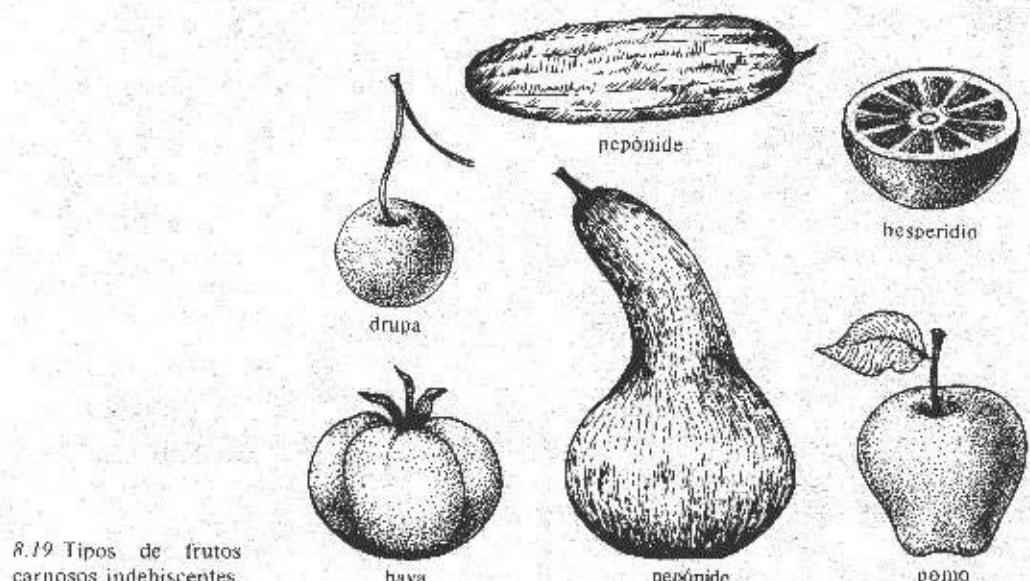
Frutos secos dehiscentes

A continuación explicaremos los tipos de frutos secos dehiscentes (fig. 8.20):

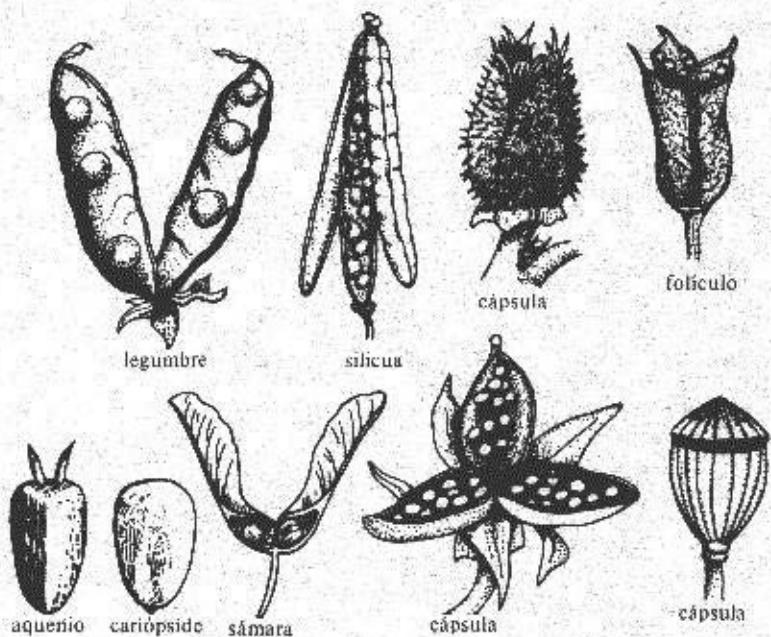
Fólico. Monocarpelares, que se abren generalmente por la sutura del carpelo o el nervio principal; por ejemplo, la adelfa.

Tabla 8.2 Composición química de algunas frutas tropicales (g/100 g)

Fruta	Agua	Carbohidrato total	Azúcar	Grasa	Proteína	Ácidos
Aguacate	65	5	0,4	26	1,7	-
Plátano	75	23	1,0	0,2	1,2	0,39
Chirimoya	81	14	13	0,4	1,4	0,20
Toronja	89	10	10	0,2	0,5	2,2
Guayaba	78	-	4,9	0,6	0,9	-
Limón	89	8,7	8,0	0,6	0,9	5,0
Mango	81	17	14	0,2	0,7	0,5
Papaya	89	10	9	0,1	0,6	0,14
Piña	85	14	12	0,2	0,4	0,7



8.19 Tipos de frutos carnosos indehiscentes.



8.20 Tipos de frutos secos.

Legumbre. Fruto típico de las leguminosas, con la apertura por la sutura y el nervio principal; monocarpelares, pero con varias semillas.

Silicua. Fruto formado por dos carpelos cortos, unidos por una pequeña lámina; por ejemplo, el mastuerzo.

Cápsula. Fruto con varios carpelos soldados que se pueden abrir por varias partes, generalmente con un número de valvas igual al

número de carpelos que lo forman; por ejemplo, majagua, higuereta, etcétera.

Frutos secos indehiscentes

A continuación explicaremos los distintos tipos de frutos indehiscentes:

Aquenio. Fruto seco con una sola semilla, monospermo, separada de las cubiertas se-

minales; por ejemplo, girasol, romerillo, etcétera.

Cariopside. Fruto seco, monospermo, con la semilla fuertemente unida al pericarpo, por ejemplo, maíz y otras gramíneas.

Sámaras. Frutos secos, de una o dos semillas con una prolongación semejante a alas, que se utilizan en la dispersión; por ejemplo, *Trifolium americana*.

Frutos agregados y múltiples

En el caso del anón, la chirimoya o la guanábana (*Annona* sp.), la *Magnolia*, el anís estrellado (*Illicium* sp.) etc., se presentan los frutos procedentes de una flor con un gineceo formado por muchos ovarios apocárpicos, cada uno de los cuales da origen a un frutico con su semilla. Estos son frutos agregados. Otro caso interesante es el de la fresa (*Fragaria*) donde el receptáculo se ensancha, se llena de sustancias (azúcares, ácidos, etc.) y quedan separados los pequeños frutos en aquenio procedentes de un gineceo apocárpico.

Por el contrario los frutos múltiples proceden de inflorescencias y son considerados como infrutescencias. La piña es un buen ejemplo de este tipo de fruto, pues surge de una inflorescencia que se encuentra sobre un eje carnoso. Cada ojo de la piña corresponde a una flor de la inflorescencia. Generalmente es un caso de partenocarpi natural.

También hay casos de falsos frutos como el marañón, donde el fruto no es más que el pedúnculo floral ensanchado y lleno de sustancias astringentes (taninos). El verdadero fruto es lo que se considera la semilla.

La clasificación de los frutos que hemos estudiado recoge las características generales de estos, pero existen casos particulares que no se pueden enmarcar en una categoría específica.

Los frutos son muy útiles en la alimentación humana y animal, en la extracción de vitaminas útiles en medicina, en la producción de cosméticos, etc. También se pueden emplear como combustibles, en artesanías, etcétera.