
Morfología de las Angiospermas de Interés Agronómico. Una visión integradora



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución – No Comercial – Sin Obra Derivada 4.0 Internacional.

No está permitida la reproducción total o parcial de este libro, ni su tratamiento informático, ni la transmisión de ninguna forma o por medio, ya sea electrónico, mecánico, por fotocopia, por registro u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito de los titulares del copyright.

I.S.B.N: 978-987-1930-14-2

Ediciones anteriores: 987-9449-96-7

10: 987-1253-10-9

13: 978-987-1253-10-4

AUTORES

Silvia Patricia GIL

Ana Lía PASCUALIDES

Patricia PERISSÉ

Lina SEISDEDOS

Verónica BELTRAMINI

María Elena REYNA

Revisores: Patricia PERISSÉ, Silvia Patricia GIL, Ana Lía PASCUALIDES

Compilador de la edición 2017: Ana Lía PASCUALIDES

Idea original: María Micaela CERANA

Autores que colaboraron en las primeras ediciones: María Victoria CID, Nilda ACUÑA y Norma Susana ATECA

BOTÁNICA MORFOLÓGICA
FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA

Edición 2017

Se finalizó de imprimir en



en el mes de marzo de 2017

Padre Luis Galeano 1890 - Dpto. 4 - Villa Cabrera

Tel/fax: (0351) 4801916

CÓRDOBA - REP. ARGENTINA

simaeditora@yahoo.com.ar

Morfología de las Angiospermas de Interés Agronómico. Una visión integradora

Silvia Patricia GIL
Ana Lía PASCUALIDES
Patricia PERISSÉ
Lina SEISDEDOS
Verónica BELTRAMINI
María Elena REYNA

- 2017 -

INDICE

Prólogo	9
Capítulo 1	
Introducción al estudio de las angiospermas de interés agronómico	
Las plantas como recurso	13
Las plantas y su relación con el medio.	
Influencia de los factores ambientales	14
Importancia del agua y de los nutrientes	14
Importancia de la luz en el crecimiento de las plantas	15
Fototropismo	16
Fotosíntesis	17
Fotoperiodicidad	17
Influencia de la temperatura en el crecimiento de las plantas	18
Ciclo de vida de las plantas	19
Plantas anuales	19
Plantas bienales	20
Plantas perennes herbáceas	21
Plantas perennes leñosas	21
Capítulo 2	
Morfología de las semillas, germinación y plántulas	
La semilla	25
Importancia de la semilla	25
Estructura de una semilla	26
Cubierta seminal	27
Embrión	29
Endosperma	29
Tipos de semillas	30
Semillas de dicotiledóneas	31
Semillas endospermadas	31
Semillas exendospermadas	32
Semillas perispermadas	32
Semillas de monocotiledóneas	33
Semillas de monocotiledónea no poáceas	33
Semillas de poáceas	34
Calidad de la semilla para siembra	35
Germinación y plántula	35
Capítulo 3	
Exomorfología de las plantas en relación con la función y el ambiente	
Organización de la raíz en relación al aprovisionamiento de agua y nutrientes	41
Tipos de sistemas radicales	41

Organización del vástago en relación al aprovechamiento de la luz	43
Sucesión foliar.....	43
Estructura externa de la hoja	44
Origen de las hojas y prefoliación	47
Filotaxis	49
Ramificación.....	51
Plantas trepadoras.....	53
Plantas epífitas.....	55
Variaciones de la morfología de los órganos con relación a la temperatura	55
Raíz	55
Tallo.....	56
Hoja	58

Capítulo 4

Estructura reproductiva y reproducción sexual y asexual

Estructura reproductiva	63
Flor.....	63
Origen de la flor.....	63
Partes de la flor	63
Verticilos florales.....	64
Tipos de placentaciones.....	68
Clasificación de las flores según la posición del ovario.....	70
Óvulo.....	71
Prefloración	72
Fórmula floral.....	74
Diagrama floral.....	75
Flores de poáceas	75
Estambres.....	76
Histología de la antera.....	77
Estructura del grano de polen	78
Sexualidad en las plantas.....	79
Polinización y tipos de polinización.....	81
Variabilidad de la estructura floral en relación a los agentes polinizadores.....	82
Producción de granos de polen.....	85
Importancia de la polinización en la producción de semillas.....	86
Aplicaciones de conceptos relevantes de la estructura floral en agronomía	87
Inflorescencia.....	89
Pseudanto	95
Inflorescencias de importancia económica	96
Ciclo biológico de las angiospermas	96
Microsporogénesis.....	97
Microgametogénesis.....	98
Desarrollo del saco embrionario	98
Megasporogénesis	99

Megagametogénesis.....	99
Fecundación.....	100
Embriogénesis.....	101
Generación.....	102
Formación de embriones por apomixis.....	104
Poliembrionía.....	104
Fruto	105
Partenocarpia.....	105
Clasificación de los frutos.....	107
Diseminación de semillas y frutos.....	124
Propagación de las plantas.....	125
Multiplicación vegetativa.....	127
Multiplicación vegetativa natural.....	128
Multiplicación vegetativa artificial.....	130

Capítulo 5

Estructura anatómica de los órganos vegetativos de las plantas con semillas

Estructura anatómica de la raíz	143
Crecimiento primario.....	143
Estructura del extremo de la raíz.....	143
Crecimiento secundario.....	149
Estructura anatómica de tallo	151
Crecimiento primario.....	151
Crecimiento secundario.....	156
Estructura anatómica de la hoja	161
Estructura del mesofilo en relación con el hábitat.....	163
Estructura del mesofilo en relación con los mecanismos fotosintéticos.....	164
Relación entre la estructura de la planta y la absorción y movimiento de agua y minerales	167

PRÓLOGO

El objetivo de este libro es presentar el modelo de organización de las plantas que producen semilla y sus variaciones, como resultado tanto de la estrecha relación morfología - función como del proceso evolutivo de adaptación a diferentes ambientes. Para ello, se realizan aportes sobre los fundamentos teóricos y prácticos que orienten el estudio sobre las plantas y promuevan un análisis integrador, dejando abierto el camino para la profundización de los temas en otra bibliografía según propias inquietudes como estudiantes de la carrera de Ciencias Agropecuarias.

El texto está organizado en base a los contenidos del programa de la asignatura, que consta de tres ejes fundamentales: la estructura externa, la reproducción y la anatomía de las Angiospermas, siendo el ciclo de vida el hilo conductor.

A los fines didácticos, los temas del **primer capítulo** del libro se desarrollan en función de la importancia que tiene cada factor ambiental (agua y sales minerales, luz y temperatura) en la estructura vegetativa de las plantas sin perder de vista que todos ellos inciden en conjunto.

En el **segundo capítulo** se trabaja la estructura de las semillas y plántulas como punto de inicio del ciclo de vida de los vegetales.

El **tercer capítulo** comprende la estructura externa de la planta como una unidad integral de acuerdo a la función y las variaciones que presenta en relación con los factores ambientales.

El **cuarto capítulo** versa sobre la estructura reproductiva, los procesos sexuales que ocurren en ella y la multiplicación vegetativa. Asimismo, se realiza una revisión de los tipos más comunes de multiplicación artificial.

El **capítulo cinco** se refiere a la estructura anatómica de los órganos y el origen de los tejidos que los componen.

Para el desarrollo de los temas sistemas de tejidos y tejidos se presenta un atlas multimedia en formato CD, que recibió el primer premio Educ.ar Intel otorgado por el Ministerio de Educación de la Nación en la categoría educación superior en 2007.

Se mencionan como ejemplos especies vegetales de importancia para el hombre tanto cultivadas como silvestres autóctonas. En las figuras se cita el nombre científico, el vulgar y las siglas.

Los dibujos y las fotografías son originales y fueron realizados fundamentalmente por los autores, otros por Gladys Sala, dibujante de la Universidad Nacional de Córdoba y los estudiantes Cecilia Stewart y Marco Hernández.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO

DE LAS ANGIOSPERMAS

DE INTERÉS AGRONÓMICO

LAS PLANTAS COMO RECURSO

La carrera de Ingeniería Agronómica tiene como objetivo principal, formar profesionales capacitados en el manejo de sistemas de producción agropecuaria, y en este contexto, la planta constituye uno de los ejes alrededor del cual giran dichos sistemas. En algunos casos, el vegetal tiene valor en sí mismo si es objeto de cultivo, como ocurre con las especies olerícolas (acelga, remolacha, cebolla), cereales (maíz, trigo, arroz), industriales (algodón, lino), frutícolas o forestales. En el caso de las malezas, su importancia reside en que dificultan el crecimiento de las especies deseadas, ya que compiten por la luz, el agua y los nutrientes, disminuyendo su rendimiento; también pueden ser especies tóxicas para el ganado, hospedantes de agentes patógenos o contaminar los lotes comerciales de semillas para la siembra.

Los conocimientos sobre la organización exomorfológica y anatómica, las estrategias de supervivencia e importancia agronómica de los distintos estadios del ciclo de vida de las Espermatófitas (plantas que producen semillas), y dentro de éstas la clase Angiospermas (plantas con semillas contenidas en un fruto) son fundamentales para su posterior aplicación en agronomía.

La planta, como todo organismo, cumple un ciclo vital o biológico. Ese ciclo se divide en estadios vegetativos y reproductivos. El primero comienza con la germinación de la semilla y continúa con el crecimiento de los sistemas caulinar y radical. El segundo, que se inicia con la floración y los diversos procesos que conducen a la fusión de los gametos (células sexuales haploides) para formar un huevo o cigoto, a partir del cual se origina el embrión de la semilla (futura planta). Muchas plantas presentan vías alternativas que facilitan la reproducción a través de la multiplicación vegetativa.

Es importante destacar que la planta no es una entidad aislada, producto sólo de su constitución genética, sino que interacciona con el medio. El ambiente la afecta en su crecimiento, desarrollo y determina dónde puede vivir según sus posibilidades heredadas. Los factores ambientales que ejercen mayor incidencia sobre la planta y a los que debe adaptarse en su conformación y en su fisiología son: el agua, los nutrientes, la luz y la temperatura. Estos factores, que a su vez interactúan entre sí, no son excluyentes, ya que dependen en mayor o menor grado de factores circunstanciales como son la competencia intraespecífica e interespecífica. Hay especies de gran amplitud ecológica, es decir que pueden vivir en cualquier ambiente, en cambio otras, requieren condiciones especiales y sólo habitan en ambientes muy definidos.

Los contenidos referidos a la estructura de las plantas y su relación con la función y el ambiente desarrollados en esta publicación son los que el estudiante y futuro profesional en Ciencias Agropecuarias debe tomar en consideración, para posteriormente trabajar sobre los aspectos que hagan posible incrementar y mejorar la producción de alimentos y lograr la introducción de nuevas variedades de cultivo para asegurar a las generaciones futuras una calidad de vida superior.

LAS PLANTAS Y SU RELACIÓN CON EL MEDIO. INFLUENCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES

IMPORTANCIA DEL AGUA Y DE LOS NUTRIENTES

La vida, tal como la conocemos, no podría existir sin agua. Los organismos vivos se originaron en un ambiente acuático, y en el curso de la evolución han llegado a ser absolutamente dependientes del agua en diversos sentidos. El agua es tan esencial para la vida como lo son los compuestos orgánicos.

Las relaciones hídricas en una planta afectan en gran medida su estructura y actividades. En general, el 75-80% de los tejidos vegetales están constituidos por agua, ya sea impregnando las paredes celulares, formando parte de la matriz citoplasmática o incluida en las vacuolas. En las plantas vasculares, hay agua en los vasos conductores del xilema en su trayecto desde las raíces hasta las partes superiores de la planta, asimismo, los espacios entre las células, por lo común, están casi completamente saturados de vapor de agua.

El agua participa directamente como:

- metabolito en los procesos de fotosíntesis y respiración;
- solvente de los nutrientes minerales que pueden entrar a la planta y moverse dentro de ella sólo cuando se hallan en solución;
- reactivo esencial en todos los procesos fisiológicos;
- regulador de la apertura y cierre estomático por medio de cambios en la turgencia celular;
- promotor de los movimientos que realizan las plantas bajo la acción de estímulos;
- factor que permite que las plantas con poco tejido especializado en el sostén, conserven su firmeza.

La planta debe mantener en los tejidos un adecuado nivel de agua, para lo cual se necesita una buena provisión de este elemento. Esto no sólo depende de la cantidad disponible de agua en el suelo, sino de factores como la temperatura, aireación y concentración de la solución del suelo, ya que pueden afectar o alterar el proceso de absorción por las raíces. En las relaciones de agua en la planta se debe considerar la transpiración, proceso por el cual una parte del agua se evapora de los tejidos vegetales y pasa a la atmósfera. El estado hídrico de un vegetal depende del balance entre el agua que absorbe del suelo y la que pierde por transpiración.

El agua del suelo proviene de las precipitaciones y queda retenida entre sus partículas. En ningún caso es agua pura, sino que lleva disuelta una serie de sustancias minerales, a partir de las cuales las plantas elaboran compuestos que aseguran su funcionamiento. Hay minerales que son esenciales para el normal crecimiento y desarrollo. Entre ellos están los macronutrientes como el carbono, oxígeno, hidrógeno, nitrógeno, azufre, fósforo, calcio, magnesio, hierro, presentes en grandes proporciones, y los micronutrientes u oligoelementos, que se requieren en menor cantidad, como el manganeso, boro, zinc, cobre, molibdeno, selenio, cobalto y silicio.

El carbono y el oxígeno, que provienen del aire, son absorbidos como gases (CO_2 y O_2); los elementos restantes son provistos por el suelo donde la planta crece, y penetran por las raíces como iones de las sales correspondientes, a excepción del hidrógeno que entra formando parte de la molécula de agua.

Los minerales se utilizan en la síntesis de diversos compuestos orgánicos esenciales. El nitrógeno, por ejemplo, forma parte de la molécula de clorofila y es el componente principal de los aminoácidos que constituyen las proteínas; el fósforo forma parte de los ácidos nucleicos, ATP (adenosín trifosfato), alcaloides, hormonas, enzimas y vitaminas; los sistemas enzimáticos que catalizan las reacciones biológicas contienen hierro, magnesio, cobre y zinc.

Cuando un elemento falta o no está disponible, la planta muestra síntomas típicos de déficit hídrico.

IMPORTANCIA DE LA LUZ EN EL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS

La planta se comporta como un sistema integrado que está en constante interacción con el ambiente. Las relaciones de la planta con el medio son extremadamente complejas, cambiando durante el día, las estaciones y el ciclo de vida. Son complicadas además, porque incluyen parámetros físicos de clima (agua, luz, temperatura) y suelo, y la intrincada red de relaciones con los demás organismos. Si bien las plantas están limitadas en la elección del hábitat, no aceptan pasivamente los factores del medio. Pueden reaccionar cambiando la orientación de sus hojas, el sentido del crecimiento, reducir la temperatura, crear sombra y modificar las corrientes de aire.

Todas las plantas, independientemente de que se trate de plantas herbáceas o leñosas, anuales, bienales o perennes, cumplen un ciclo de vida que se caracteriza por una secuencia de etapas progresivas durante las cuales, los recursos del medio, energía lumínica, agua, nutrientes y dióxido de carbono, son asimilados y transformados. Los productos resultantes son utilizados siguiendo patrones morfofisiológicos y genéticos definidos.

En esa remodelación constante que la materia viva efectúa de sus estructuras y funciones a lo largo del desarrollo del individuo, los estímulos externos (calidad de la luz, fotoperíodo, temperatura y disponibilidad de agua), modelan a través de sus efectos la actividad metabólica, y a través de la acción de reguladores endógenos (hormonas), la manifestación del genotipo.

La luz ejerce una influencia directa sobre las etapas vegetativa y reproductiva de las plantas. La energía lumínica, antes de ser utilizada en cualquier proceso biológico, debe ser captada por sustancias especiales, los pigmentos. En las plantas superiores los principales pigmentos presentes en las hojas son la clorofila, carotenoides y flavinas, y fitocromo.

La calidad, intensidad y duración de la luz, intervienen fundamentalmente en tres procesos: **fototropismo**, **fotosíntesis** y **fotoperiodicidad**.

FOTOTROPISMO

Es el fenómeno de movimiento u orientación realizado por un órgano o parte de la planta, estimulado por la presencia de una iluminación unilateral. El fototropismo puede ser **positivo**, cuando el movimiento se produce hacia la fuente de luz, como en el caso de los ápices de tallos, pecíolos de hojas y el coleóptilo de las gramíneas; o **negativo**, cuando se realiza en sentido inverso, como en las raíces.

Los limbos foliares exponen, generalmente, la cara adaxial hacia la luz, de modo que se mantienen perpendiculares o formando un cierto ángulo con los rayos del sol. Esta tendencia se observa en hojas de estructura dorsiventral, característica de ambientes mesofíticos. El seguimiento solar efectuado por gran cantidad de plantas, entre las que se hallan el algodón (*Gossypium hirsutum*) y la soja (*Glycine max*), les permite utilizar eficientemente la luz. Aquellas de estructura isobilateral, que se corresponden con ambientes xerofíticos, frecuentemente mantienen una posición péndula o erecta, además de una orientación este-oeste. De este modo evitan la incidencia directa de los rayos de alta intensidad, ya que exponen sus caras perpendicularmente a los de menor energía durante las primeras y últimas horas del día. Esta disposición está relacionada también con la necesidad de disminuir la acción de la temperatura.

La reacción fototrópica se manifiesta también en los pedúnculos de las flores y frutos. Algunas especies, tienen fototropismo positivo durante la floración, pero producida la fecundación, adquieren fototropismo negativo, colocando los frutos a resguardo de la luz, y en sitios adecuados para la posterior germinación de las semillas.

Los **movimientos fototrópicos** se deben a un crecimiento diferencial de las partes afectadas, o a cambios de turgencia de cierto grupo de células especializadas. Se ha determinado por ejemplo, en tallos sometidos a una luz unilateral, que la mayor cantidad de hormona de crecimiento se encuentra en la zona sombreada, que es la que crece, originando un encorvamiento hacia la fuente de luz. La absorción de luz, posiblemente por una flavina, provocaría el movimiento de la hormona hacia el lado opuesto.

Varias especies de leguminosas (fabáceas), entre las que se encuentran algunas de interés agronómico, como el trébol blanco (*Trifolium repens*) y el poroto (*Phaseolus multiflorus*), pliegan sus folíolos durante la noche y los extienden durante el día, mediante el cambio de turgencia de células ubicadas en la base de sus peciólulos (pulvínulos). Por este mismo mecanismo regulan la posición de los folíolos, de modo tal que los rayos lumínicos que los interceptan formen un ángulo agudo, evitando la incidencia de los rayos solares de muy alta energía que serían dañinos para la planta. Se trata en este caso de **movimientos fotonásticos**, no relacionados con la dirección del estímulo como en los tropismos, sino con las variaciones de intensidad del mismo. Este tipo de respuesta se pone de manifiesto también en las células oclusivas de los estomas y en los movimientos de apertura y cierre que realizan las flores.

FOTOSÍNTESIS

Es el proceso de conversión de energía lumínica en energía química potencial. Consiste en la síntesis de compuestos orgánicos, normalmente glucosa, a partir de dióxido de carbono y agua en presencia de clorofila y luz, y en la liberación de oxígeno.



Los carbohidratos producidos, constituyen la fuente primaria de energía para todos los seres vivos almacenada en sus enlaces químicos, y tienen su origen en el proceso de fotosíntesis. A partir de dichos carbohidratos, y a través de distintas vías metabólicas que se llevan a cabo en el interior de las células, se producen aminoácidos, hormonas, y productos adicionales. Todos estos compuestos constituyen una solución azucarada que circula por el floema. Mientras el agua y las sales minerales se mueven por el xilema, básicamente en un sentido, desde el suelo hasta la atmósfera a través de la planta, los fotoasimilados son transportados por el floema en todas direcciones. Circula desde las hojas, donde se están produciendo los productos de asimilación, hacia las regiones que los emplean para el crecimiento y otras actividades metabólicas, o hacia órganos de almacenamiento, para ser utilizados por la planta posteriormente.

El proceso de fotosíntesis se lleva a cabo fundamentalmente en el mesofilo de las hojas, pero también se efectúa en la corteza de los tallos herbáceos, y en órganos o parte de ellos, que evolutivamente han adquirido esta función por reducción, desaparición o modificación de las hojas. Tal es el caso de los filóclados, que son tallos aplanados con apariencia de hojas (*Ruscus hypoglossum* “amor oculto”), de los filodios, que corresponden a los pecíolos ensanchados de hojas que rápidamente pierden su lámina (*Acacia longifolia* “aroma doble”) y de los cladodios, tallos modificados para la acumulación de agua y en cuyos nudos se insertan hojas transformadas en espinas (cactáceas). En este último grupo de plantas, los cladodios se orientan en dirección este-oeste, con lo cual optimizan la función fotosintética y el balance hídrico y térmico.

FOTOPERIODICIDAD

Es la influencia que ejerce la duración de los períodos diarios de luz y oscuridad en los distintos estadios (vegetativos y reproductivos) de las plantas superiores. Entre las respuestas de las plantas reguladas por el fotoperíodo están la floración, la dormición de yemas, la formación de tubérculos, la actividad del cambium y la abscisión de hojas.

En cuanto a la floración, ésta se desencadena por un cambio en la actividad del meristema vegetativo que se convierte en meristema floral, por cuya acción se diferencian las hojas modificadas (antofilos) que constituyen la flor. El estímulo

fotoperiódico es captado por las hojas y transferido a los ápices. Los fotoperíodos necesarios para la inducción de la floración presentan una gran variabilidad en las distintas especies vegetales, permitiendo clasificarlas en:

a- **Plantas de día corto:** inician su floración sólo cuando los días están por debajo de una duración crítica (no debe sobrepasar un número máximo de horas de iluminación por día), que es específica para cada especie, variedad o cultivar. Florecen a fines de verano o principios de otoño. Ejemplos de ellas son: tabaco (*Nicotiana tabacum*), arroz (*Oryza sativa*) y sorgos (*Sorghum* spp.).

b- **Plantas de día largo:** florecen cuando la longitud del día supera un mínimo de horas luz. Ejemplo de ellas son los trigos (*Triticum* spp.) y el centeno (*Secale cereale*). En general, los cereales de invierno alargan sus entrenudos y encañan para luego espigar, en respuesta a los días que se alargan hacia la finalización del invierno y comienzo de la primavera.

c- **Plantas de día neutro:** son independientes de la longitud del día. Ejemplos de este grupo son el tomate (*Lycopersicon esculentum*), el pimiento (*Capsicum annuum*) y el algodón (*Gossypium hirsutum*).

De este modo, el fotoperíodo es un mecanismo de adaptación de la planta a las variaciones estacionales del medio, fijado a lo largo de la evolución, que les permite florecer en el momento más adecuado para ellas. Así, las especies originarias de zonas tropicales y subtropicales son de día corto, mientras que las de regiones templadas y septentrionales son de día largo. Con respecto a la **tuberización**, por ejemplo en la papa (*Solanum tuberosum*), se adelanta con fotoperíodo corto, y no ocurre con más de 20 horas de luz. Por otra parte, la **bulbificación** en cebolla (*Allium cepa*), es una respuesta al alargamiento de los días; según el cultivar, necesita más de 12 o 16 horas de luz.

Además, la longitud del día es probablemente el factor más importante relativo al control de la inducción de la **dormición en yemas**. Se ha observado en la mayoría de los árboles de hoja caduca de las regiones templadas, que los días largos promueven el crecimiento vegetativo, mientras que los días cortos provocan una interrupción en el crecimiento y la formación de yemas invernantes, lo que les permite protegerse de las bajas temperaturas. Ej.: morera (*Morus alba*), duraznero (*Prunus persica*), álamos (*Populus* spp.).

Junto con otros factores (térmicos, edáficos y disponibilidad de agua y nutrientes), el fotoperíodo delimita las áreas de producción y distribución de las distintas especies y variedades.

INFLUENCIA DE LA TEMPERATURA EN EL CRECIMIENTO DE LAS PLANTAS

Los cambios estacionales y diurnos de la temperatura, junto con la disponibilidad de agua, son los factores determinantes tanto de la distribución de muchas plantas sobre la Tierra como del desarrollo de un tipo de vegetación característico de las distintas

regiones. La vegetación depende también de la latitud geográfica y de la altitud, y además está sujeta a la influencia de factores locales como composición y humedad del suelo, exposición en una pendiente, tipo de cubierta vegetal, entre otros.

La temperatura tiene influencia sobre el crecimiento de prácticamente todos los organismos. En las plantas, la respuesta depende mucho de la especie, pero hay en general una temperatura mínima (0-5°) debajo de la cual la planta no crecerá, una temperatura óptima (20-35°) en la cual crece mejor y una temperatura máxima (45-52°) superada la cual la planta muere o al menos no crece. Estas temperaturas, reflejo de la tolerancia de sus sistemas enzimáticos, determinan en qué parte de la Tierra puede crecer una planta.

No sólo la temperatura ambiente ejerce su influencia, sino que también la temperatura del suelo afecta su crecimiento de manera directa o indirecta. Por ejemplo, la absorción de agua y solutos por las raíces disminuye si la temperatura del suelo desciende a un nivel bajo (influencia directa). Por otra parte, las actividades químicas y biológicas en el suelo son modificadas profundamente por su temperatura, afectando los procesos normales de degradación que aseguran la fertilidad del suelo (influencia indirecta). Los factores térmicos ejercen una gran presión sobre la adaptación morfológica y fisiológica de los organismos, que aparece con claridad en las plantas que deben soportar variaciones climáticas a lo largo del año, como ocurre en las zonas templadas, manifestando diversos estilos de crecimiento y desarrollo.

CICLO DE VIDA DE LAS PLANTAS

La duración de la vida de las plantas está relacionada con la adaptación a las condiciones ambientales y con la ubicación de las yemas persistentes durante la época desfavorable. Según la duración de su ciclo de vida, las plantas pueden ser **anuales**, **bienales** o **perennes**.

PLANTAS ANUALES

Son plantas que cumplen su ciclo de vida en un período menor de un año; la semilla germina, pasa por una etapa vegetativa, luego reproductiva, culminando con la formación de nuevas semillas. La floración y fructificación agotan las reservas de la planta, pero éstas quedan acumuladas en la semilla que se caracteriza por su resistencia al frío, a la desecación y a otras contingencias ambientales.

Son plantas herbáceas, es decir, plantas de consistencia blanda, con tejidos poco lignificados o sin lignificar tanto en sus órganos epigeos como subterráneos. Entre ellas se incluyen malezas, plantas silvestres, ornamentales, hortícolas y cereales.

Las plantas anuales de invierno, germinan en otoño, y florecen, fructifican y mueren en la primavera o verano: Ej.: trigo (*Triticum aestivum*), centeno (*Secale cereale*) y cebada forrajera (*Hordeum vulgare*).

Las plantas anuales de primavera germinan, florecen, fructifican y culminan su ciclo dentro de la estación estival. Ej.: girasol (*Helianthus annuus*) (Fig.1.1), maíz (*Zea mays*), soja (*Glycine max*) y zinia (*Zinnia elegans*).

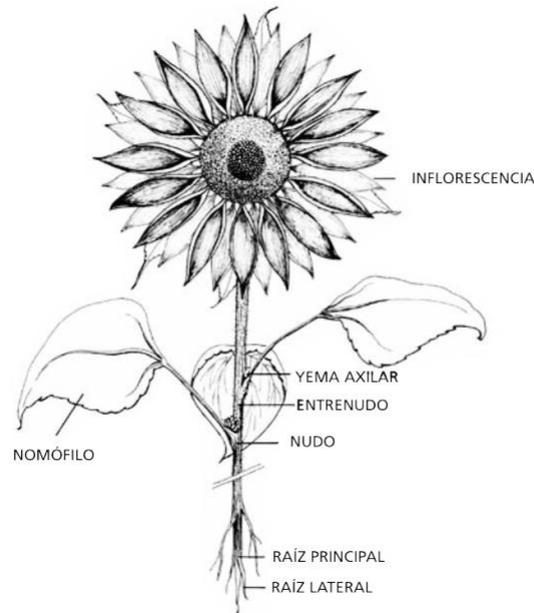


Fig. 1.1. Planta anual de *Helianthus annuus* L. "girasol"

PLANTAS BIENALES

Son plantas en las que el período desde la germinación de la semilla a la formación de nuevas semillas se lleva a cabo en dos etapas. En la primera, germinan y forman el cuerpo vegetativo, constituido generalmente por una raíz y una roseta de hojas dispuestas sobre un tallo muy corto. Durante este período acumulan una cantidad considerable de reservas en el tallo, la raíz o las hojas, con las que pasan el período desfavorable. Estos órganos se presentan así modificados para cumplir con dicha función. En la segunda etapa del ciclo, y generalmente acumulando un número de horas de frío que depende de las especies, las reservas alimenticias contenidas son movilizadas para la floración, fructificación y formación de semillas, luego de lo cual la planta muere. Por su riqueza en productos orgánicos acumulados en órganos de la planta, muchas de estas especies constituyen fuentes importantes de alimento para el hombre, quien de acuerdo a los requerimientos y empleando técnicas adecuadas, altera, interrumpe, alarga o acorta el ciclo de vida de estas plantas. Las principales modificaciones son las siguientes: tubérculo caulinar: rabanito (*Raphanus sativus*) y remolacha (*Beta vulgaris*) roja y forrajera y raíz napiforme: zanahoria (*Daucus carota* var. *sativa*) y nabo (*Brassica napus*).

PLANTAS PERENNES HERBÁCEAS

Son plantas en las que las estructuras vegetativas persisten año tras año. Las plantas herbáceas perennes pasan las estaciones desfavorables como raíces, rizomas, tubérculos o estolones en estado latente. En la época favorable, desarrollan la parte vegetativa, florecen y fructifican no agotándose sus reservas en este proceso, sino que parte de ellas persisten en el mismo cuerpo vegetativo. Las principales modificaciones son: **Bulbo**: cebolla (*Allium cepa*), ajo (*A. sativum*) y azucenas (*Lilium* spp.); **cormo**: fresias (*Freesia* spp.), gladiolos (*Gladiolus* spp.) y azafrán (*Crocus sativus*); **tubérculo caulinar**: papa (*Solanum tuberosum*) y **tubérculo radical**: dalias (*Dahlia* spp.) y batata (*Ipomoea batatas*), **rizoma**: sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*) y lirios (*Iris* spp.), **estolones**: frutilla (*Fragaria chiloensis*).

PLANTAS PERENNES LEÑOSAS

Incluyen a árboles y arbustos, de hojas caducas o persistentes, que no se agotan en la floración y fructificación anual (Fig. 1.2).

Se llama **árbol**, al vegetal leñoso de \pm 5m de altura, con tallo simple (tronco) hasta la llamada cruz, en que se ramifica y forma la copa, y **arbusto**, al vegetal leñoso de menos de 5m de altura, sin un tronco preponderante, porque se ramifica desde la base. En ambos casos, en climas templados, responden al acortamiento de la longitud del día y a la menor temperatura del otoño, con la formación de **yemas durmientes**. Tanto en sus yemas terminales como axilares se protegen los meristemas apicales caulinares mediante **escamas gemarias, catafilos** o **péculas**. Estos catafilos son hojas modificadas, muy unidas entre sí, generalmente coriáceas y con revestimientos pilosos y suberosos. En algunos casos van acompañados de secreciones mucilaginosas o resinosas producidas por las mismas escamas, que las adhieren aún más, constituyéndose en efectivas protectoras de las yemas.

Para que se reinicie el crecimiento, es necesaria la acumulación de períodos prolongados a bajas temperaturas. Por ejemplo los manzanos (*Malus sylvestris*), necesitan entre 1000 y 1400 horas frío para que produzcan flores y hojas durante la primavera. Estos requerimientos evitan que las yemas se activen en épocas desfavorables. Del mismo modo, un árbol debe acumular una cantidad de tiempo a temperaturas cálidas, por lo que las heladas tardías, afectarán a las plantas que hayan completado tanto el requerimiento de frío como el de calor. Pero no sólo la temperatura, sino que también la longitud del día actúa sobre estos procesos, que en última instancia dependen de niveles hormonales.

Al reactivarse el crecimiento, los catafilos de cada yema caen dejando cicatrices en sus puntos de inserción alrededor del tallo, lo que constituye la **cicatriz anual**. La distancia entre dos cicatrices anuales consecutivas es la medida del crecimiento de la rama en ese año. Si bien esto tiene su significación para algunas especies, resulta particularmente importante en el caso de los frutales ya que, según las especies, la fructificación depende

de **yemas invernantes** (de un año, en *Prunus persica* “duraznero”, *P. armeniaca* “damasco” y *P. avium* “cerezo”, dentro de las Prunoideas), de **yemas tardías** (de más de dos años en ciertas Pomoideas: *Malus sylvestris* “manzano”, *Pyrus communis* “peral”) o **yemas anticipadas** (las que se forman en el año para producir los higos, en *Ficus carica* “higuera”).

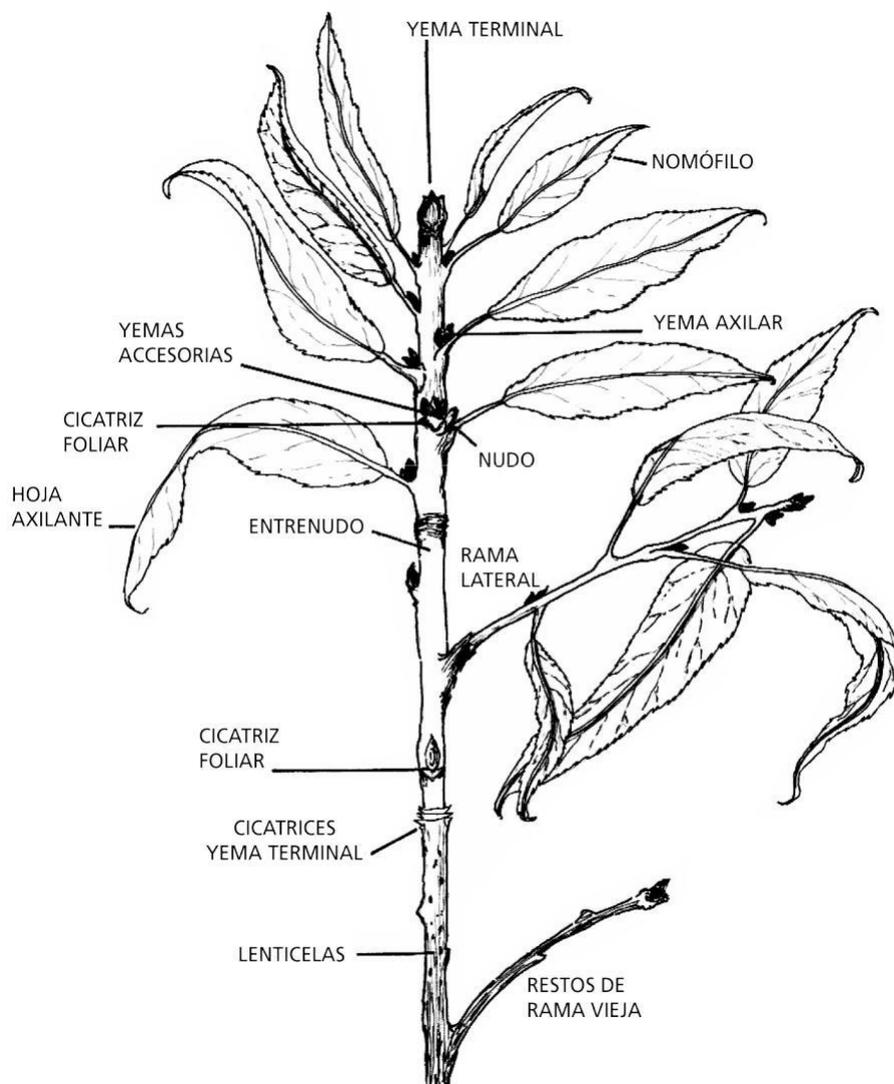


Fig. 1.2. Planta de *Prunus persica* (L.) Batsch “duraznero”

CAPÍTULO 2

MORFOLOGÍA DE LAS SEMILLAS, GERMINACIÓN Y PLÁNTULAS

LA SEMILLA

Es universalmente reconocida la importancia de las semillas en la historia y en el desarrollo de la vida. Desde los albores de la humanidad, cuando el hombre dejó de comer sólo lo que recolectaba o cazaba y descubrió el valor nutritivo de las semillas hasta nuestros días, se ha recorrido un largo camino en el que es indiscutible la importancia de las semillas como fuente de fibras (algodón), medicamentos (ricino, castaño de Indias), condimentos (pimienta, comino, anís), productos industriales (lino, maíz, soja, café, chocolate), bebidas (cebada cervecera), entre otras aplicaciones.

Desde el punto de vista botánico, la semilla es el óvulo transformado después de la fecundación. Según su función, es una estructura que permite la continuidad entre generaciones sucesivas de plantas pertenecientes a una misma especie y constituye, en las espermatófitas la estructura típica de diseminación. Si relacionamos la estructura con la función de cada una de sus partes, la semilla contiene el **embrión** que es el rudimento de una nueva planta, el endosperma, que contiene los **nutrientes** indispensables para la germinación y el **episperma**, que es la cubierta seminal con función de protección. El embrión se halla en estado de latencia y puede presentar distinta posición dentro de la semilla. La ubicación y el origen de las reservas también pueden ser variables.

IMPORTANCIA DE LAS SEMILLAS

Si consideramos la importancia de la agricultura en nuestro país, la semilla es el producto agrícola que más valor agregado tiene por la incorporación de tecnología. Desde este punto de vista, el análisis de la estructura y función e incluso el concepto de semilla cambian hacia una concepción práctica.

La semilla es:

- Una estructura viva, cuya función es germinar y producir una planta sana y vigorosa. No puede estar, por lo tanto, expuesta por mucho tiempo al calor, al frío, a la humedad ni sometida a un trato brusco.
- El eslabón entre generaciones porque es portadora de los genes de la especie.
- Importante fuente de alimento para la humanidad ya sea en forma directa o bien industrializada (harina, aceites) y la base de la agricultura.

Si analizamos una semilla de maní, por ejemplo, desde la óptica de la agricultura, consta de un embrión y del episperma muy flexible cuyo espesor cambia según las variedades y las condiciones meteorológicas. El episperma protege al embrión contra el ataque de hongos porque posee compuestos fenólicos muy solubles en agua, por lo cual debe permanecer intacto y seco durante la cosecha y procesamiento, de lo contrario se produce el deterioro de la semilla. El embrión está compuesto por dos prominentes cotiledones

reservantes y el eje embrionario conformado por el ápice caulinar y aproximadamente 9 primordios foliares insertos por encima del epicótilo, el hipocótilo y la radícula. Ésta es prominente, por lo tanto queda expuesta a sufrir daño mecánico durante la cosecha y el almacenamiento. También los cotiledones son de consistencia frágil y del mismo modo susceptibles al daño mecánico.

Antes del mejoramiento genético la soja de tegumento negro, proveniente de tipos salvajes, presentaba un episperma grueso e impermeable y por lo tanto resistente al deterioro. Por el contrario, la selección genética de variedades comerciales actuales favoreció indirectamente los tegumentos delgados muy permeables, pero consecuentemente susceptibles de sufrir daño mecánico (agrietamiento) y climático (sensibilidad a altas o bajas temperaturas, humedad).

ESTRUCTURA DE UNA SEMILLA

La semilla consta de una cubierta de protección, el **tegumento seminal** o **episperma** ($2n$), derivado de los tegumentos del óvulo; el **embrión** ($2n$), que es el nuevo esporófito originado por el proceso de embriogénesis a partir del cigoto, y el **endosperma** ($3n$), que es el tejido nutritivo desarrollado por divisiones mitóticas del núcleo endospermogénico (Fig. 2.1).

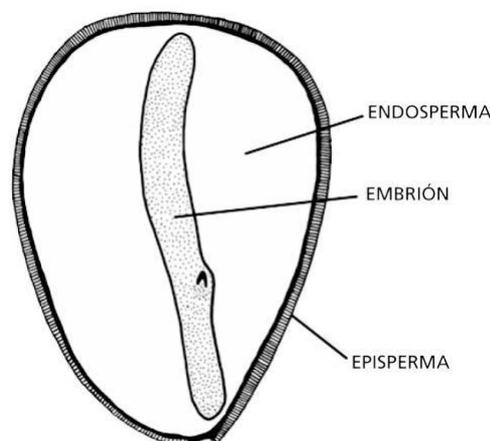


Fig. 2.1. Características de una semilla de *Yucca* sp. "yuca".

Los detalles estructurales del óvulo se conservan en la semilla con distintos grados de modificación. En algunas semillas, como en poroto (*Phaseolus* spp.) y maní (*Arachis hypogaea*) el embrión es grande y ocupa todo el volumen de la semilla. En otras, el embrión es pequeño y está inmerso en el tejido nutritivo como en tomate (*Lycopersicon esculentum*) o maíz (*Zea mays*). Los tegumentos pueden reducirse a una delgada capa o transformarse adquiriendo características especiales para la diseminación. El **micrópilo**

puede permanecer visible como un poro o estar obliterado. El funículo al secarse, se separa de la semilla por absición y deja una cicatriz llamada **hilo**. En los óvulos anátropos, parte del funículo se une al óvulo, formando un reborde longitudinal, visible en el episperma, denominado **rafe** (Fig. 2.2).

La morfología de las semillas varía en los distintos grupos de plantas; las características particulares de las especies permanecen constantes, permitiendo su identificación.

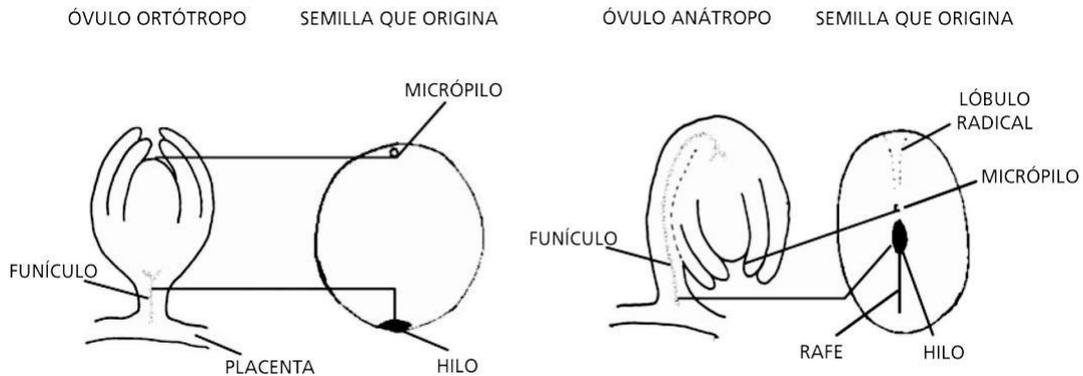


Fig. 2.2. Relación entre los óvulos y las semillas que originan.

CUBIERTA SEMINAL

Cumple funciones relacionadas con la protección, absorción de agua durante la germinación y dispersión.

Las semillas de las Angiospermas tienen por lo general cubiertas seminales secas, pero algunas presentan capas suculentas como la epidermis externa comestible de la cubierta seminal de la granada (*Punica granatum*).

Las semillas con tegumentos secos son más evolucionadas y pueden estar incluidas en diferentes tipos de frutos. Cuando están protegidas por un pericarpo o clamidocarpo consistente, como en la drupa del durazno (*Prunus persica*) y la cipsela del girasol (*Helianthus annuus*) respectivamente, los tegumentos suelen ser delgados o poco desarrollados. Ocurre lo contrario en los frutos dehiscentes. En el caso de las semillas de algodón (*Gossypium hirsutum*), la cubierta seminal la constituyen las fibras utilizadas en la industria textil. Esta fibra comercial corresponde a tricomas o pelos originados a partir de células epidérmicas de la cubierta de las semillas que sufren un alargamiento. Estas semillas, denominadas comosas, presentan dos tipos de pelos entremezclados; los largos, de valor textil para la fabricación de hilo y telas, y los cortos (llamados linters o borra), procesados para obtener fibras y subproductos de celulosa, cuerdas gruesas, material de relleno y además se emplean en la fabricación de papel.

Las semillas con tegumentos carnosos se consideran primitivas y presentan partes comestibles y/o atractivas para los animales (**eleosoma**, **arilo** y **carúncula**) que contribuyen a su diseminación. Los **eleosomas** son reservas de aceites exteriores a la semilla que las hormigas utilizan como alimento, sin perjudicarla, como por ejemplo en el romero (*Rosmarinus officinalis*). El **arilo** es una excrecencia que puede presentar formas variadas en la cubierta seminal y sirve para la dispersión de la semilla. En la nuez moscada (*Myristica fragrans*) el arilo rojizo que envuelve toda la semilla se comercializa con el nombre de macis, ya que de él se obtiene aceite esencial para perfumería y también se usa como condimento (Fig. 2.3A). La **carúncula** es un arilo micropilar de pequeñas dimensiones, como el que se encuentra en ricino (*Ricinus communis*) (Fig. 2.3B).

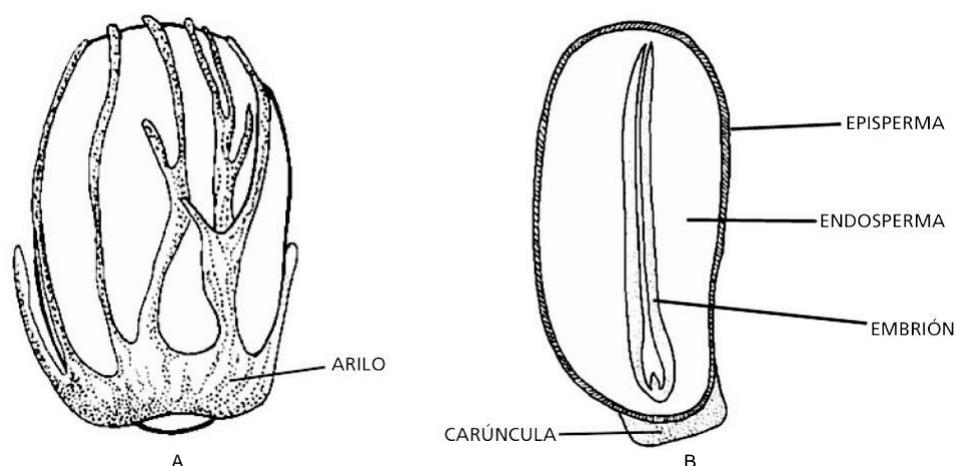


Fig. 2.3. Tipos de arilos.

A: Arilo en *Myristica fragrans* Houtt. "nuez moscada".
 B: Carúncula en *Ricinus communis* L. "ricino".

La cubierta seminal sirve de protección al embrión y las características del episperma son variadas y complejas. En algunas semillas están relacionadas con el control de la germinación restringiéndola a períodos y condiciones ambientales más favorables para el crecimiento de la plántula. La inhibición de la germinación puede basarse en un alto grado de **impermeabilidad al agua**. Estos efectos pueden ser atribuidos a las capas de células que componen la cubierta que se transforman en esclereidas o a la presencia de compuestos tales como cutina, suberina, lignina y fenoles. Estas semillas, llamadas **duras**, frecuentes en semillas de fabáceas como en las de alfalfa (*Medicago sativa*), requieren para germinar un tratamiento abrasivo o de ablandamiento denominado **escarificación**, que puede realizarse por distintos métodos: inmersión en agua hirviendo (escarificado físico), tratamiento con ácido sulfúrico (escarificado químico) o lijado hasta desgastar la parte superficial de la cubierta (escarificado mecánico). La escarificación también puede ocurrir espontáneamente en la naturaleza por la acción del agua, del viento, de los microorganismos presentes en el suelo, factores que promueven la germinación. Por medio del mejoramiento genético se ha logrado que muchas especies

de fabáceas hayan perdido la condición de semillas duras asegurando una germinación uniforme y rápida, importante para la implantación de todo cultivo.

En semillas de determinadas especies los tegumentos tienen caracteres que ayudan a la **dispersión**. Las semillas con episperma resistentes, comidas por animales y por el hombre pueden tolerar los procesos digestivos pasando a través del tracto intestinal sin sufrir daño. Ej.: algarrobos (*Prosopis* spp.). Otras semillas presentan el tegumento formado por células que contienen **mucílago**, las cuales, en condiciones adecuadas para la germinación, forman una película gelatinosa sobre la superficie que favorece la absorción y retención de agua evitando su desecación. Ej.: lino (*Linum usitatissimum*). Otras veces las semillas pueden dispersarse por mecanismos o estructuras provenientes del fruto como las alas de olmos (*Ulmus* spp.) y de fresnos (*Fraxinus* spp.).

Las funciones que cumple el episperma se pueden resumir en los siguientes aspectos:

- Proteger los tejidos meristemáticos y de reserva de posibles golpes y raspaduras.
- Impedir el ingreso de microorganismos (bacterias y hongos).
- Regular la velocidad de entrada de agua a la semilla evitando posibles daños al embrión por imbibición violenta (entrada rápida de agua).

EMBRIÓN

Se origina a partir del **huevo** o **cigoto** por sucesivas divisiones mitóticas, durante el proceso de embriogénesis. Cuando completa su crecimiento, es una planta en miniatura conformada por los tres órganos fundamentales de una planta adulta: la raíz representada por la **radícula** en cuyo extremo se encuentra el **ápice radical**, el tallo, por el **hipocótilo** que termina en la **gémula** o **plúmula** que contiene el **ápice caulinar** y las hojas representadas por el o los **cotiledones** dependiendo de que se trate de monocotiledóneas o dicotiledóneas. El embrión permanece en estado de vida latente o letargo hasta que se produzcan las condiciones propicias para la germinación.

De acuerdo a la **forma**, el embrión puede ser **recto** como en el ricino (*Ricinus communis*) o **curvo** en el tomate (*Lycopersicon esculentum*), y según su **disposición** en la semilla, **lateral** tal como se presenta en el trigo (*Triticum aestivum*) o **axial** en zapallo (*Cucurbita maxima*). En cuanto a los cotiledones, pueden ser de formas variadas.

Todas estas características son elementos importantes para la diferenciación taxonómica.

ENDOSPERMA

Es el tejido que contiene los nutrientes de la semilla, con dotación cromosómica $3n$. El endosperma deriva de la fusión de los núcleos polares de la célula media o central del saco embrionario y de uno de los gametos masculinos (núcleo endospermogénico).

Embrión y endosperma se desarrollan por divisiones mitóticas a expensas en un principio de la **nucela** que cede sus reservas, de modo que al tiempo que embrión y endosperma crecen, el tejido nucelar es empujado lateralmente y sus células colapsadas quedan tapizando internamente la cubierta seminal. Cuando la semilla está madura el endosperma puede presentarse como un tejido blanquecino y esponjoso que rodea al embrión (**semillas endospermadas**) o puede ser consumido completamente durante la maduración del embrión y las reservas quedan alojadas en el mismo embrión (**semillas exendospermadas**).

TIPOS DE SEMILLAS

Según la localización y el origen de las sustancias de reserva las semillas pueden clasificarse en endospermadas, exendospermadas o perispermadas.

Las **semillas endospermadas** (Fig. 2.4A) son aquellas que presentan las reservas en el endosperma. Ej.: la mayoría de las monocotiledóneas, entre ellas poáceas y palmeras, y muchas dicotiledóneas como apiáceas y solanáceas.

Las **semillas perispermadas** (Fig. 2.4B) se caracterizan porque las reservas se localizan en el **perisperma** ($2n$). Este tejido se forma a expensas de la nucela del óvulo como ocurre en la pimienta (*Piper nigrum*), o de los tegumentos. En muchas especies los dos tipos de tejidos reservantes mencionados coexisten o son transitorios al ser reabsorbidos casi completamente por el embrión en formación, antes de que la semilla entre en estado de latencia. En este último caso, las reservas finalmente quedan almacenadas en los cotiledones del embrión, por lo que son grandes y voluminosos. Estas semillas se denominan **exendospermadas** como en la arveja (*Pisum sativum*) (Figs. 2.4C).

Las principales sustancias almacenadas en los tejidos reservantes son **carbohidratos**, **proteínas** y **lípidos**. En maíz (*Zea mays*), por ejemplo, el principal compuesto de reserva es el almidón ubicado en el endosperma, mientras que el embrión contiene cerca del 50% de lípidos. A su vez, la capa externa de células del endosperma almacena proteínas en forma de granos de **aleurona** y como **gluten**, que es el compuesto que le confiere las características de plasticidad y consistencia a la masa elaborada con harina de cereales. En el embrión es frecuente la presencia de **lípidos** como en las semillas de girasol (*Helianthus annuus*) o maní (*Arachis hypogaea*). En otros casos el embrión puede contener **proteínas** tal como ocurre en soja (*Glycine max*) que presenta 40% de estas sustancias y 20% de lípidos.

Las reservas son consumidas por el embrión durante el proceso de germinación y el hombre las utiliza como fuente de alimento.

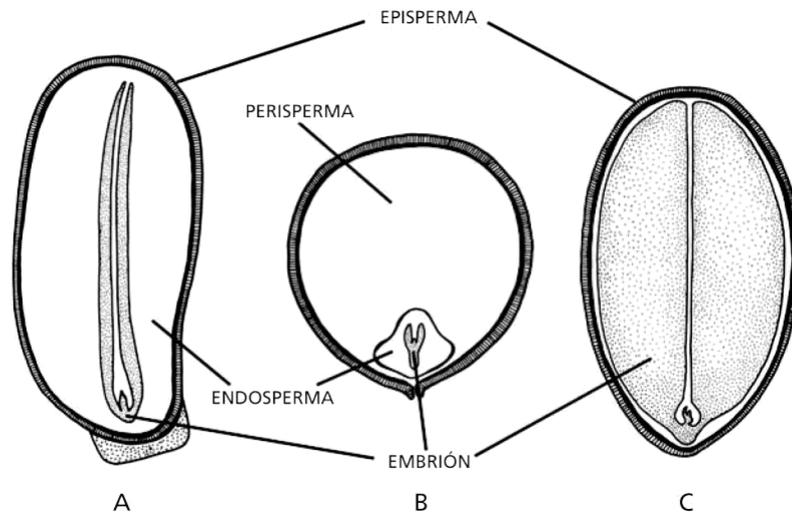


Fig. 2.4. Tipos de semillas.
 A: Semilla endospermada.
 B: Semilla perispermada.
 C: Semilla exendospermada.

SEMILLAS DE DICOTILEDÓNEAS

SEMILLAS ENDOSPERMADAS

La semilla de pimiento (*Capsicum annuum*) presenta una cubierta seminal rugosa destacándose la presencia del hilo en el que está incluido el micrópilo. El embrión es curvo con dos cotiledones delgados que protegen el ápice caulinar. El hipocótilo alargado se continúa con la radícula. El endosperma, de coloración blanquecina rodea completamente al embrión (Fig. 2.5).

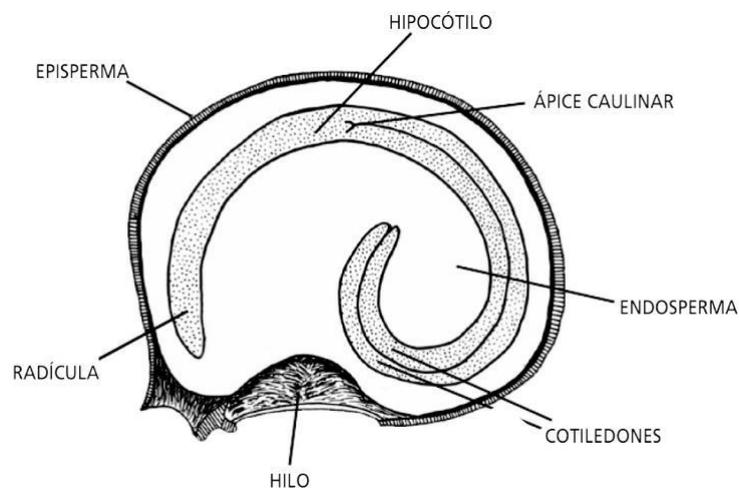


Fig. 2.5. Corte longitudinal de una semilla de *Capsicum annuum* L. "pimiento"

SEMILLAS EXENDOSPERMADAS

Cuando se examina una semilla de poroto (*Phaseolus* sp.) puede observarse una cicatriz llamada hilo, de forma más o menos oval, que deja el funículo al secarse. Cerca del **hilo** puede apreciarse una pequeña abertura en forma circular, que corresponde al **micrópilo** del óvulo. Por este orificio emergerá la radícula al germinar. En el otro extremo del hilo se observa el **rafe**, especie de costura que proviene de la soldadura del funículo al óvulo cuando éste no es ortótropo; por esta región ingresa el hacecillo que nutre al óvulo y a la semilla cuando está en formación. Además sobre el rafe se hace evidente una saliencia o protuberancia que corresponde a una zona debilitada de la cubierta que se denomina **lente** (Ver Fig. 2.2).

Al extraer el tegumento, queda expuesto el embrión, formado por dos cotiledones voluminosos que se unen al eje hipocótilo-radícula en el **nudo cotiledonar**. Al separar los cotiledones puede verse por encima de dicho nudo unas hojitas muy pequeñas, **primordios foliares**, que protegen al meristema apical caulinar, formando con él la **gémula** o **plúmula**. En algunos casos se encuentra desarrollado el **epicótilo** que es el primer entrenudo de tallo situado sobre el nudo cotiledonar. El entrenudo situado por debajo de los cotiledones es el **hipocótilo** y a continuación se sitúa la **radícula**, futura raíz principal (Fig. 2.6).

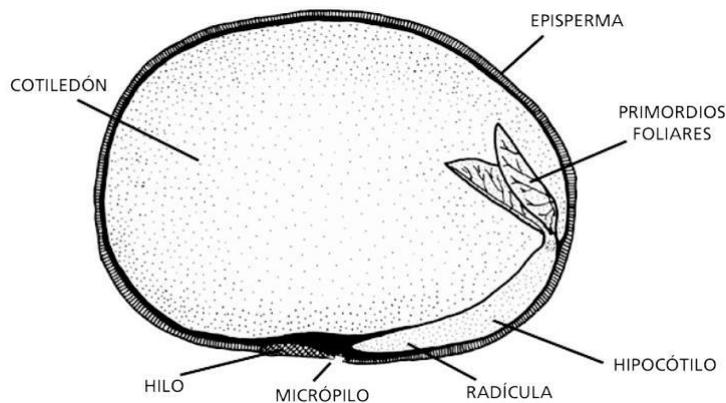


Fig. 2.6. Corte longitudinal de una semilla de *Phaseolus vulgaris* L. "poroto"

SEMILLAS PERISPERMADAS

En estas semillas, las reservas se encuentran acumuladas en el perisperma, tejido nutritivo que proviene de la **nucela del óvulo**. Puede existir como tejido nutritivo único o acompañado de una capa de endosperma. Son ejemplos la remolacha (*Beta vulgaris*) y la espinaca (*Spinacia oleracea*), pertenecientes a las chenopodiáceas (Fig. 2.7).

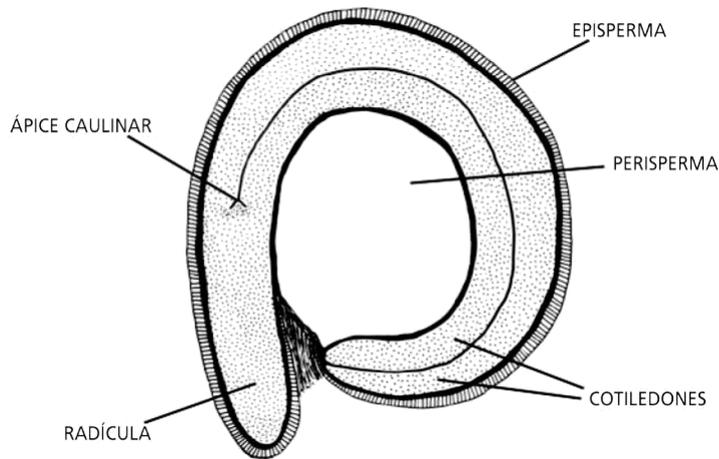


Fig. 2.7. Corte longitudinal de una semilla de *Spinacia oleracea* L. "espinaca"

SEMILLAS DE MONOCOTILEDÓNEAS

Las semillas de monocotiledóneas son endospermadas, pero sus características difieren si se trata de semillas de poáceas o de plantas pertenecientes a otras familias.

SEMILLAS DE MONOCOTILEDÓNEA NO POÁCEAS

En la semilla **endospermada** de cebolla (*Allium cepa*), por ejemplo, el embrión ocupa el centro y queda rodeado por el endosperma. El embrión presenta una pequeña muesca o depresión en un costado donde se ubica el meristema apical, es decir que la plúmula es lateral (Fig. 2.8).

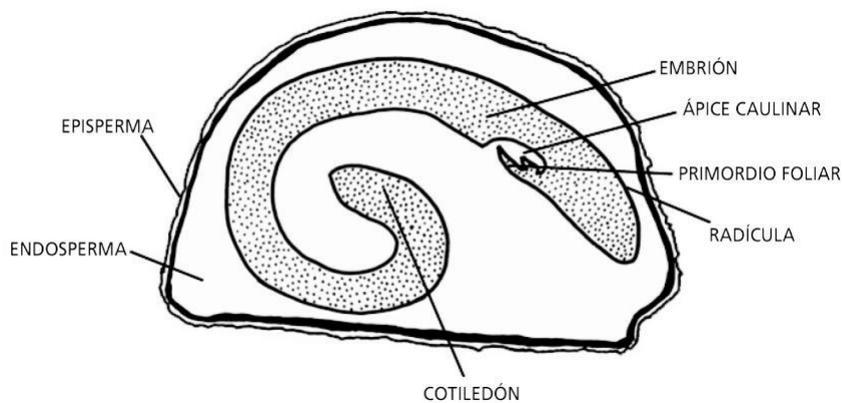


Fig. 2.8. Corte longitudinal de una semilla de *Allium cepa* L. "cebolla"

SEMILLAS DE POÁCEAS

En un corte longitudinal perpendicular a la cara plana y ancha del cariopse de maíz, se observa el embrión de posición basal lateral adosado al **endosperma** por medio de un voluminoso cotiledón llamado **escutelo** (Fig. 9B). La parte inferior del eje embrionario presenta la **radícula**, que tiene en su parte inferior un meristema apical protegido por la **caliptra**, **cofia** o **pilorriz**. La raíz y su cofia están cubiertas a su vez por una envoltura, la **coleorriza**, que es atravesada durante la germinación. Por encima de la radícula está el **nudo escutelar** en el cual el cotiledón se inserta al tallo; esa porción de tallo se denomina **mesocótilo**. El eje termina en el ápice caulinar protegido por varios primordios foliares constituyendo la **plúmula**. Ésta se halla recubierta por una vaina, el **coleóptilo**, que presenta forma de cono hueco con una ranura en el ápice, a través de la cual emergen los primordios foliares durante el crecimiento de la plántula.

En algunas poáceas como el trigo (*Triticum aestivum*), se encuentra una pequeña escama opuesta al escutelo, el **epiblasto**, que es considerado un segundo cotiledón rudimentario (Fig. 2.9A).

El cotiledón o escutelo es una estructura en forma de escudo que recubre parcialmente al eje embrionario. Durante la germinación, la epidermis del escutelo es la fuente de enzimas hidrolíticas que degradan las reservas presentes en el endosperma. El escutelo también cumple la función de absorber nutrientes (función haustorial) y transportarlos al eje embrionario durante la germinación.

La estructura del embrión de poáceas es compleja y los botánicos se han preocupado por interpretarla realizando una comparación con la estructura del embrión de otras monocotiledóneas. Una de esas teorías interpreta que el escutelo corresponde a la lámina, el coleóptilo a la lígula, el epiblasto a la vaina del cotiledón y la coleorriza a la raíz primaria o embrionaria que es abortiva. La radícula que la atraviesa es considerada la primera raíz adventicia como se puede observar en el maíz (Fig. 2.9B).

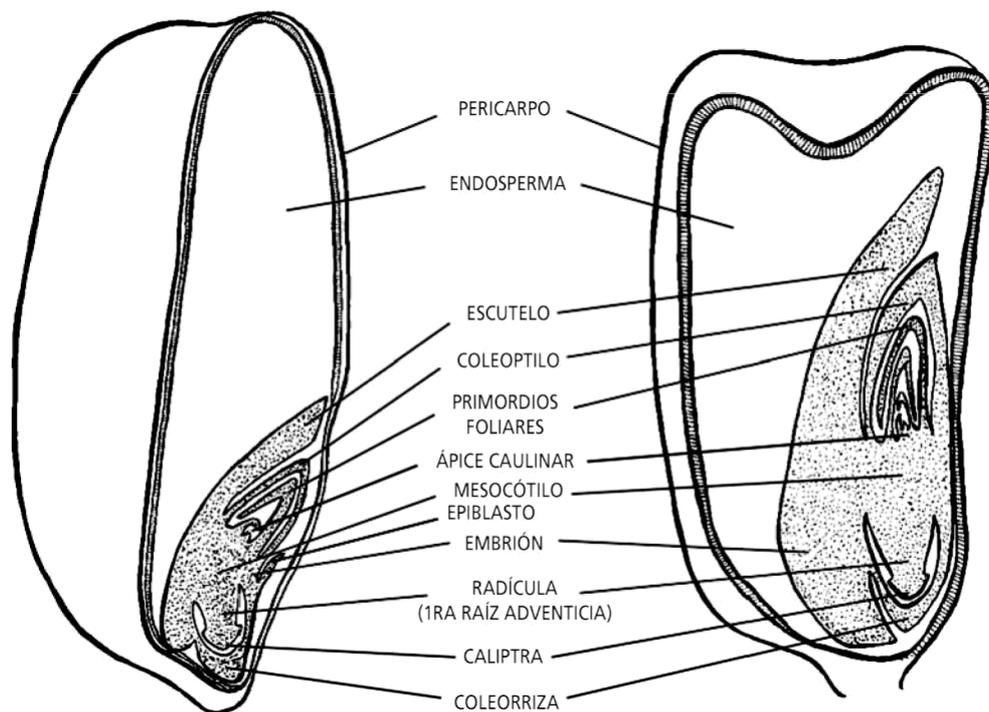


Fig. 2.9. Corte longitudinal de "semillas" de poáceas
 A: *Triticum aestivum* L. "trigo".
 B: *Zea mays* L. "maíz".

CALIDAD DE LA SEMILLA PARA LA SIEMBRA

Una semilla de buena calidad es de importancia fundamental para el éxito de un cultivo. Los principales aspectos que deben tenerse en cuenta son:

Calidad física: hace referencia a la **pureza física-botánica** (sin impurezas y sin semillas de malezas) y **pureza genética** (semillas del mismo cultivar).

Calidad fisiológica: se refiere al poder germinativo (porcentaje de plántulas normales), vigor.

Calidad sanitaria: sin microorganismos (bacterias u hongos).

GERMINACIÓN Y PLÁNTULA

La germinación es la reanudación del crecimiento del embrión luego de la entrada de agua a la semilla. Otros factores ambientales, como la temperatura y el nivel de oxígeno, promueven este proceso.

Mientras que la semilla se embebe y se hidrata lentamente al principio y luego más rápidamente, el embrión latente reanuda su metabolismo; los orgánulos celulares y las enzimas presentes se activan y se sintetizan otras nuevas que sirven para degradar las reservas almacenadas, iniciar la división celular y promover el crecimiento que requiere un suministro continuo de agua y nutrientes. Antes de que el embrión se convierta en una planta autótrofa, utiliza las reservas ubicadas en el tejido nutricio (endosperma o perisperma) o en el mismo embrión. En soja (*Glycine max*), por ejemplo, el primer órgano que emerge es la radícula rompiendo la cubierta seminal a nivel del micrópilo, luego se alarga el hipocótilo de tal manera que los cotiledones encerrados en la cubierta seminal son empujados por encima del nivel del suelo. El hipocótilo se endereza, la cubierta seminal se desprende de los cotiledones que a su vez se separan entre sí, de modo que queda expuesto el epicótilo y el ápice caulinar. Una vez que los cotiledones alcanzan la superficie del suelo y reciben la luz del sol, dejan de ser órganos reservantes para cumplir funciones fotosintéticas. La plántula presentará sus primeras hojas normales llamadas **nomofilos** y se volverá un organismo autótrofo. Este tipo de germinación se denomina **germinación epigea**. En la plántula de soja como en otras leguminosas se observa una secuencia en la aparición de las hojas: la primera hoja que aparece es rudimentaria, el **catafilo**, luego una hoja unifoliolada, el **protofilio** y por último aparecen las hojas normales llamadas nomofilos que son trifolioladas.

Sin embargo hay otras especies en que el hipocótilo queda reducido manteniendo los cotiledones bajo tierra, mientras que el epicótilo crece llevando el ápice caulinar protegido por los primordios foliares a la superficie del suelo. En este caso los cotiledones cumplen con la función de ceder las reservas que contienen al eje embrionario durante la germinación y no llegan a fotosintetizar. Este tipo de germinación se denomina **hipogea**. Ej.: arveja (*Pisum sativum*) (Fig. 2.10).

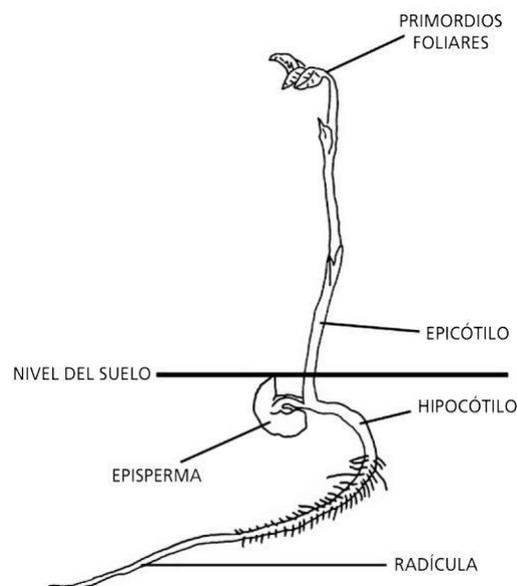


Fig. 2.10. Germinación hipogea en *Pisum sativum* L. "arveja"

En las monocotiledóneas, la germinación puede ser también de los dos tipos analizados. Es epigea, por ejemplo en cebolla (*Allium cepa*) (Fig. 2.11) y es hipogea en poáceas (Fig. 2.12).

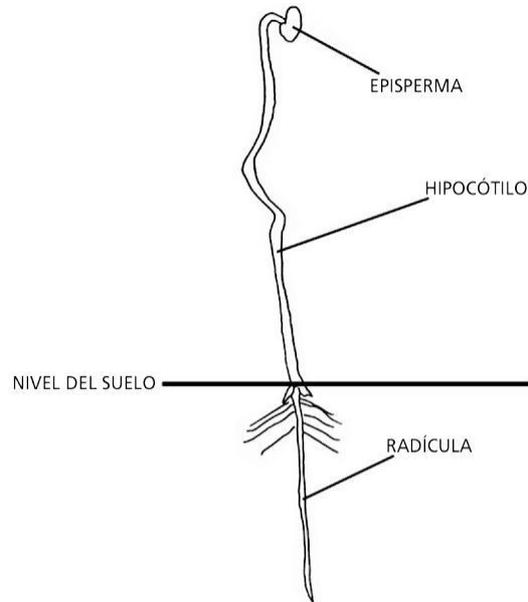


Fig. 2.11. Germinación epigea en *Allium cepa* L. "cebolla"

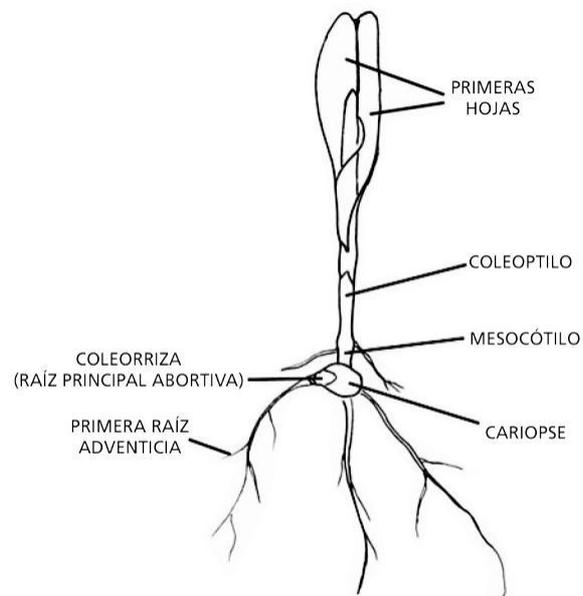


Fig. 2.12. Germinación hipogea en *Zea mays* L. "maíz"

Algunos autores consideran que las semillas exendospermadas se encuentran en ventaja para la germinación con respecto a los otros tipos. Su crecimiento está garantizado porque los nutrientes ya han pasado al embrión y sólo resta movilizarlos dentro de la planta. En cambio, en las semillas endospermadas, los nutrientes tienen que pasar desde el endosperma hasta el embrión y recién después contribuir al crecimiento de la plántula. Requieren así de más tiempo y de mejores condiciones para prosperar.

Desde un punto de vista aplicado, la capacidad de germinación de un lote de semillas está determinada por el porcentaje de plántulas normales que se producen. Se entiende por plántula normal aquellas que poseen un sistema radical y caulinar completos y sin mayores daños, de tal manera que se asegure el establecimiento.

CAPÍTULO 3

EXOMORFOLOGÍA DE LAS PLANTAS EN RELACIÓN CON LA FUNCIÓN Y EL AMBIENTE

ORGANIZACIÓN DE LA RAÍZ EN RELACIÓN AL APROVISIONAMIENTO DE AGUA Y NUTRIENTES

La raíz es el órgano de la planta especializado en la **absorción**, además de cumplir funciones de **fijación** y **almacenamiento**. En una planta debe existir un equilibrio entre el sistema caular y el radical. Éste debe estar en condiciones para fijar y abastecer con agua y nutrientes al vástago para elaborar fotoasimilados que de este modo permiten el mantenimiento de la planta.

Es importante, desde el punto de vista de la agricultura, conocer los sistemas radicales de las plantas de cultivo. ¿Hasta qué profundidad penetran las raíces? ¿Cuál es su extensión horizontal? ¿De qué zona del suelo absorben el agua y los minerales? ¿Qué capacidad potencial tiene la planta para producir raíces adventicias? El conocimiento de estas características del sistema radical contribuye a establecer en parte las prácticas de cultivo (profundidad de siembra, necesidad de aporque, determinar la distancia entre plantas e hileras por ejemplo).

TIPOS DE SISTEMAS RADICALES

Sistema alorrizo: está constituido por la **raíz principal**, originada a partir de la radícula del embrión, y por **raíces laterales** que se forman a partir del periciclo. La raíz principal penetra profundamente en el suelo, y las raíces laterales lo atraviesan en todas direcciones, invadiéndolo de tal manera que aprovecha al máximo la exploración del suelo.

Hay plantas en las que el sistema radical penetra tan profundamente que actúa como subsolador, roturando la tierra del subsuelo por debajo de la capa arable. Esto ocurre en especies como *Medicago sativa* “alfalfa” y *Melilotus albus* “trébol de olor blanco”.

En horizontes del suelo que por su humedad o sus cualidades nutritivas resultan especialmente favorables, la densidad de las raíces es muy grande formando acúmulos de raíces (Fig. 3.1A).

Sistema homorrizo: está formado por **raíces adventicias**, originadas en cualquier lugar de la planta excepto en la radícula del embrión, que se ramifican constituyendo un sistema fibroso, donde ninguna raíz es más importante que las otras (Fig. 3.1B). La cobertura del sistema fibroso, y la tenacidad con que se fija a las partículas del suelo hace que se constituyan estas plantas en valiosas cubiertas de prevención de la erosión. Especies con estas características son fijadoras de médanos, como por ejemplo el pasto salado (*Distichlis spicata*), la pita (*Agave americana*) y los áloes (*Aloe* spp.). Por otro lado, también favorecen la dispersión de malezas.

Estos sistemas, característicos en forma y estructura para cada especie, se pueden ver modificados por condiciones edáficas y precipitaciones. Por ejemplo, una raíz de trigo

(*Triticum aestivum*), en suelo fértil, con precipitaciones de 650-700 mm, profundiza; con 525-600 mm llega a una mediana profundidad, y con 400-475 mm desarrolla un sistema radical cercano a la superficie.

La presencia de estratos de rocas y la competencia interespecífica o intraespecífica, también modifica las características de la raíz. Cuando las plantas crecen muy cerca unas de otras, la competencia entre los sistemas radicales que se entrelazan, empieza mucho antes de que las partes aéreas empiecen a darse sombra unas a otras. Es así que la presencia de malezas en un cultivo provoca la reducción en el rendimiento, debido en parte a la competencia de las raíces, cuyo efecto es equivalente a la competencia de la parte aérea por la luz.

Por otra parte, el equilibrio entre sistema radical y desarrollo caulinar puede verse alterado por varios factores: enfermedades fúngicas o plagas de insectos que atacan ya sea las raíces o los vástagos, destrucción de raíces durante un trasplante, labores culturales inadecuadas o poda. Cuando se trasplanta un árbol joven, de duraznero (*Prunus persica*) por ejemplo, es inevitable destruir parte de sus raíces; consecuentemente, la superficie absorbente de la planta se reduce. En estos casos es aconsejable podar o eliminar ramas tratando de restablecer dicho balance.

También es importante considerar la capacidad de formar raíces adventicias después del trasplante cuando se hacen almácigos de especies hortícolas. Este procedimiento se realiza en berenjena (*Solanum melongena*), repollo (*Brassica oleraceae var. capitata*), pimiento (*Capsicum annum*), tomate (*Lycopersicon esculentum*), con buenos resultados.

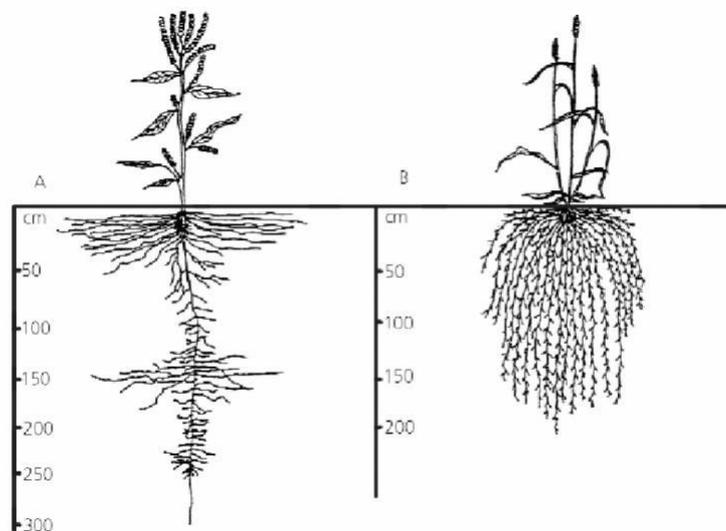


Fig. 3.1. Sistemas Radicales

A: Alorrizo

B: Homorrizo

ORGANIZACIÓN DEL VÁSTAGO EN RELACIÓN AL APROVECHAMIENTO DE LA LUZ

El principio fundamental de la organización de los cormófitos, está determinado por el sistema de vida autótrofo y se caracteriza por su diferenciación polar establecida durante la embriogénesis. Por un lado, presenta un vástago orientado hacia la luz provisto de órganos asimiladores, las hojas, y por otro, la formación de un extenso sistema de fijación, representado por la raíz, que sirve también para la absorción de agua y minerales.

SUCESIÓN FOLIAR

El concepto de **hoja** es amplio, comprendiendo a todos los apéndices laterales del eje caulinar que tienen un crecimiento apical definido. Por ello, la forma, estructura y función, varían con la posición en el cuerpo de la planta. La serie compuesta por las hojas transformadas, consideradas a partir de los cotiledones y hasta llegar a las hojas florales, constituyen la **sucesión foliar**. Esta sucesión, puede presentarse completa como en el haba (*Vicia faba*) (Fig. 3.2), o sólo encontrarse algunos tipos de hojas, dependiendo de las especies. Esta sucesión cuando es completa, presenta los siguientes tipos de hojas:

Cotiledones: son las hojas embrionales que se insertan en el nudo cotiledonar. Pueden permanecer bajo tierra, si durante la germinación crece el epicótilo, o emerger por elongación del hipocótilo. Cuando las plántulas provienen de una semilla endospermada, como en el tomate (*Lycopersicon esculentum*), son fotosintetizantes. Si la plántula deriva de una semilla exendospermada, ceden primero sus reservas, y luego se vuelven verdes y fotosintetizan como en el maní (*Arachis hypogaea*).

Catafilos: son hojas escuamiformes y membranosas, que pueden ser fotosintetizantes; se ubican sobre el eje caulinar, por encima de los cotiledones. También los catafilos se encuentran en rizomas como en el sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*) o en tubérculos caulinares como los de papa. Las escamas o pérulas de las yemas invernantes de especies perennes leñosas (*Fraxinus* spp. "fresnos"), también son catafilos y su función es la protección del ápice y primordios foliares durante la época desfavorable.

Protofilos: son las hojas juveniles que se encuentran por encima de los cotiledones o catafilos. Son parecidos a hojas normales pero más simples, por ejemplo en las leguminosas con hojas trifolioladas los protofilos son unifoliolados.

Nomofilos: son las hojas normales, en general laminares y de consistencia herbácea, especializadas en la fotosíntesis, que aparecen luego de los protofilos, catafilos o cotiledones.

Hipsofilos: son los distintos tipos de brácteas que acompañan a las flores. Su función es aparentemente de protección, pero en muchos casos son coloreados y actúan ejerciendo atracción para los agentes polinizadores, de la misma manera que lo hacen los pétalos. Ej.: Santa Rita (*Bougainvillea spectabilis*), cala (*Zantedeschia aethiopica*).

Antofilos: son las hojas modificadas que forman el cáliz, la corola, el androceo y el gineceo, ubicadas en el braquiblasto (“braqui”= corto y “blasto”= tallo: tallo con entrenudos cortos) que constituyen la flor.

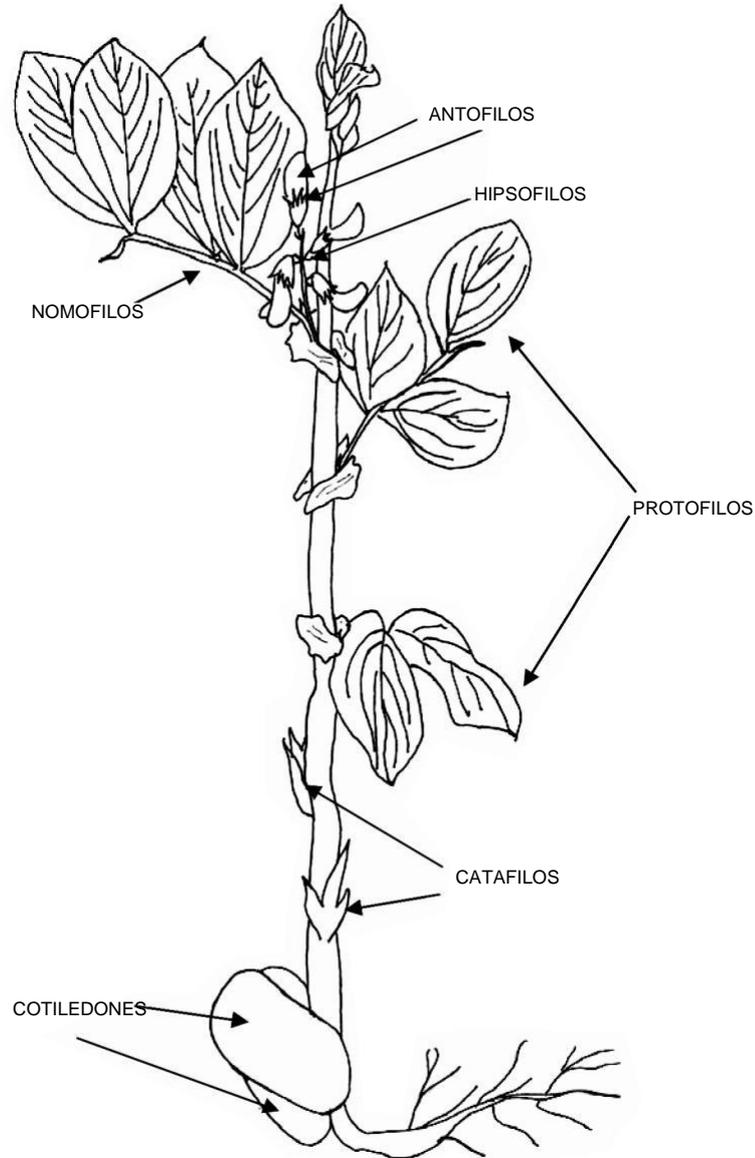


Fig. 3.2. Sucesión foliar en *Vicia faba* L.

ESTRUCTURA EXTERNA DE LA HOJA

Los **nomofilos** u hojas normales, originados a partir de los primordios foliares en la yema apical, son apéndices especializados en la recepción de la luz. Si bien, la mayor diversidad en las plantas terrestres ocurre a este nivel, y por esta razón constituyen caracteres de valor taxonómico, siguen un patrón de organización externa.

En una hoja típica de dicotiledónea, podemos distinguir una parte proximal (por donde la hoja se inserta al tallo), generalmente representada por la **base foliar**, y una parte distal, que comprende el **pecíolo** y la **lámmina** o **limbo**. La función de los pecíolos es sostener la hoja y mantenerla alejada del eje para optimizar la captación de la luz. Son generalmente flexibles, de modo que las hojas se mueven por acción del viento. Esto puede favorecer su enfriamiento e impedir el asentamiento de insectos. En el caso de no estar diferenciado el pecíolo, la hoja es **sésil** o **sentada**. Cuando la lámina es entera, la hoja es **simple**, existiendo una gran diversidad de formas. Ej.: damasco (*Prunus armeniaca*) (Fig. 3.3A), roble (*Quercus robur*), manzano (*Malus sylvestris*), plátano (*Platanus acerifolia*). Si la lámina se presenta dividida, la hoja es **compuesta** y las unidades que la constituyen se denominan **folíolos**, insertándose a lo largo de un **raquis** por medio de **peciólulos**. En este caso la hoja es **pinnada** o **pinnaticompuesta**. Ej.: tipa (*Tipuana tipu*) (Fig. 3.3B), maní (*Arachis hypogaea*). En aquellos casos en los que los folíolos se insertan en un mismo punto, el raquis es **puntual** y la hoja se denomina **palmaticompuesta**; son ejemplo los lupinos (*Lupinus* spp.) y algunos tréboles como el blanco (*Trifolium repens*) o el rojo (*Trifolium pratense*), con hojas **trifolioladas**.

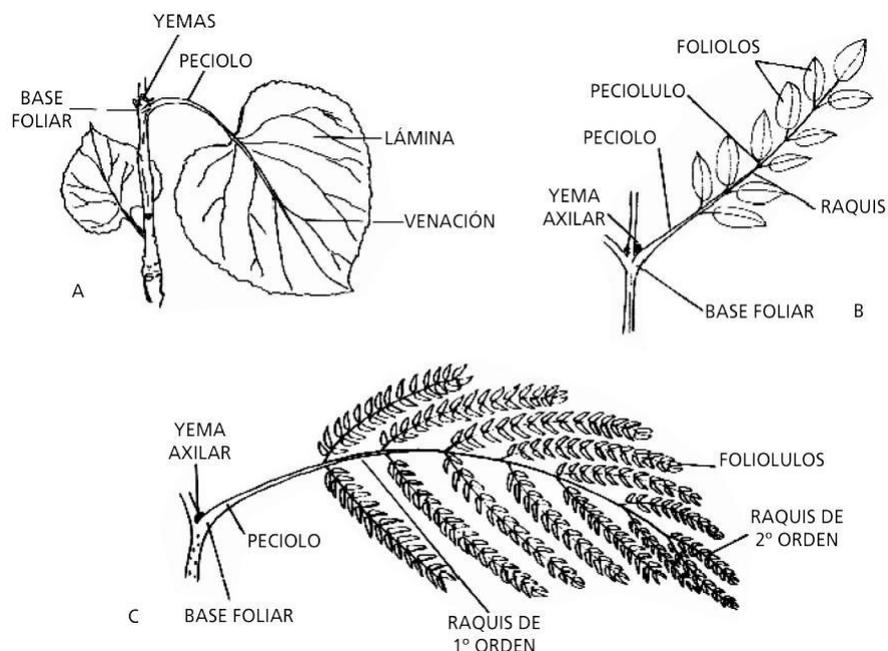


Fig. 3.3. Tipos de hoja

A: Hoja simple de *Prunus armeniaca* L. "damasco"

B: Hoja compuesta de *Tipuana tipu* Benth "tipa"

C: Hoja bipinnaticompuesta de *Albizia julibrissin* Durazz. "acacia de Constantinopla"

Los folíolos a su vez pueden presentarse divididos e insertos en un **raquis de segundo orden**, denominándose las unidades que los componen, **foliólulos**; la hoja es **bipinnaticompuesta** o **bipinnada**. Ej.: jacarandá (*Jacaranda mimosifolia*), acacia de Constantinopla (*Albizia julibrissin*) (Fig. 3.3C).

Las hojas compuestas optimizan el área fotosintética y además, liberan de las tensiones mecánicas que una simple lámina podría sufrir. En el ángulo determinado por la unión de la hoja con el tallo se encuentra la yema axilar, que dará origen al sistema de ramificación.

Un carácter importante lo constituye la venación, que tiene por función no sólo aprovisionar de agua y minerales a la hoja a través del xilema, y transportar por el floema los productos asimilados, sino que además contribuye, con sus elementos lignificados, a darle consistencia al limbo.

La base foliar, más o menos ensanchada, puede encontrarse modificada formando expansiones aladas denominadas **estípulas**. Éstas pueden servir para proteger la yema y los primordios foliares que de ella se desarrollan, como en las vicias (*Vicia* spp.) (Fig. 3.4A) o arveja (*Pisum sativum*). Además, cumplen función fotosintética, llegando a reemplazar a la lámina en los casos en que ésta no esté desarrollada. En otras especies como el aromito (*Acacia caven*), las estípulas están transformadas en espinas. Cuando las estípulas se sueldan abrazando el nudo constituyen las **ócreas**, que son propias de las poligonáceas, como por ejemplo la hierba del bicho (*Polygonum punctatum*) (Fig. 3.4B).

Las hojas de monocotiledóneas presentan menos variaciones. En general constan de una **lámina** acintada y una **vaina** basal. Las gramíneas, se caracterizan por la presencia de una **vaina** abierta o cerrada que envuelve al entrenudo (Fig. 3.4C), y por poseer entre la lámina y la vaina una formación membranosa, la **lígula**, más o menos desarrollada que puede o no estar vascularizada.

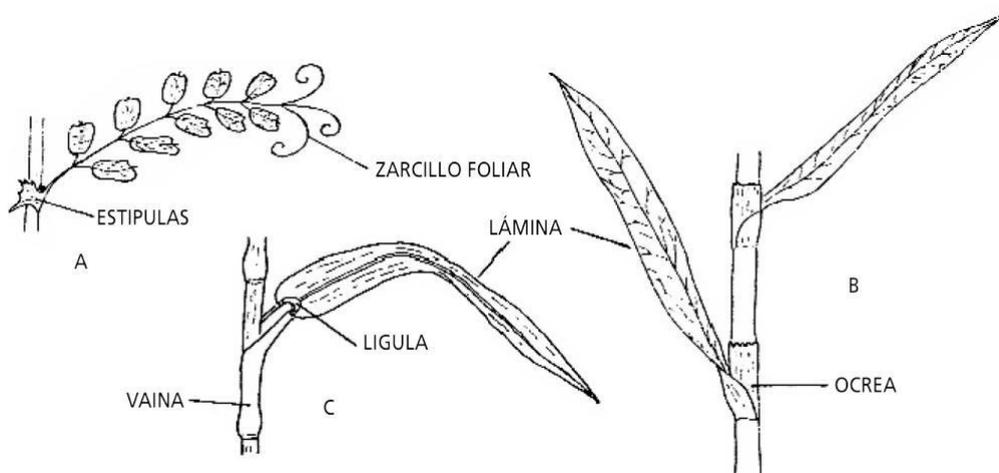


Fig. 3.4. Modificaciones de la base foliar

- A: Estípulas y zarcillo foliar en *Vicia dasycarpa* Ten. "vicia"
- B: Ócrea en *Polygonum punctatum* Elliot "hierba del bicho"
- C: Vaina en *Sorghum halepense* (L) Pers. "sorgo de Alepo"

En la base de la lámina y a manera de pequeñas orejas se distinguen las **aurículas**, carácter importante junto con la ligula, para el reconocimiento de los cereales de invierno durante su etapa vegetativa. Ejemplos de ellos son la avena (*Avena sativa*) y la cebada (*Hordeum vulgare*) (Fig. 3.5). Son varias las hipótesis propuestas en relación a la función

de la lígula. Algunas le atribuyen una función “pasiva” como la teoría de la exclusión, que basada en la orientación casi vertical de la lígula y a su superficie no mojable, considera que permite el escurrimiento del agua, imposibilitando su entrada y la de esporas de patógenos. Otros proponen la hipótesis de protección tanto de las hojas en desarrollo como de la inflorescencia. Recientemente se ha propuesto una función “activa” de la lígula, además de la pasiva, que la considera como un apéndice fotosintético y secretor de sustancias aditivas que coadyuvan a mantener unidas vaina y lígula a la caña. Las aurículas son consideradas como puntos de escurrimiento de agua.

Una característica importante para señalar en las gramíneas, es la presencia de meristemas intercalares en la base de la lámina. Estas zonas de actividad meristemática, permiten que la lámina siga creciendo desde la base, una vez que las células del ápice se han diferenciado. Por esta razón, cuando un animal pastorea, o cuando se corta el césped, la hoja tiene posibilidades de continuar el crecimiento.

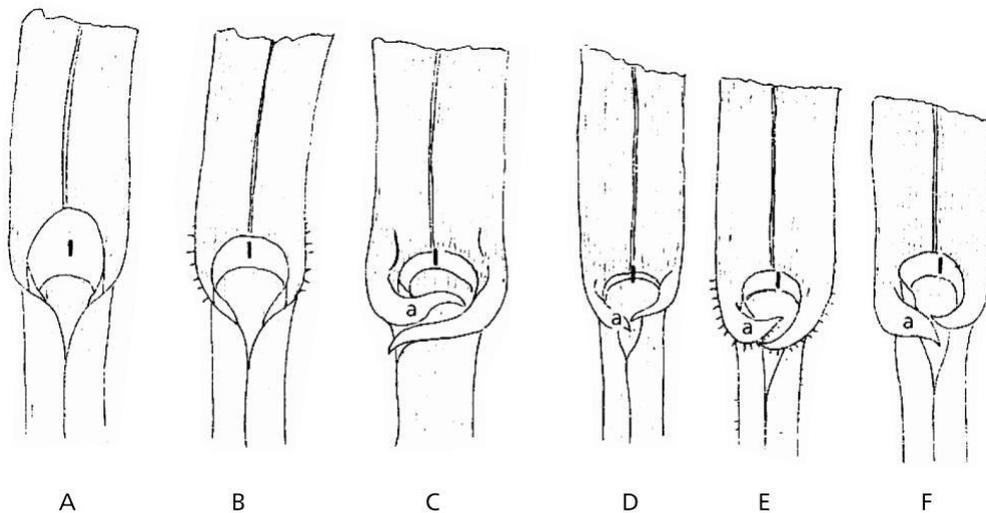


Fig. 3.5. Características de lígula y aurículas en cereales de invierno

A: *Phalaris canariensis* L. “alpiste”

B: *Avena* spp. “avenas”, A y B con lígula prominente sin aurículas

C: *Hordeum* spp. “cebadas”, con lígula y aurículas abrazadoras

D: *Secale cereale* L. “centeno”, con lígula y aurículas pequeñas

E: *Triticum aestivum* L. “trigo pan”, lígula y aurículas desarrolladas con pelos en el borde de la lámina y aurículas

F: *Triticum durum* L. “trigo fideo”, lígula y aurículas desarrolladas y glabras.

Referencias: l, lígula; a, aurículas.

ORIGEN DE LAS HOJAS Y PREFOLIACIÓN

Las hojas se originan en el promeristema del ápice caulinar, y la posición de los primordios foliares está en relación con la filotaxis de la planta (Fig. 3.6).

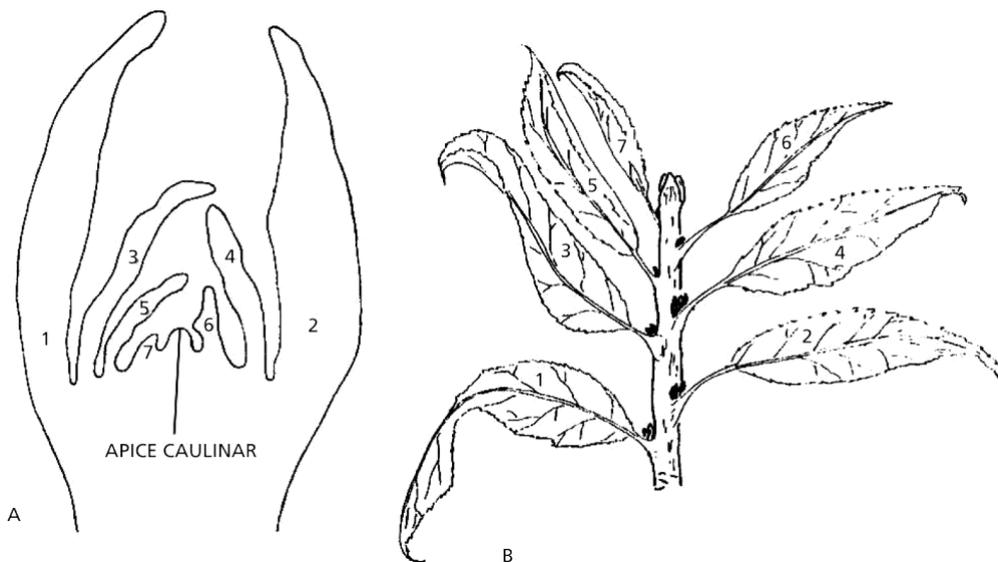


Fig. 3.6. Origen de las hojas

A: Corte longitudinal de yema apical de *Prunus persica* (L) Batsch. "duraznero

B: Tallo correspondiente derivado de A.

Los números indican el orden de diferenciación de los primordios en nomófilos

Tanto en las yemas terminales como en las axilares, los primordios foliares rara vez se encuentran extendidos, sino que adoptan distintas configuraciones. La prefoliación o vernación hace referencia a la disposición de éstos tanto en las yemas de plantas herbáceas como en las de leñosas. Es de importancia su conocimiento ya que, junto con otros caracteres, es utilizada en la determinación de ciertas especies forrajeras al estado vegetativo, por tratarse de un carácter constante en las especies. Se reconocen los siguientes tipos (Fig. 3.7):

Conduplicada o plegada: la lámina se encuentra plegada a lo largo de su vena principal. Es el tipo más frecuente. Ej.: raigrass perenne (*Lolium perenne*), poa de los prados (*Poa pratensis*), nogal (*Juglans regia*).

Convoluta o arrollada: la lámina se encuentra arrollada sobre sí misma a modo de cartucho, siendo frecuente en las gramíneas como raigrass anual (*Lolium multiflorum*), banano (*Musa paradisiaca*), damasco (*Prunus armeniaca*).

Plicata: la lámina se pliega en forma longitudinal varias veces a modo de fuelle como en los arces (*Acer* spp.).

Involuta: el primordio pliega los márgenes de la lámina hacia la cara adaxial. Presentan esta prefoliación los álamos (*Populus* spp.) y el peral (*Pyrus communis*).

Revoluta: contrariamente al caso anterior, los bordes se curvan hacia la cara abaxial, como en especies de los géneros *Rumex*, *Nerium* y *Poligonum*.

Circinada: la lámina se arrolla transversalmente desde el ápice a la base, como es el caso de los zarcillos y las frondes de helechos.

Las prefoliaciones son claramente observables antes de que se produzca el completo despliegue de la lámina, siendo las más frecuentes la conduplicada o plegada y la convoluta o arrollada.

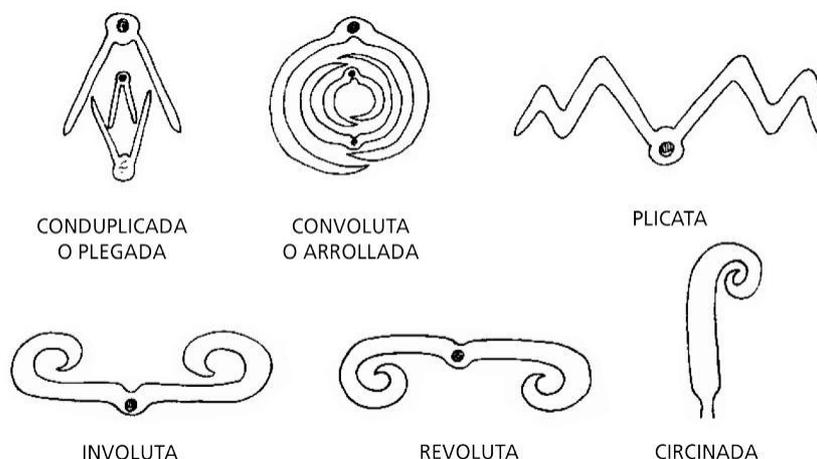


Fig. 3.7. Prefoliación o vernación

FILOTAXIS

Las hojas en un tallo están dispuestas de acuerdo a un patrón definido, y se encuentran orientadas de tal forma que cada hoja está expuesta a la luz con un mínimo de interferencia con respecto a las hojas vecinas, de modo de aprovechar de manera óptima la radiación.

La disposición de las hojas en el tallo se denomina **filotaxis**, y constituye un carácter importante desde el punto de vista taxonómico, sumamente útil en la caracterización de grupos a nivel de familias o géneros.

La posición de los primordios foliares en el ápice está determinada antes de que sea posible distinguirlos, por lo que se deduce que factores internos controlan este proceso. Varias teorías tratan de explicar el fenómeno. La más aceptada es la que considera que al formarse un primordio foliar, se produce en torno a él una región de inhibición que impide la formación de otro; esto dependería del tamaño de su base. Si ocupa más de la mitad del futuro nudo, se formará una sola hoja por nudo; si ocupa la mitad o poco menos, podrán formarse un par de hojas opuestas, y si los primordios son pequeños, permitirán el desarrollo de varias hojas. Según el número de hojas por nudo, y la distancia entre ellas, se distinguen los siguientes tipos:

Filotaxis alterna: cuando hay una hoja por nudo. Si el ángulo que forman las hojas de nudos sucesivos es de 180° se denomina **dística**. Son ejemplo las gramíneas, maíz (*Zea mays*), trigos (*Triticum spp.*), sorgos (Fig. 3.8A). Cuando el ángulo formado por las hojas de nudos sucesivos es menor a 180° , los nomofilos describen una espiral alrededor del eje caulinar, de donde deriva su denominación de **espiralada**. Ej.: alfalfa (*Medicago sativa*), trébol blanco (*Trifolium repens*), álamos (*Populus spp.*) (Fig. 3.8B).

Filotaxis verticilada: cuando se presentan dos o más hojas por nudo (Fig. 3.8C). Según el caso, los verticilos son: **dímeros, trímeros, tetrámeros** o **polímeros**.

En todos estos casos se cumplen dos reglas:

Regla de la equidistancia: las hojas de un mismo nudo están separadas por igual distancia angular.

Regla de la alternancia: las hojas de nudos sucesivos alternan; se disponen en dirección de la bisectriz del ángulo que forman las hojas del nudo que los precede.

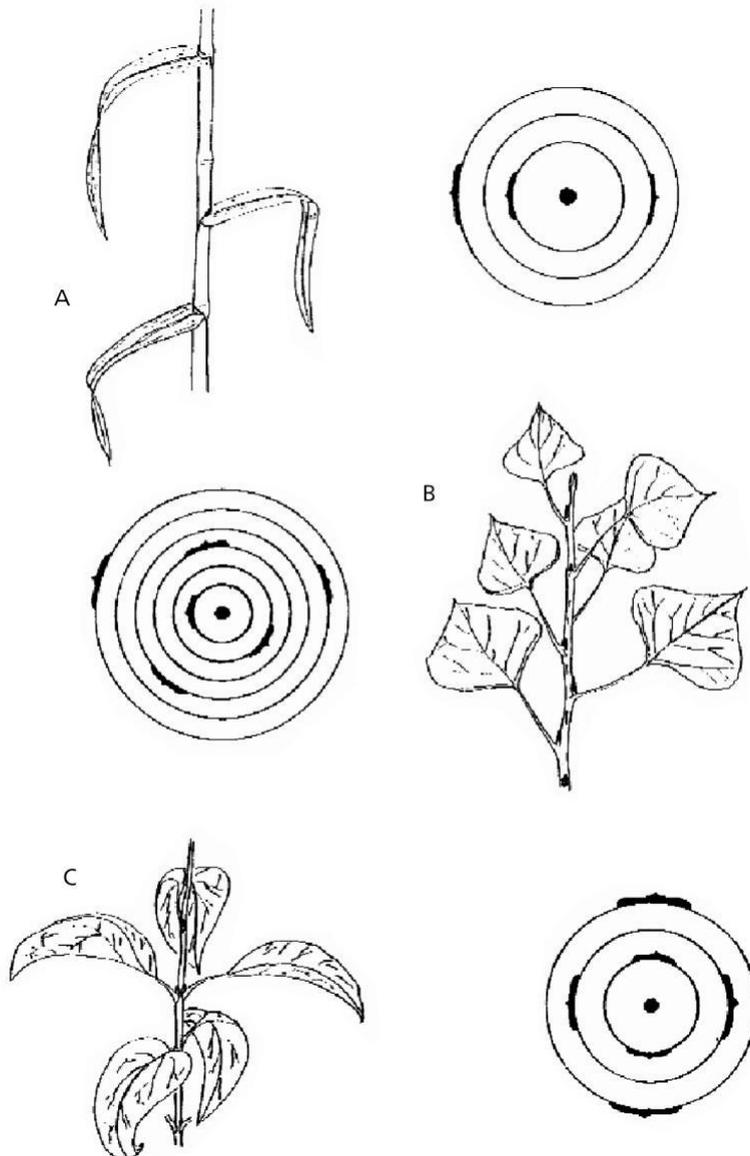


Fig. 3.8. Filotaxis

A: Alternada dística en *Sorghum halepense* (L) Pers. "sorgo de Alepo"

B: Alternada espiralada en *Populus nigra* L. "álamo criollo"

C: Verticilada en *Ligustrum lucidum* Alt. "ligustro"

El tipo de filotaxis más común que se presenta, es el de dos hojas por nudo, también denominada **opuesta** o **decusada**, en alusión a las reglas anteriormente mencionadas, ya que las hojas de nudos sucesivos formarán entre sí un ángulo de 90° (**ángulo de divergencia**). Ej.: olivo (*Olea europaea*), jacarandá (*Jacaranda mimosifolia*), ligustro (*Ligustrum lucidum*) (Fig. 3.8C).

Es posible que la disposición no sea estrictamente de un solo tipo, como ocurre en girasol (*Helianthus annuus*), donde las hojas basales son opuestas, para luego disponerse en forma alterna espiralada.

Por otra parte, en la competencia por la luz y por el espacio, se han originado en el curso de la evolución, dos grupos de cormófitos que responden a esas necesidades:

RAMIFICACIÓN

Durante la etapa vegetativa, el crecimiento del tallo en longitud, se produce a medida que los primordios foliares de la yema apical se diferencian en hojas normales, y se alargan los entrenudos.

En las plantas superiores, las yemas que dan origen a las ramas se desarrollan en las axilas de las hojas; por esta razón, el sistema de ramificación es **lateral** o **monopodial**.

Si la yema apical crece en forma “indefinida”, determinando la presencia de **hojas tectrices** de cuyas yemas axilares se originan ramas de menor desarrollo que el eje principal, que a su vez pueden ramificarse siguiendo este mismo patrón, el sistema de ramificación es **monopodial monopódico**. Ej.: quinoa (*Chenopodium album*), trébol de olor blanco (*Melilotus albus*) (Fig. 3.9A). El meristema apical tiene larga vida, aunque puede presentar períodos de dormancia durante las épocas desfavorables.

En el caso de las gramíneas, las ramificaciones que se producen a partir de las yemas axilares en los nudos basales, se denominan **innovaciones**, **renuevos** o **macollos**, constituyendo en su conjunto el **macollaje**. Es un carácter muy buscado en los cereales, ya que el número de macollos, en términos generales, define el número potencial de espigas por metro cuadrado. En algunas gramíneas, el crecimiento del macollo es por dentro de la vaina de la hoja tectriz o axilante, y paralelo al eje principal, como en la cebadilla criolla (*Bromus catharticus*). Se trata de un macollo **intravaginal**, que es el más común y está relacionado con hábitats xerofíticos. Si por el contrario, la innovación se presenta en forma perpendicular atravesando la vaina de la hoja tectriz, se trata de un macollo **extravaginal**, como en falaris bulbosa (*Phalaris aquatica*) (Fig. 3.9B).

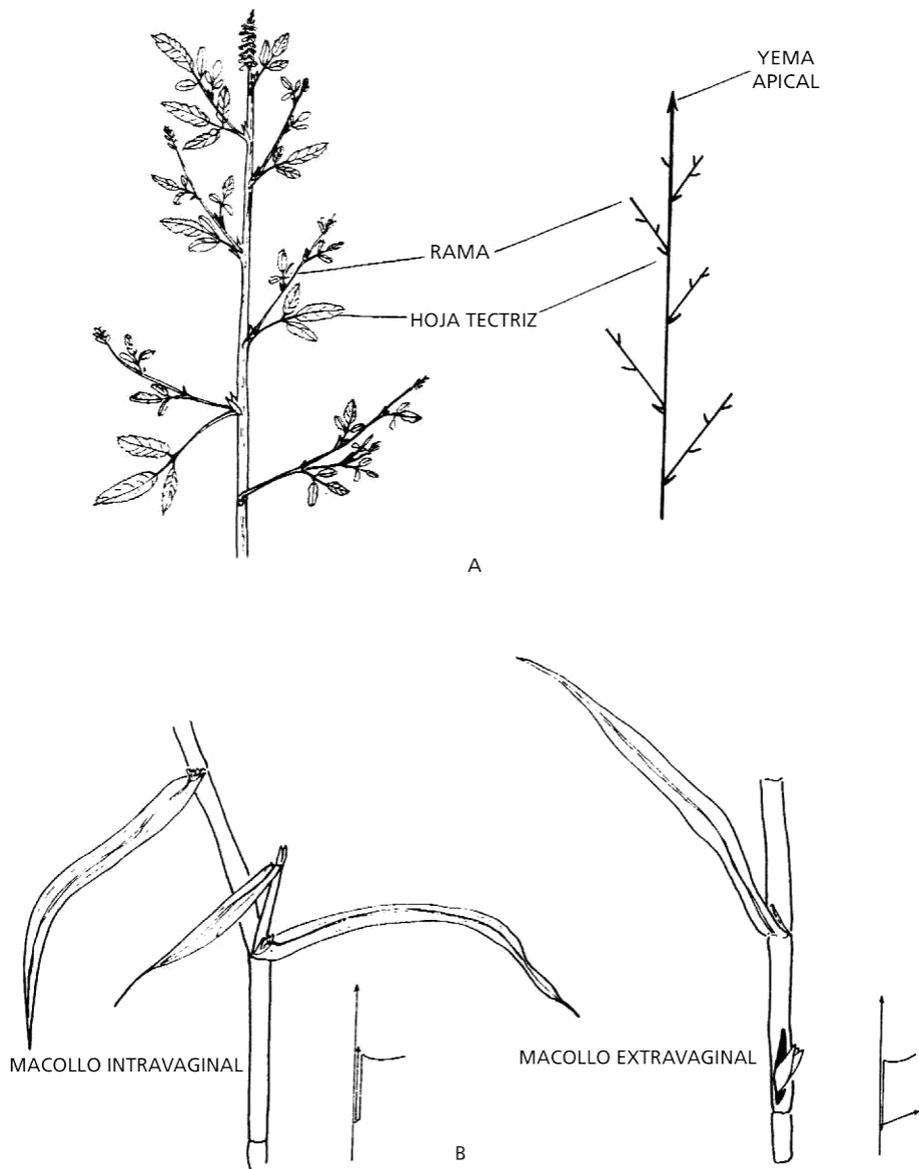


Fig. 3.9. Sistema de ramificación monopodial monopódico

A: *Melilotus albus* Desr. "trébol de olor blanco"

B: Macollos

Cuando el eje detiene su crecimiento a causa de la muerte de la yema apical o por el desarrollo de una flor o inflorescencia, y las ramas que se originan lo hacen a partir de la o las yemas que se encuentran más próximas a dicha yema apical, la ramificación es **monopodial simpódica**. Estas ramas laterales superan al eje principal, y son ellas las que continúan el crecimiento de la planta siguiendo el mismo patrón. Ej.: pimiento (*Capsicum annuum*) (Fig. 3.10), tomate redondo (*Lycopersicon esculentum* var. *platense*). Así, cada ápice meristemático tiene una vida limitada y las yemas axilares más cercanas al ápice toman su lugar, dando al tallo una apariencia en zig-zag.

Es importante señalar, que en muchos casos puede observarse una combinación de los sistemas de ramificación, encontrándose un sistema de tipo monopódico en la base del eje caulinar, pasando luego a un sistema simpódico hacia el ápice. Esta característica es muy común en las asteráceas (Ej.: amor seco, *Bidens* spp.)

Las plantas herbáceas y leñosas de zonas tropicales, independientemente del sistema de ramificación, tienen un crecimiento continuo; en cambio, en árboles y arbustos de zonas templadas, influenciados por el fotoperíodo, la temperatura y la disponibilidad de agua, los meristemas pasan por un período de reposo lo que determina un crecimiento rítmico de las yemas. Este crecimiento se pone de manifiesto por el cambio en el tamaño y color de las hojas nuevas, y en las cicatrices dejadas alrededor del tallo por los catafilos protectores de la yema terminal del eje o de las ramas, cuando se reanuda el crecimiento (**cicatriz anual**).

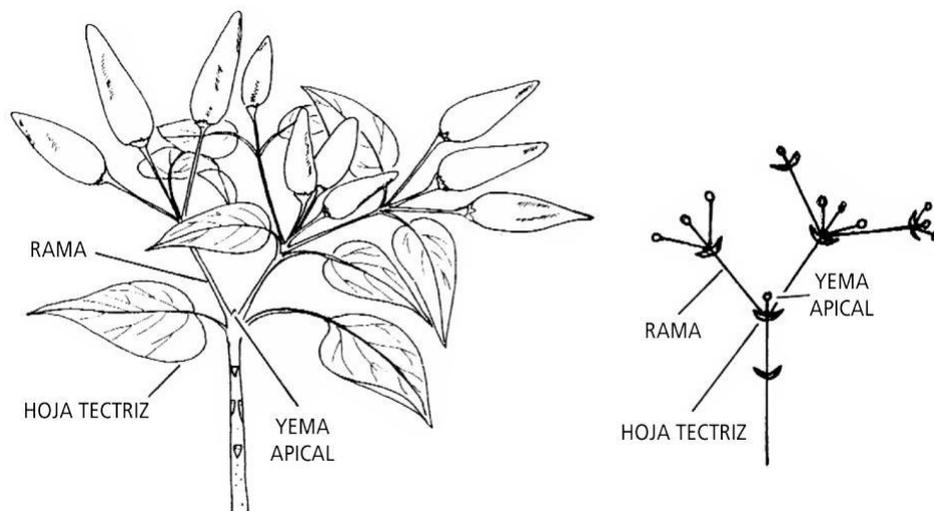


Fig. 3.10. Sistema de ramificación monopodial simpódico en *Capsicum annuum* L. "pimiento"

PLANTAS TREPADORAS

Muchas enredaderas por ejemplo, carecen de los tejidos de sostén que requerirían para crecer en forma erecta. Por ello, se elevan por encima de la vegetación circundante, sin gasto de energía, apoyándose en ella o trepando por soportes (muros o tutores).

Los mecanismos o estrategias utilizadas son:

Circumnutación: el extremo del tallo está dotado de un movimiento rotatorio espontáneo, debido al crecimiento desigual de los costados opuestos de un órgano, de lo que resulta una encorvadura del mismo hacia el flanco en el que el crecimiento es menor. Lo presentan las plantas volubles como el pepino (*Cucumis sativus*) y las campanillas (*Convolvulus* spp., *Ipomoea* spp.) (Fig. 3.11A). Una vez alcanzado el soporte, la planta se enrolla.

Zarcillos: son órganos modificados de la planta, que actúan como fijadores debido a su intensa excitabilidad al contacto. Son típicamente filiformes y responden a

movimientos de nutación como los descritos precedentemente. Incluso existe un movimiento de búsqueda, mediante el cual el zarcillo se estira o describe una trayectoria circular en distintas posiciones con respecto al eje, hasta que hace contacto con algún objeto apto alrededor del cual comienza a curvarse.

Los zarcillos pueden ser caulinares, es decir originados a partir de yemas terminales o axilares dependiendo del sistema de ramificación del que deriven, como en vid (*Vitis vinifera*) y pasionaria (*Passiflora coerulea*) (Fig. 3.11B), o foliares, si son modificaciones de hojas. En algunas cucurbitáceas (zapallos y calabazas) resultan de hojas reducidas a su nervio medio; en las fabáceas (arveja, vicia, lenteja) y otras familias de plantas que tienen hojas compuestas, se transforman en zarcillos los folíolos terminales (Fig. 3.4A).

Aguijones: son excrecencias epidérmicas sin vascularización, que en algunas especies son utilizadas para apoyarse a soportes, como las presentes en los rosales (*Rosa* spp.) o zarzamora (*Rubus fruticosus*) (Fig. 3.11C).

Otras: espinas, en la Santa Rita (*Bougainvillea spectabilis*); raíces caulógenas, en la hiedra (*Hedera helix*); o pelos rígidos, en el lúpulo (*Humulus lupulus*) y pega-pega (*Galium aparine*).

La importancia del conocimiento de este grupo de plantas, radica en la planificación del sistema de tutorado necesario para aquellas que son objeto de cultivo. El tutorado se practica en porotos (*Phaseolus* spp.) y arveja (*Pisum sativum*), que poseen tallos volubles y con zarcillos respectivamente, para facilitar algunas labores culturales (poda, tratamientos sanitarios, cosecha), y permitir la expansión vegetativa del cultivo, que redundará en una mayor y mejor producción.



Fig. 3.11. Plantas trepadoras

- A: Tallo voluble en *Ipomoea purpurea* (L) Roth. "campanilla"
- B: Zarcillo caulinar en *Passiflora coerulea* L. "pasionaria"
- C: Agujones en *Rubus fruticosus* L. "zarzamora"

PLANTAS EPÍFITAS

A diferencia de las plantas trepadoras, que están arraigadas en el suelo, las plantas epífitas viven sobre ramas de árboles a las que sólo utilizan como soporte, y por lo tanto no son parásitas. Ocasionalmente se ubican sobre rocas, líneas telefónicas o eléctricas, alcanzando posiciones ventajosas para el aprovechamiento de la luz. Un ejemplo común en nuestro medio son los claveles del aire (*Tillandsia* spp.), que presentan raíces cortas con las que se fijan al hospedante, y hojas dispuestas en roseta formando una especie de cisterna, mediante la cual acumulan agua de lluvia, que absorben por pelos especializados.

VARIACIONES DE LA MORFOLOGÍA DE LOS ÓRGANOS CON RELACIÓN A LA TEMPERATURA

RAÍZ

Raíz napiforme: la acumulación de reservas se produce en la **raíz principal** y en algunas ocasiones, participa el hipocótilo. Ej.: zanahoria (*Daucus carota* var. *sativa*) (Fig. 3.12A), algunas variedades de nabos (*Brassica napus*) y la remolacha azucarera, variedad que ocupa el segundo lugar como fuente de azúcar en el mundo.

Otras plantas como las de perejil (*Petroselinum crispum*) y apio (*Apium graveolens*) también poseen raíces napiformes, pero su ciclo de vida puede ser anual, bienal o perenne, dependiendo de las variedades.

Tubérculos radicales: son raíces adventicias que acumulan reservas. Todas las raíces de almacenamiento tienen en general un parénquima abundante con elementos vasculares ampliamente distribuidos. Pierden algunas de sus características propias como son el crecimiento en longitud y la aparición de raíces laterales, funciones que junto con las de absorción son asumidas por otras raíces no reservantes de la misma planta. Ej.: dalias (*Dahlia* spp.) y batata (*Ipomoea batatas*) (Fig. 3.12B). La última especie tiene además la capacidad de generar yemas adventicias. Esta característica es utilizada por los productores de batata para la obtención de nuevas plantas a partir de la “batata-semilla”.

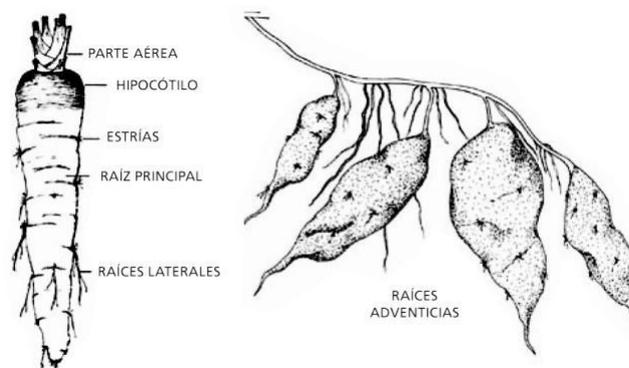


Fig.3.12. Modificaciones de raíz (Plantas perennes herbáceas)
A. Raíz napiforme en *Daucus carota* var. *sativa* “zanahoria”
B. Tubérculo radical en *Ipomoea batatas* (L.) Poir. “batata”

TALLO

Cormo: es un tallo corto, reservante en sus entrenudos basales, cubierto por las bases de las hojas de follaje, secas y sin reservas. En vista externa son similares a los bulbos, por lo que vulgarmente son mal llamados bulbos sólidos. Podemos citar como ejemplos de plantas que poseen cormos a gladiolos (*Gladiolus* spp.), azafrán (*Crocus sativus*) y fresias (*Freesia* spp.) (Fig. 3.13A). Durante la primera etapa del ciclo de una planta originada a partir de una semilla, se forma el cormo que acumula las reservas y el vástago aéreo; al finalizar la época de crecimiento, el cormo entra en latencia y las partes aéreas de la planta generalmente mueren; al iniciarse la nueva estación, el cormo produce raíces adventicias, y la yema terminal (algunas veces también las axilares) origina nuevas hojas y el escapo floral. A medida que la estación progresa, se forman por lo regular uno o más cormos de las yemas axilares del cormo viejo y son estos nuevos cormos los que sobreviven al invierno.

Tubérculo caulinar: presenta las mismas características que los tubérculos caulinares bienales, pero el engrosamiento se produce en varios entrenudos. El ejemplo más conocido e interesante es el de la planta de papa (*Solanum tuberosum*) (Fig. 3.13B). Ésta puede reproducirse por semillas, pero lo que frecuentemente se hace a nivel productivo es la obtención de plantas a partir de la “**papa-semilla**”, que no es otra cosa que una porción de un tubérculo del período anterior conteniendo yemas. En cualquiera de los casos, se produce un vástago aéreo y a partir de las yemas axilares de las hojas inferiores, se desarrollan ramas subterráneas, **estolones**, que en determinado momento cesan su crecimiento y comienzan a acumular sustancias de reserva en los últimos entrenudos cercanos al ápice. A este proceso se le denomina **tuberización**.

El tubérculo caulinar, como todo tallo, presenta nudos en los que se insertan hojas, en este caso reducidas a escamas, los **catafilos**, que se caen muy pronto y dejan cicatrices; en sus axilas se observan las yemas, “**ojos**”, que son los que originarán una nueva planta. Se distinguen en la papa un **polo proximal** que está en relación con el estolón que le dio origen, y un **polo distal** que se corresponde con la ubicación de la yema terminal. Es importante destacar que se mantienen las reglas de filotaxis.

El tubérculo está maduro coincidentemente con la senescencia de la parte aérea de la planta. Su ciclo es anual, pero si no se la cosecha, del tubérculo que queda en tierra se genera una nueva planta y así sucesivamente, transformándose en una planta perenne.

Desde el punto de vista anatómico, el tubérculo de papa tiene una alta proporción de parénquima con amiloplastos en relación con el tejido vascular; a eso se debe su importancia económica y alimenticia.

Rizomas: son tallos subterráneos con crecimiento horizontal, entrenudos cortos y gruesos en los que se almacena almidón, y raíces adventicias. En cada nudo se encuentra una hoja, que por ubicarse debajo de la tierra adquiere características de una escama membranosa (catafilo), que generalmente se lascinia y cae dejando cicatrices.

Hay dos tipos de rizomas de acuerdo al sistema de ramificación del que deriven:

Rizomas monopódicos: la yema terminal tiene **crecimiento ilimitado** y permanece bajo tierra. De sus yemas axilares pueden desarrollarse ramas laterales con hojas fotosintetizantes que emergen constituyendo la parte aérea de la planta, y otras pueden producir rizomas laterales, lo que favorece la actividad invasora de la especie. Ej.: sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*) (Fig. 3.14A).

Rizomas simpódicos: en este caso, la yema terminal tiene **crecimiento limitado**, emergiendo del suelo para dar hojas y flores después de haber desarrollado un corto eje horizontal. Su control es factible ya que las plantas quedan circunscriptas a un área determinada. Ej.: caña de Castilla (*Arundo donax*) (Fig. 3.14B), especie de múltiples usos en áreas rurales, ya sea para construir quinchos, enramar plantas volubles y consolidar suelos arenosos. Otras bambúseas (cañas de la India y tacuaras) tienen las mismas características y se las utiliza con similares propósitos. Los lirios (*Iris* spp.), plantas ornamentales, también presentan este tipo de rizoma.

Estolones: son ramas laterales delgadas, con entrenudos muy largos, caracterizadas por no acumular sustancias de reserva, que se desarrollan de los nudos basales de algunos tallos. Los estolones pueden ser subterráneos o **hipógeos** y aéreos o **epígeos**, pero aún en estos casos, generalmente se arrastran por la superficie del suelo, manteniéndose muy cerca de éste. Permanecen vivos y latentes durante la época desfavorable y al finalizar ésta, sus yemas de renuevo originan ramas, y a nivel de los nudos se forman raíces adventicias que los fijan al suelo. La muerte de las porciones intermedias, favorece la propagación vegetativa de la planta. Ej.: frutilla (*Fragaria chiloensis*), y *Chloris gayana*, vulgarmente conocida como Grama Rhodes, especie muy difundida desde el norte de nuestro país como forrajera. Otro ejemplo es el pasto perdiz (*Cynodon dactylon*), (Fig. 3.14C) que presenta un sistema combinado que consta de rizomas profundos, invasores, y de estolones rastreros. Se utiliza para céspedes y en las regiones arenosas, expuestas a la erosión, contribuye a la consolidación del suelo, además de proveer de un forraje estival de mediana calidad. Debe emplearse con cuidado porque es una especie cianogénica, es decir productora de ácido cianhídrico, que a menudo causa intoxicaciones en el ganado, sobre todo después de las heladas.

Los estolones pueden ser, al igual que los rizomas, **monopódicos** o **simpódicos** según su sistema de ramificación.

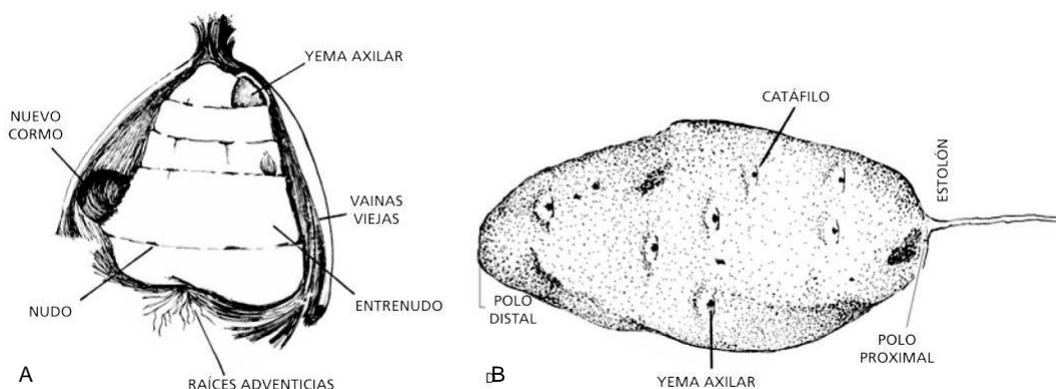


Fig. 3.13. Modificaciones de tallo (Plantas perennes herbáceas)

A: Cormo de *Freesia* spp. "fresias"

B: Tubérculo caulinar de *Solanum tuberosum* L. "papa"

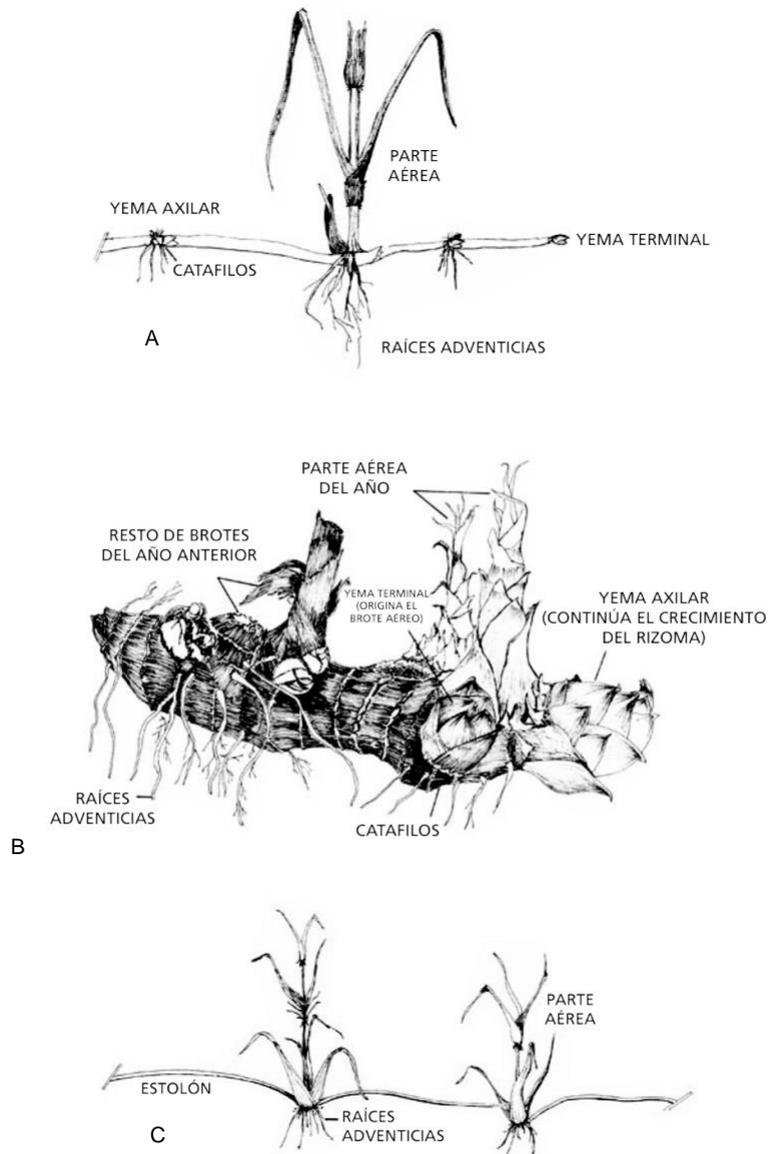


Fig.3.14. Modificaciones de tallo (Plantas perennes herbáceas)

A: Rizoma monopódico de *Sorghum halepense* (L.) Pers. "sorgo de Alepo"

B: Rizoma simpódico de *Arundo donax* L. "caña de Castilla"

C: Estolón de *Cynodon dactylon* (L.) Pers. "gramilla" "pasto perdiz"

HOJA

Bulbo: brote reservante con entrenudos muy cortos, y la porción axial disciforme, el **disco** o **platillo** del bulbo. Como aparecen con frecuencia en las monocotiledóneas, las hojas son envainadoras y las raíces adventicias. En un corte longitudinal por el bulbo de cebolla (*Allium cepa*) (Fig. 3.15A), podemos distinguir el tallo en forma de disco, en el que se insertan las hojas muy cerca unas de otras por la ausencia o escaso desarrollo de los entrenudos. En su extremo está la yema terminal, que finalizada la etapa vegetativa, dará origen al **escapo floral**. Las hojas cercanas al ápice, tienen sus vainas engrosadas

por la acumulación de reservas y láminas fotosintetizantes normales. Las más alejadas del ápice, se reducen a la vaina engrosada, habiendo perdido la lámina, y las más externas, muy delgadas, corresponden a vainas foliares de hojas muertas luego de ceder sus reservas. A este tipo de bulbo se lo llama **tunicado**. Son ejemplos de ellos: cebolla, cebolla de verdeo (*Allium fistulosum*), ajo (*A. sativum*), puerro (*A. porrum*), dentro de las plantas hortícolas; pero también hay ornamentales (*Narcissus tazetta* “junquillo”) y malezas como lágrima de la virgen (*Nothoscordum gracile*) y cebollín (*Cyperus rotundus*). Esta última especie presenta además un sistema complejo de estolones y tubérculos que profundizan en el suelo, haciendo difícil su erradicación. En ajo (Fig. 3.15B), el bulbo maduro consta de hojas estériles, es decir que no llevan dientes en sus axilas, y hojas fértiles, con un total de 10-20 dientes que constituyen el 95% del peso del bulbo. Cada diente es una yema axilar que posee una hoja de almacenamiento y primordios foliares, con potencialidad para generar una nueva planta.

En otros casos, el bulbo está formado por catafilos que se disponen de manera imbricada, acumulando en ellos reservas, como en azucenas (*Lilium* spp.) y algunas especies de malezas del Gén. *Oxalis*. Son llamados bulbos **escamosos**.

La característica fundamental del bulbo es que permanece en estado latente durante la época desfavorable, al cabo de la cual la yema se reactiva, produciendo nuevas hojas fotosintetizantes y flores a expensas de las reservas acumuladas en él. A partir de yemas axilares, se desarrollan nuevos bulbos que pueden independizarse de la planta madre contribuyendo así a la multiplicación vegetativa. Por esta razón, si se cultiva la planta para la obtención de bulbos, la cosecha debe realizarse en el primer año, pero si el objetivo es la obtención de semillas (cebolla), habrá que esperar que el ciclo se complete.

Las reservas en la cebolla son azúcares y el olor y sabor característicos se deben a un aceite volátil, el sulfuro de alilo.

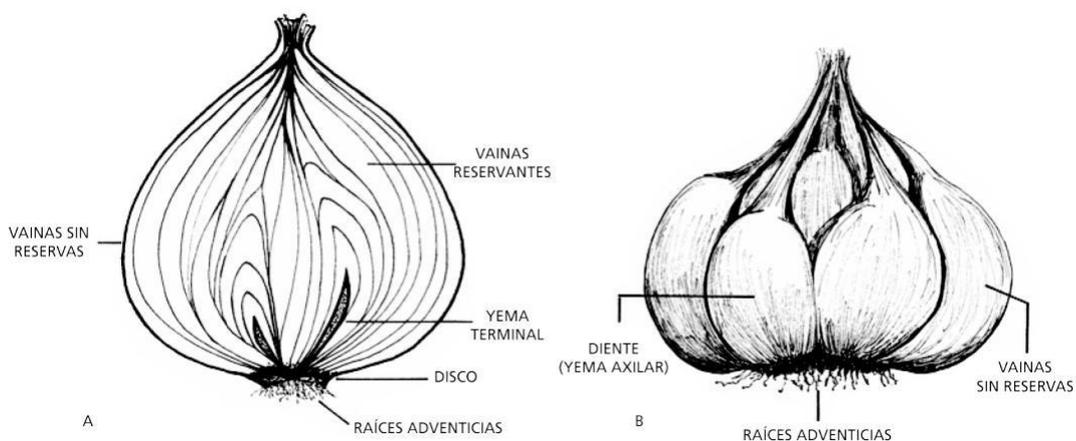


Fig. 3.15. Modificaciones de hoja

A: Bulbo de *Allium fistulosum* L. “cebolla”

B: Bulbo de *Allium sativum* L. “Ajo”

CAPÍTULO 4

ESTRUCTURA REPRODUCTIVA Y REPRODUCCIÓN SEXUAL Y ASEXUAL

ESTRUCTURA REPRODUCTIVA

FLOR

Las plantas con flores, denominadas **Antófitas** o **EspERMatófitas** predominan en el escenario de los ecosistemas actuales al adaptarse prácticamente a todos los ambientes. Su ciclo de vida presenta una etapa vegetativa caracterizada por un cuerpo formado por raíz, tallo y hojas y una etapa reproductiva, que se inicia con la diferenciación de los antófilos (la flor) y los procesos sexuales. Como consecuencia de los procesos sexuales que en ella se llevan a cabo, se forma la semilla, protegida por el fruto. La reproducción sexual implica la formación y fusión de gametos y la recombinación de genes lo que otorga a las plantas cierto grado de plasticidad y adaptabilidad a diferentes ambientes.

La flor es una rama con entrenudos muy cortos en cuyos nudos se insertan hojas modificadas llamadas **antofilos** que forman los distintos verticilos; los **estériles**, cumplen la función de protección o atracción de agentes polinizadores y los **fértiles**, son los encargados de producir esporas. Esta rama corta de crecimiento limitado que lleva antofilos es un **braquiblasto**.

ORIGEN DE LA FLOR

Las flores o las inflorescencias se originan a partir del meristema apical ubicado en yemas terminales o axilares. En plantas anuales, estas yemas dejan de producir hojas para formar flores cuando se acerca el final de la vida de la planta. En cambio en leñosas, generalmente las yemas laterales son las que originan flores, y el crecimiento vegetativo de la planta es continuado por yemas terminales o por yemas accesorias ubicadas a ambos lados de la yema floral.

La transformación del ápice caulinar foliar en floral responde a la percepción de estímulos externos (luz y la temperatura) e internos (hormonas, genes) e implica la ocurrencia de gran número de divisiones celulares y aumento en la cantidad de orgánulos en las células. El tamaño de las células y el volumen de tejido se incrementan de tal manera que el ápice adopta una forma redondeada denominada **domo**.

PARTES DE LA FLOR

Una flor completa está constituida por un eje ensanchado, el **receptáculo**, que corresponde a la sucesión de entrenudos breves en cuyos nudos se insertan las hojas modificadas o **antofilos**. El conjunto de antofilos que se insertan en un mismo nudo se llama **verticilo** o **ciclo**; del mismo modo que en la parte vegetativa de la planta, el término verticilo se aplica cuando se inserta más de una hoja en cada nudo. Por esta razón, las flores son **cíclicas**. El número de verticilos o ciclos es variable; lo más frecuente

es que existan 4 o 5, de los cuales los dos externos corresponden al cáliz y a la corola, le siguen hacia el interior un ciclo o dos pertenecientes al androceo y el más interno es el gineceo. Los antofilos que constituyen cada verticilo alternan con los del verticilo anterior. Con respecto al número de antofilos por ciclo, en las dicotiledóneas predominan las flores con verticilos **tetrámeros** o **pentámeros** (4 o 5 piezas florales) y en las monocotiledóneas, con verticilos **trímeros** (3 piezas florales).

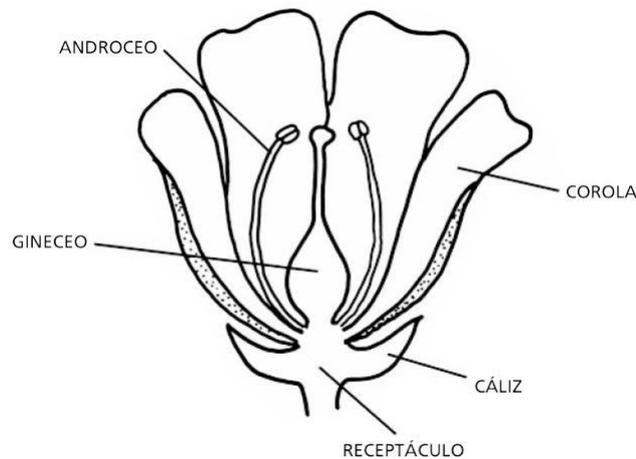


Fig. 4.1. Estructura de una flor completa en vista longitudinal.

La flor que posee todos los verticilos es una flor **completa** (*Prunus persica* "duraznero") (Figs. 4.1 y 4.2A y B). Si le falta alguno de ellos, es **incompleta** (*Morus* spp. "morera") (Fig. 4.2C).

La flor que posee los 2 verticilos fértiles es **perfecta** (*Prunus persica* "duraznero") e **imperfecta** si carece de alguno de ellos (*Morus* spp. "morera") (Fig. 2C). En este caso, es **estaminada** si el gineceo está ausente o atrofiado y **pistilada**, si no hay estambres o si éstos son estériles (*Phytolacca dioica* "ombú", *Salix* spp. "sauces") (Fig. 4.2D).

Cada flor puede a su vez estar protegida por otras hojas modificadas denominadas **brácteas** o **hipsofilos**.

VERTICILOS FLORALES

VERTICILOS ESTÉRILES

Cáliz: es el verticilo más externo integrado por los **sépalos**, comúnmente de coloración verde semejante a hojas verdaderas o nomofilos; su función es de protección.

Los sépalos pueden disponerse libres, **cáliz dialisépalo** o soldados entre sí, **cáliz gamosépalo** (Fig. 4.2A y B).

Corola: es el verticilo constituido por los **pétalos**, en general coloreados o blanquecinos, relacionados con la atracción de agentes polinizadores; también cumplen una función protectora.

Los pétalos pueden disponerse libres, **corola dialipétala** (Fig. 4.2A), o soldados, **corola gamopétala** (Fig. 4.2B).

El cáliz y la corola de diferente color, tamaño o textura, constituyen en conjunto, el **perianto**. Si el cáliz y la corola no se diferencian entre sí, se lo denomina **perigonio**, y a las piezas que lo componen, **tépalos** (Fig. 4.2C). Cuando los tépalos son parecidos a sépalos, el perigonio es **calicino** y cuando se asemejan a pétalos, el perigonio es **corolino**.

De acuerdo al número de verticilos estériles que presentan, las flores se clasifican en:

Diclamídeas: flores que tienen los dos ciclos estériles. Pueden ser **heteroclamídeas** si se diferencia el cáliz y la corola (*Rosa* spp. "rosa") o bien **homoclamídeas** si presentan perigonio (*Allium cepa* "cebolla"). **Monoclamídeas:** tienen sólo un verticilo estéril (*Morus* spp. "morera") (Fig.4. 2C).

Aclamídeas: no poseen verticilos estériles (*Salix* spp. "sauces") (Fig. 4.2 D).

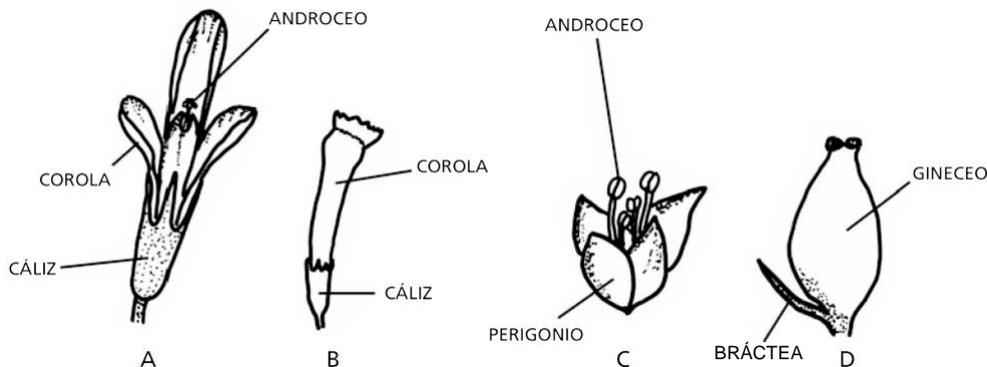


Fig. 4.2. Distintos tipos de flores.

A: *Medicago sativa* L. "alfalfa". Flor completa, diclamídea, heteroclamídea, gamosépala, dialipétala, perfecta.

B: *Nicotiana glauca* Graham "palán-palán". Flor gamosépala y gamopétala, diclamídea, heteroclamídea, perfecta.

C: *Morus* spp. "morera". Flor incompleta, monoclamídea, perigonio calicino, imperfecta estaminada.

D: *Salix humboldtiana* Willd. "sauce". Flor aclamídea, imperfecta pistilada.

VERTICILLOS FÉRTILES

Androceo: las piezas que forman el androceo se llaman **estambres (microsporofilos)**. Cada estambre está constituido por una parte estéril, el **filamento**, y una fértil, la **antera** (Fig. 4.3A). Las anteras están compuestas por una o dos tecas denominándose las **monotécicas** (Fig. 4.3B) o **ditécicas** (Fig. 4.3A) respectivamente.

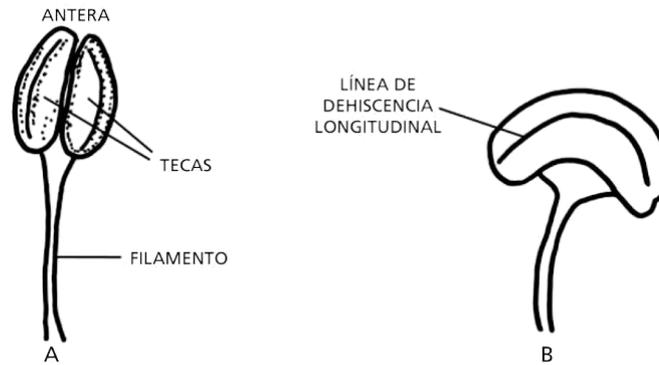


Fig. 4.3. Diagrama de las partes de un estambre.

A: Estambre ditécico de *Rosa* spp "rosas".

B: Estambre monotécico de *Abutilon pictum* (Gill.) Walp "farolito japonés".

Los estambres se encuentran dispuestos de manera alterna con los pétalos; son **alternipétalos**. Si hay dos ciclos de estambres, el externo alterna con la corola, y el interno, con el ciclo de estambres externo quedando opuesto a los pétalos (**opositipétalos**).

Las flores se clasifican de acuerdo a la relación entre el número de estambres y el número de pétalos, de la siguiente manera:

Isostémonas: flores que tienen igual número de estambres que de pétalos (*Lycopersicon esculentum* "tomate").

Anisostémonas: el número de estambres es diferente al número de piezas del perianto y de acuerdo a esta relación, pueden ser:

Meiostémonas: flores con menor número de estambres que de pétalos (*Mentha piperita* "menta", *Rosmarinus officinalis* "romero").

Polistémonas: flores que poseen mayor número de estambres que de pétalos (*Citrus* spp. "cítricos").

Diplostémonas: flores que contienen el doble de estambres que de pétalos (*Medicago sativa* "alfalfa").

Por otra parte, las flores pueden tener estambres de igual o distinta longitud. Cuando se encuentran 4 estambres, 2 más largos que los restantes, los estambres son **didínamos** (*Minthostachys mollis* "peperina"); si hay 4 estambres largos y 2 cortos se denominan **tetradínamos** (*Brassica oleracea* var. *capitata* "repollo").

Otra característica a tener en cuenta en el estudio de la flor es la forma de inserción de la antera en el filamento. Según esta relación filamento-antera se distinguen cuatro tipos: anteras **basifijas** (*Lycopersicon esculentum* "tomate"), **dorsifijas** (*Allium cepa* "cebolla"), **apicifijas** (*Jacaranda mimosifolia* "jacarandá") y **versátiles** (*Amaryllis* sp. "amarilis", *Triticum aestivum* "trigo").

Cuando todos los estambres se encuentran unidos en un haz se denominan **monadelfos** y es característico de las malváceas (*Abutilon pictum* "farolito japonés") (Fig. 4.4A), si se agrupan en dos haces se los llama **diadelfos** (*Medicago sativa* "alfalfa") (Fig.4.4B) y cuando están unidos en varios grupos son **poliadelfos** como en los cítricos (*Citrus* spp.).

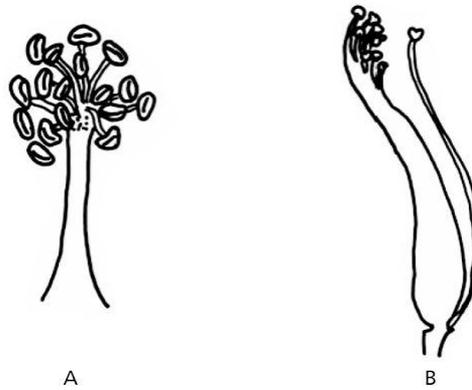


Fig. 4.4. Tipos de unión de los estambres.

A: Estambres monadelfos de *Abutilon pictum* (Gill.) Walp."farolito japonés".
B: Estambres diadelfos de *Medicago sativa* L. "alfalfa".

Gineceo: está formado por hojas modificadas, los **carpelos** o **megasporofilos**, que se doblan por sus márgenes hacia la cara adaxial soldándose entre sí o con carpelos adyacentes para proteger los óvulos en su interior. Si el gineceo presenta un único carpelo se denomina **unicarpelar** (Fig. 4.5A); si posee más de uno, **pluricarpelar** (Fig. 4.5B y C). Si los carpelos se encuentran libres, el **gineceo** es **dialicarpelar** o **apocárpico** como en *Kalanchoe* (*Kalanchoe* spp.) (Fig. 4.5B); si están soldados, **gineceo gamocarpelar** o **sincárpico** como en la escarapela (*Althea rosea*) (Fig. 4.5C). El gineceo unicarpelar y el gineceo pluricarpelar gamocarpelar se organizan en una estructura compuesta de ovario, estilo y estigma que se denomina **pistilo**.

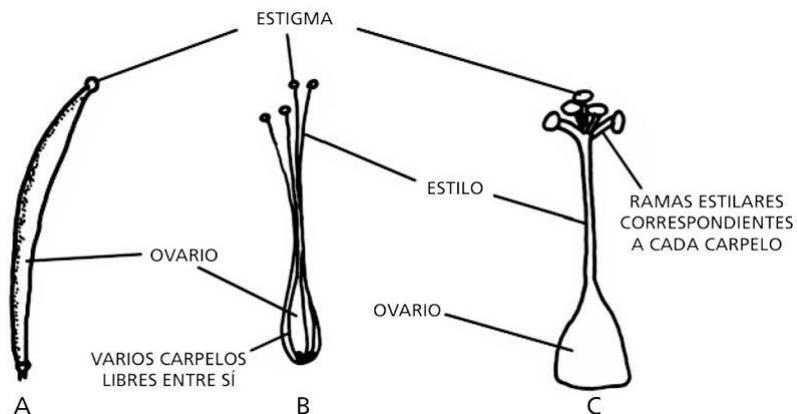


Fig. 4.5. Tipos de gineceos.

A: Gineceo unicarpelar de *Medicago sativa* L. "alfalfa".
B: Gineceo pluricarpelar, dialicarpelar de *Kalanchoe* sp. "kalanchoe".
C: Gineceo pluricarpelar, gamocarpelar de *Althea rosea* (L.) Cav."escarapela".

El **estigma** se encuentra en el extremo del estilo y su función es retener los granos de polen. Hay dos clases de estigmas, los húmedos y los secos.

Húmedos: secretan fluidos tales como lípidos, proteínas y carbohidratos. La capa de lípidos suele estar en la superficie y cuando el polen se posa, se hunde en el medio acuoso dispuesto por debajo favoreciendo su germinación. Ej.: petunias (*Petunia* spp.).

Secos: carecen de secreción, pero poseen papilas o tricomas. Los granos de polen tienen el tamaño adecuado a las papilas y se adhieren a ellas antes de la hidratación y germinación. Las gramíneas con sus estigmas plumosos están adaptadas para coleccionar el polen disperso por el viento y existe una fuerte co-adaptación entre tamaño del grano de polen, morfología del estigma, espaciamiento y posición de los tricomas. Además están recubiertos por una película proteica que facilita la hidratación inmediata de los granos de polen. Ej.: arroz (*Oryza sativa*).

El **estilo** es una prolongación de la parte superior del ovario que tiene como función exponer el estigma para la recepción del polen. Su longitud varía según las especies y puede ser una estructura hueca o compacta. Puede haber uno o varios estilos, tantos como carpelos tiene el gineceo. No obstante, puede ocurrir que falte y en ese caso el estigma es **sentado**. En las lamiáceas, como por ejemplo la peperina (*Minthostachys mollis*), el estilo es **ginobásico**, es decir, aparenta nacer de la parte central del receptáculo.

El **ovario** contiene los **megasporangios** denominados **óvulos**, los cuales están unidos al carpelo por medio de un tejido llamado **placenta**.

El tipo de unión de los carpelos entre sí y la disposición de las placentas determinan los tipos de **placentación**. Es importante destacar la presencia de haces vasculares en cada carpelo correspondientes a los hacecillos ventrales y dorsal de cada hoja carpelar (Fig. 4.6).

TIPOS DE PLACENTACIONES

En un gineceo unicarpelar o pluricarpelar dialicarpelar, existe un único tipo de placentación, la **placentación marginal**, en la cual los óvulos se disponen en los bordes o márgenes del carpelo y queda formado un solo lóculo o cavidad (Fig. 4.6A y B). Ej.: lenteja (*Lens culinaris*) y kalanchoe (*Kalanchoe* spp.) respectivamente.

En un gineceo pluricarpelar gamocarpelar, las placentaciones se pueden diferenciar según el número de lóculos.

Placentación plurilocular (con muchos lóculos):

Placentación axilar o axial: las placentas se ubican en los ángulos que forman los carpelos al soldarse entre sí hacia el centro del ovario; el número de lóculos es igual al de carpelos y están delimitados por la presencia de septos (Fig. 4.6C). Ej.: tomate (*Lycopersicon esculentum*).

Placentaciones uniloculares (con un solo lóculo):

Placentación parietal: las placentas se ubican en los márgenes o extremos de los carpelos contiguos (Fig. 4.6D). Ej.: mamón (*Carica papaya*).

Placentación central: se considera derivada de la placentación axilar por desaparición de los septos y la consecuente formación de una zona central denominada **columela** donde se ubican las placentas con sus óvulos (Fig. 4.6E). Ej.: clavel (*Dianthus caryophyllus*).

Derivadas de cualquiera de las anteriores, cuando las placentas se reducen a la base o al ápice del ovario, se presentan dos tipos de placentaciones:

Placentación basal: la placenta está situada en la base del ovario. Ej.: girasol (*Helianthus annuus*).

Placentación apical: placenta ubicada en el ápice de la cavidad ovárica. Ej.: morera (*Morus spp.*).

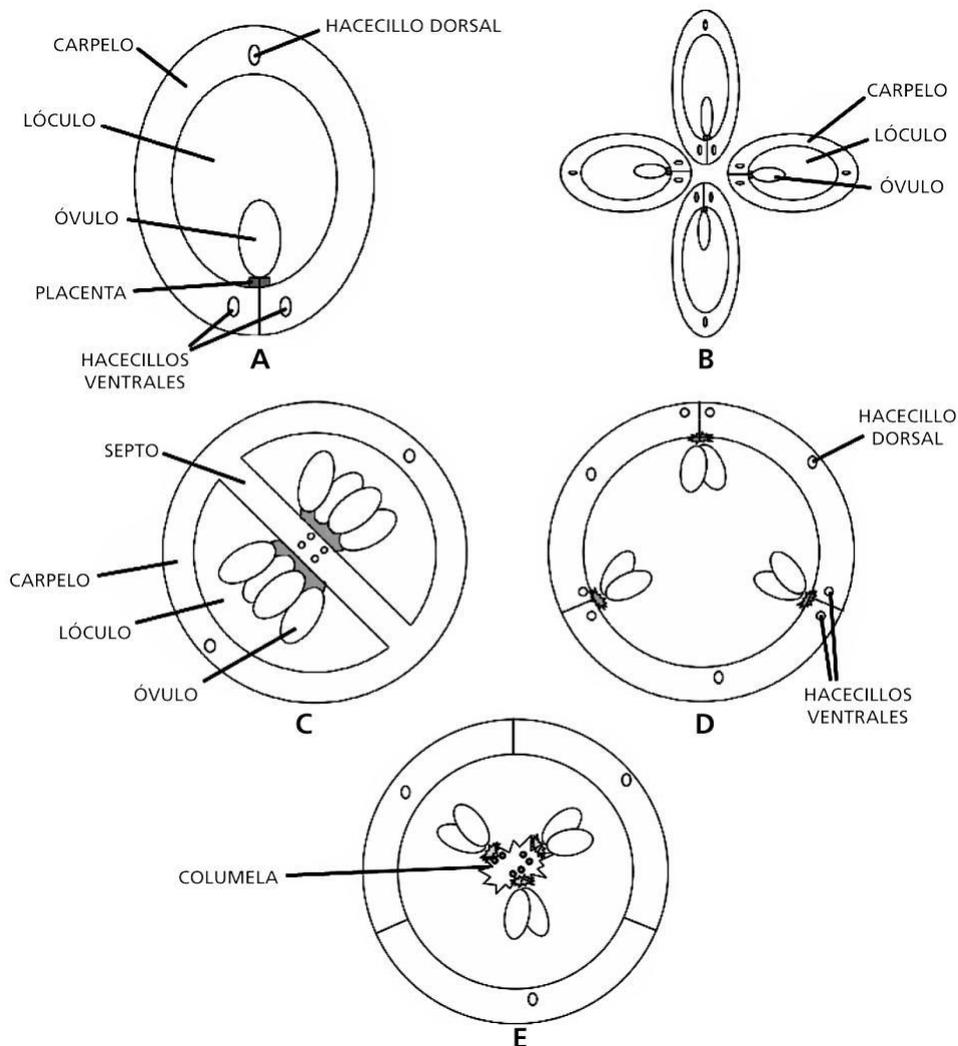


Fig. 4.6. Tipos de placentaciones.

A y B: Placentación marginal.
 C: Placentación axilar o axial.
 D: Placentación parietal.
 E: Placentación central.

CLASIFICACIÓN DE LAS FLORES SEGÚN LA POSICIÓN DEL OVARIO

Las flores se clasifican según la posición del ovario con respecto al resto de las piezas florales en:

Flores hipóginas: las piezas florales del perianto o perigonio y los estambres se insertan por debajo del gineceo. Por lo tanto el ovario es **súpero**. Ej.: cítricos (*Citrus* spp.) (Fig. 4.7A).

Flores epíginas: las piezas florales soldadas del perianto o perigonio y los estambres constituyen una estructura en forma de copa llamada **hipanto apendicular** que se suelda al gineceo. En otras flores el hipanto está formado por el crecimiento del receptáculo recibiendo el nombre de **hipanto receptacular**. En ambos casos el ovario es **ínfero**. Ej.: manzano (*Malus sylvestris*) (Fig. 4.7B).

Flores períginas: en este caso, el hipanto más o menos profundo, rodea al gineceo sin soldarse a él y el ovario es **súpero**. Ej.: duraznero (*Prunus persica*) (Fig. 4.7C).

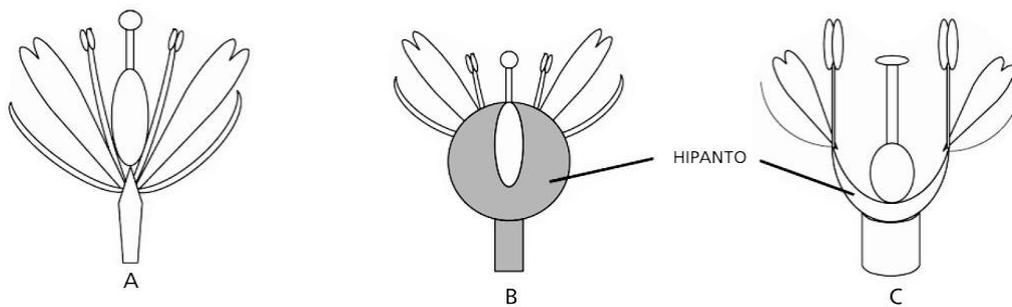


Fig. 4.7. Tipos de flores según la posición del ovario.

A: Flor hipógina, ovario súpero.

B: Flor epígina, ovario ínfero.

C: Flor perígina, ovario súpero.

En las flores epíginas, es decir, de ovario ínfero, se observan los mismos tipos de placentación descritos. Un ejemplo lo constituye la flor de membrillero de adorno (Fig. 4.8).

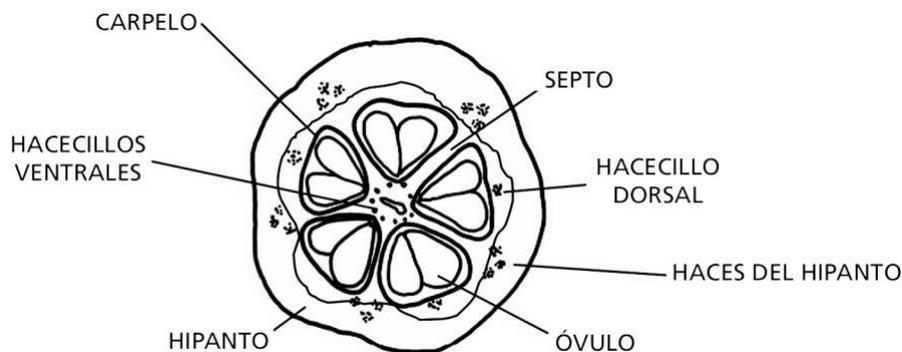


Fig. 4.8. Diagrama de la placentación axilar en el ovario ínfero de *Chaenomeles lagenaria* (Loisel.) Koidz. "membrillero de adorno".

ÓVULO

El óvulo o rudimento seminal es la estructura que se desarrolla a partir de la placenta del ovario y en la que se formarán las esporas (megásporas) y posteriormente la generación que contendrá el gametófito femenino. Consta de funículo, nucela, uno o dos tegumentos y micrópilo (Fig. 4.9).

El **funículo** es el pie que sostiene al óvulo y por el cual se une a la placenta. Se denomina **nucela** al tejido que ocupa la zona central del óvulo y que está rodeado por uno o dos **tegumentos** que dejan un orificio, el **micrópilo**. En la nucela ocurren los procesos de megasporogénesis y megagametogénesis. Un **haz vascular** proveniente de los tejidos conductores del carpelo ingresa por el funículo y nutre al óvulo. La región basal de la nucela donde el hacecillo se ramifica se denomina **calaza**.

TIPOS DE ÓVULOS

De acuerdo a la disposición que tienen las diferentes partes del óvulo y a la torsión de las mismas se clasifican en:

Ortótropo: en este tipo de óvulo, funículo, calaza y micrópilo se encuentran dispuestos en línea recta (Fig. 4.9A).

Anátropo: el funículo se alarga, experimenta una torsión de 180° y se suelda lateralmente con el tegumento, de tal forma que el micrópilo se ubica cerca de él, en la unión con la placenta. Dicha fusión se observa como una prominencia en la cubierta de algunas semillas, que recibe el nombre de **rafe**. La nucela se mantiene recta (Fig. 4.9B).

Campilótropo: la nucela se curva de tal manera que el micrópilo se acerca a la calaza y el funículo queda en posición lateral (Fig. 4.9C).

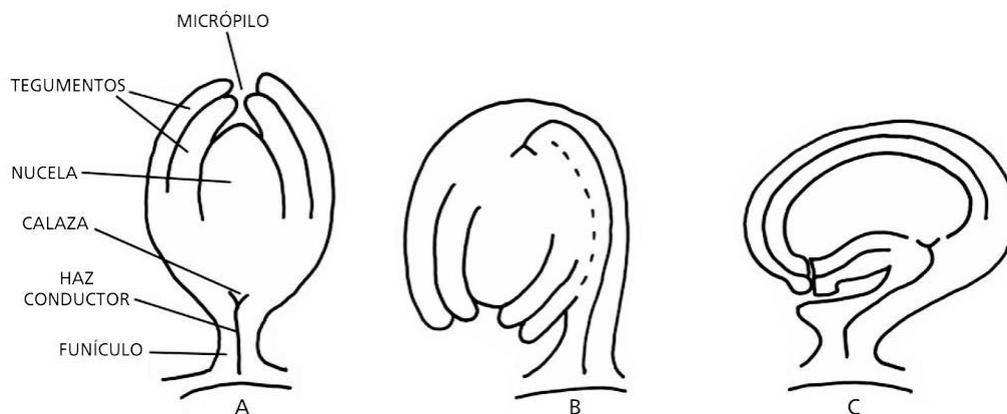


Fig. 4.9. Tipos de óvulos.

A: Óvulo ortótropo.

B: Óvulo anátropo.

C: Óvulo campilótropo.

PREFLORACIÓN

Es la disposición de las piezas que forman el cáliz y la corola en el botón floral, así como la prefoliación es la ubicación de las hojas que componen una yema foliar.

La ubicación relativa de cada pieza por ciclo, permite reconocer varios tipos de prefloración (Fig. 4.10):

Prefloración valvar: las piezas dispuestas en el mismo ciclo están yuxtapuestas, es decir que apenas se tocan por los bordes, sin recubrirse (Fig. 4.10A). Ej.: corola de *Vitis vinifera* "vid".

Prefloración contorta o torcida: las piezas tienen una posición intermedia, es decir, uno de los márgenes de cada pieza cubre el margen de la siguiente y es cubierta en su otro extremo por la pieza anterior (Fig. 4.10B). Ej.: corola de *Linum usitatissimum* "lino".

Prefloración imbricada: cuando el cáliz y/o la corola presentan una pieza externa, una interna (cubierta en ambos márgenes) y las restantes, intermedias. Ej.: *Chaenomeles lagenaria* "membrillero de adorno" (Figs. 4.10C y 4.11).

Se reconocen variaciones de la prefloración imbricada en flores con ciclos pentámeros:

Prefloración vexilar: se caracteriza porque la pieza floral externa llamada **estandarte** o **vexilo**, cubre a las dos laterales denominadas **alas**. Las dos piezas opuestas al estandarte se sueldan entre sí, formando la **quilla** (Fig. 4.10D). Ej.: corola de *Pisum sativum* "arveja".

Prefloración carinal: presenta una pieza interna de mayor tamaño y una externa, de las dos que forman la quilla o **carena**. Las tres restantes son intermedias (Fig. 4.10E). Ej.: corola de *Caesalpinia gilliesii* "lagaña de perro".

Prefloración quincuncial: este tipo de prefloración presenta dos piezas externas, dos internas y la quinta es intermedia (Fig. 4.10F). Ej.: corola de *Tilia* spp. "tilos".

La prefloración del cáliz y la corola puede ser igual o diferente. Ej.: cáliz y corola contorta (*Lycopersicon esculentum* "tomate"), cáliz valvar y corola quincuncial (*Tilia* spp. "tilos"), cáliz valvar y corola vexilar (*Glycine max* "soja").

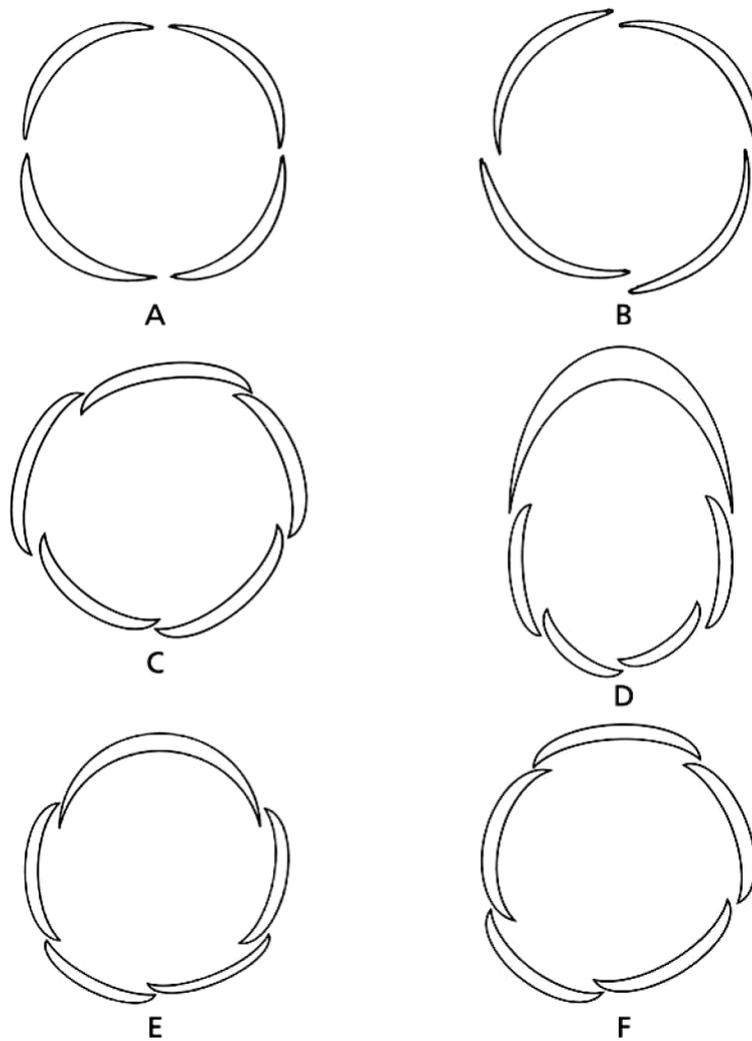


Fig. 4.10. Diagramas de los tipos de prefloración.

- | | |
|-----------------------------------|---------------------------------------|
| A: Prefloración valvar | B: Prefloración contorta |
| C: Prefloración imbricada | D: Prefloración imbricada vexilar |
| E: Prefloración imbricada carinal | F: Prefloración imbricada quincuncial |

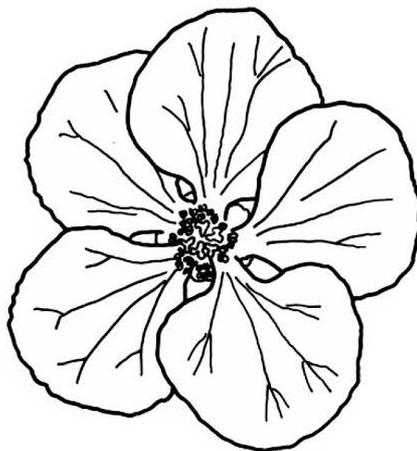


Fig. 4.11. Corola de prefloración imbricada en *Chaenomeles lagenaria* (Loisel.) Koidz. "Membrillero de adorno" (vista superior).

FÓRMULA FLORAL

Es un conjunto de letras, números, signos y símbolos que se usan internacionalmente para describir de manera abreviada las características de una flor. Es una herramienta que sirve para sintetizar las características relevantes y diferenciales de las flores permitiendo una rápida visualización de los aspectos más importantes para diferenciar y comparar las flores. A continuación se mencionan las letras y símbolos empleados:

Letras: **K:** cáliz; **C:** corola; **A:** androceo; **G:** gineceo; **P:** perigonio; **Pk:** perigonio calicino; **Pc:** perigonio corolino.

Símbolos: () entre paréntesis se colocan el número de piezas de un mismo verticilo que se encuentran soldadas entre sí; en cambio, se utilizan corchetes [] si se sueldan entre sí las piezas de distintos verticilos, como la unión entre estambres y pétalos.

Si la flor es espiralada se indica con una espiral , y si es cíclica con un círculo, **O**.

SIMETRÍA FLORAL

Un cuerpo, órgano o estructura se considera simétrico cuando tiene por lo menos un plano de corte que permite dividirlo en dos imágenes especulares. Cuando la flor acepta varios planos de simetría es **actinomorfa (X)** (*Prunus persica* "duraznero"), si el plano de simetría es único se dice que la flor es **zigomorfa (%)** (*Erythrina cristagalli* "ceibo") y la flor es **asimétrica** cuando no acepta ningún plano de simetría (*Canna* spp. "achiras").

El número de piezas florales de cada verticilo se coloca como subíndice de la letra que representa cada ciclo.

Si el gineceo es súpero se representa **G** y si es ínfero, **G**.

Ejemplo de una fórmula floral

FF: **O; X; K₅; [C₍₅₎; A₅]; G₍₄₎ 4⁴**

Esta fórmula floral representa una flor cíclica, actinomorfa, pentámera, diclamídea heteroclamídea, dialisépala y gamopétala, con cinco estambres libres entre sí y soldados a la corola, gineceo de ovario súpero, tetracarpelar, gamocarpelar, de placentación axilar e infinitos óvulos por lóculo.

DIAGRAMA FLORAL

Es una representación esquemática de los distintos verticilos florales ubicados en círculos concéntricos que simbolizan los nudos en que se insertan. Se ubican las piezas (antofilos) desde afuera hacia adentro, respetando la equidistancia entre las piezas del mismo ciclo y la alternancia entre piezas de verticilos adyacentes (Fig. 4.12).

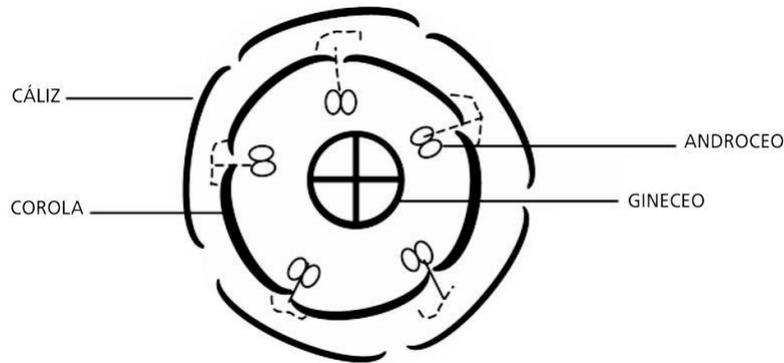


Fig. 4.12. Diagrama floral.

FLORES DE POÁCEAS

La familia de las poáceas, a la que pertenecen los cereales, es una de las más importantes por el número de especies y por el gran valor económico. Sus flores son muy características y requieren un tratamiento particular. Se trata de flores perfectas o imperfectas, pequeñas, casi aperiartadas, agrupadas siempre en una inflorescencia elemental dística llamada **espiguilla**, la cual se encuentra protegida por brácteas especiales, las **glumas**. Cada una de las flores está encerrada en una casilla floral o **antecio**, formado por una bráctea externa, el **lema** y un profilo o bráctea interna, la **pálea**. Las flores constan de dos **lodículas** que se consideran rudimentos del perianto y que al ponerse turgentes provocan la apertura del **antecio** durante la floración. Presentan 3 estambres con anteras ditécicas y filamentos muy delgados, gineceo súpero bicarpelar o tricarpelar de placentación parietal con dos estilos generalmente paralelos y estigmas plumosos en igual número (Fig. 4.13). Las plantas son alógamas o raramente autógamias.

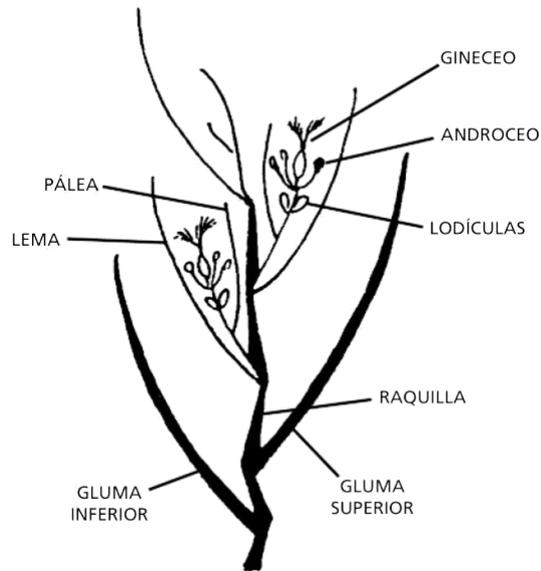


Fig. 4.13. Partes de una espiguilla.

ESTAMBRES

Las anteras de los estambres maduros se abren para dejar en libertad a los granos de polen o **micrósporas** siguiendo una línea de dehiscencia preformada en cada teca.

Existen distintos tipos de dehiscencia (Fig. 4.14).

Dehiscencia longitudinal: la apertura de la antera se realiza a lo largo de las tecas. Ej.: tomate (*Lycopersicon esculentum*) (Fig. 4.14A).

Dehiscencia valvar: las tecas presentan una especie de tapa que se levanta para dejar salir el polen. Ej.: laurel (*Laurus nobilis*) (Fig. 4.14B).

Dehiscencia transversal: las tecas se abren por una fisura perpendicular al eje mayor. Está presente en algunas liliáceas (Fig. 4.14C).

Dehiscencia poricida: en la parte superior de las tecas hay pequeños orificios por donde se produce la expulsión de las micrósporas (*Solanum tuberosum* "papa") (Fig. 4.14D).



Fig. 4.14. Tipos de dehiscencia.

- A: Longitudinal
- B: Valvar
- C: Transversal
- D: Poricida

HISTOLOGÍA DE LA ANTERA

Cada antera está constituida por una serie de tejidos que desde afuera hacia adentro son: **epidermis**, **endotecio**, **estratos parietales** y **tapete**. El tapete delimita dos cavidades: los **sacos polínicos** o **microsporangios** que contienen el tejido esporógeno, formado por las células madres de los granos de polen (Fig. 4.15A). Los sacos polínicos de ambas tecas están separados entre sí por tejido parenquimático, el **conectivo**, que puede extenderse hacia el interior de cada uno de ellos. El desarrollo de la antera y sus caracteres estructurales finales están determinados por los cambios que se producen en los microsporangios hasta la liberación del polen.

La epidermis es el tejido externo formado por células epidérmicas propiamente dichas y células especializadas.

El **endotecio** se ubica por debajo de la epidermis y funciona mecánicamente conforme se produce la maduración de la antera y la consecuente deshidratación. Las células de este tejido presentan en sus paredes radiales engrosamientos en forma de banda que se anastomosan en la pared tangencial interna y se interrumpen en la pared tangencial externa. Al producirse la deshidratación, las células del endotecio sufren tensiones que determinan la apertura de la antera a nivel del **estomio**, donde las células epidérmicas tienen paredes celulares muy delgadas y son más pequeñas. La apertura de la antera se produce siguiendo las líneas de dehiscencia o fisuras, en concordancia con el proceso de maduración de los granos de polen.

Los **estratos parietales** son un número variable de capas celulares ubicadas hacia adentro del endotecio y que por lo general se destruyen rápidamente.

El **tapete** suministra nutrición al tejido esporógeno en desarrollo. Sus células tienen citoplasmas que se tiñen intensamente y generalmente son plurinucleadas. Las células del tapete en algunas especies pierden sus paredes celulares; sus citoplasmas y núcleos forman una masa alrededor de los granos de polen que desaparece a medida que los mismos maduran (**tapete ameboidal**). En otras, las células permanecen más o menos intactas y actúan como tejido secretor (**tapete secretor**).

Cuando el grano de polen está maduro, la pared de la antera está constituida por epidermis y endotecio como resultado de la transformación de las distintas capas que la componen (Fig. 4.15B).

El filamento que sostiene a la antera, presenta la epidermis y un hacesillo vascular rodeado por tejido parenquimático.

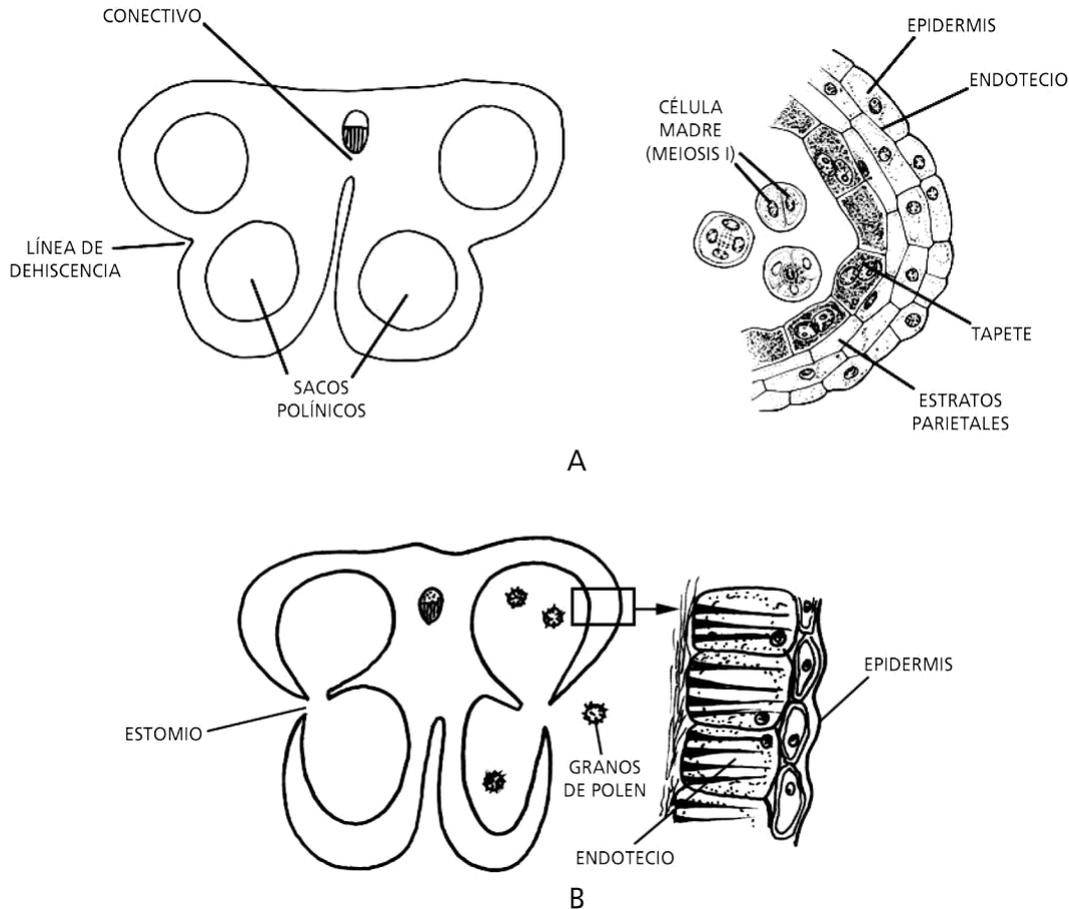


Fig. 4.15. Histología de la antera con distintos grados de maduración.
A: Antera joven.
B: Antera madura.

ESTRUCTURA DEL GRANO DE POLEN

El grano de polen o micróspora es una célula que posee una pared compleja en organización. Consiste de una capa externa, la **exina**, constituida por una sustancia química muy resistente denominada **esporopolenina** producida en las células del tapete, y de una capa interna o **intina**, constituida por celulosa y pectina. Sobre la exina se deposita **cemento péctico**, compuesto producido en el tapete, de consistencia más o menos viscosa que permite que los granos de polen se unan o no entre sí, facilitando la polinización zoófila o anémofila respectivamente. La presencia de proteínas puede ser responsable de reacciones de incompatibilidad en el proceso de polinización y causar alergias.

La exina presenta zonas adelgazadas variables en forma, posición, número y estructura que son atravesadas por el tubo polínico durante la germinación del grano de polen. Las aberturas pueden ser de forma circular (**poros**), o alargadas (**colpos**) y se ubican en posiciones precisas con relación a los polos y ecuador de las micrósporas. En este caso se llaman **nomotremos** o **aperturados** (uni, di, tri o pan-aperturados).

Puede ocurrir que los granos de polen no tengan zonas adelgazadas preformadas. En ese caso se los llama **atremos** o **inaperturados**.

Las características de las micrósporas son de gran valor taxonómico. La identificación de especies en muestras de miel permite por ejemplo, determinar su procedencia y calidad. La dureza y conservación de sus paredes, por otra parte, posibilitan la realización de estudios evolutivos de la vegetación a lo largo de distintos períodos geológicos.

SEXUALIDAD EN LAS PLANTAS

Las flores pueden ser (Fig. 4.16):

1- **Flores perfectas** llamadas **monoclinas** (gr.: clinos: lecho, con el prefijo mono: uno) o **hermafroditas** (gr.: unión de los dos dioses griegos, Hermes y Afrodita), es decir flores con androceo y gineceo (Fig. 4.16A)

2- **Flores imperfectas** denominadas **diclinas** o **unisexuales**

Flor imperfecta pistilada o carpelada: solo gineceo (Fig. 4.16B)

Flor imperfecta estaminada: solo androceo (Fig. 4.16C)

3- **Flores neutras:** sin verticilos fértiles (Fig. 4.16D).

Existe una clasificación de las plantas según el tipo de flores que presenten en un mismo pie o en pies diferentes

1- **Plantas hermafroditas:** presentan flores perfectas o monoclinas en el mismo pie (Fig. 4.17A). Ej: ciruelo, cebolla y papa

2- **Plantas diclinomonoicas:** presentan flores imperfectas pistiladas y estaminadas en la misma planta (Fig. 4.17B). Ej: maíz, zapallo

3- **Plantas dioicas:** presentan flores imperfectas pistiladas y estaminadas en distintas plantas (Fig. 4.17C). Ej: sauce y kiwi

4- **Plantas polígamas:** presentan flores perfectas e imperfectas (pistiladas o estaminadas) en la misma planta (polígamas monoicas) o en distintas plantas (polígamas dioicas).

Las **plantas polígamas monoicas** se dividen en **ginomonoica** con flores perfectas e imperfectas pistiladas en la misma planta (Fig. 4.17D). Ej: girasol, y **andromonoica** con flores perfectas e imperfectas estaminadas en la misma planta (Fig. 4.17F). Ej: familia apiaceas.

En las **polígamas dioicas**, si la flor imperfecta es pistilada, la planta se denomina **polígama ginodioica** (Fig. 4.17E). Ej: menta y si la flor imperfecta es estaminada, **polígama androdioica** (Fig. 4.17g). Ej: *Polygonum*.

5- **Plantas trioicas:** presentan flores perfectas, imperfectas pistiladas y estaminadas en distintas plantas (Fig. 4.17H). Ej: fresnos.

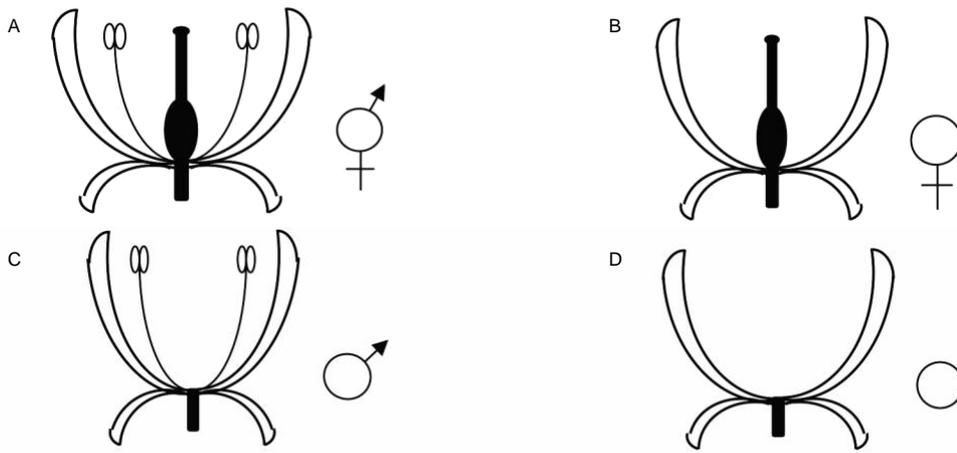


Fig. 4.16. Tipo de flores.

- A: Flor monoicla o hermafrodita B: Flor imperfecta pistilada o carpelada
 C: Flor imperfecta estaminada D: Flor neutra

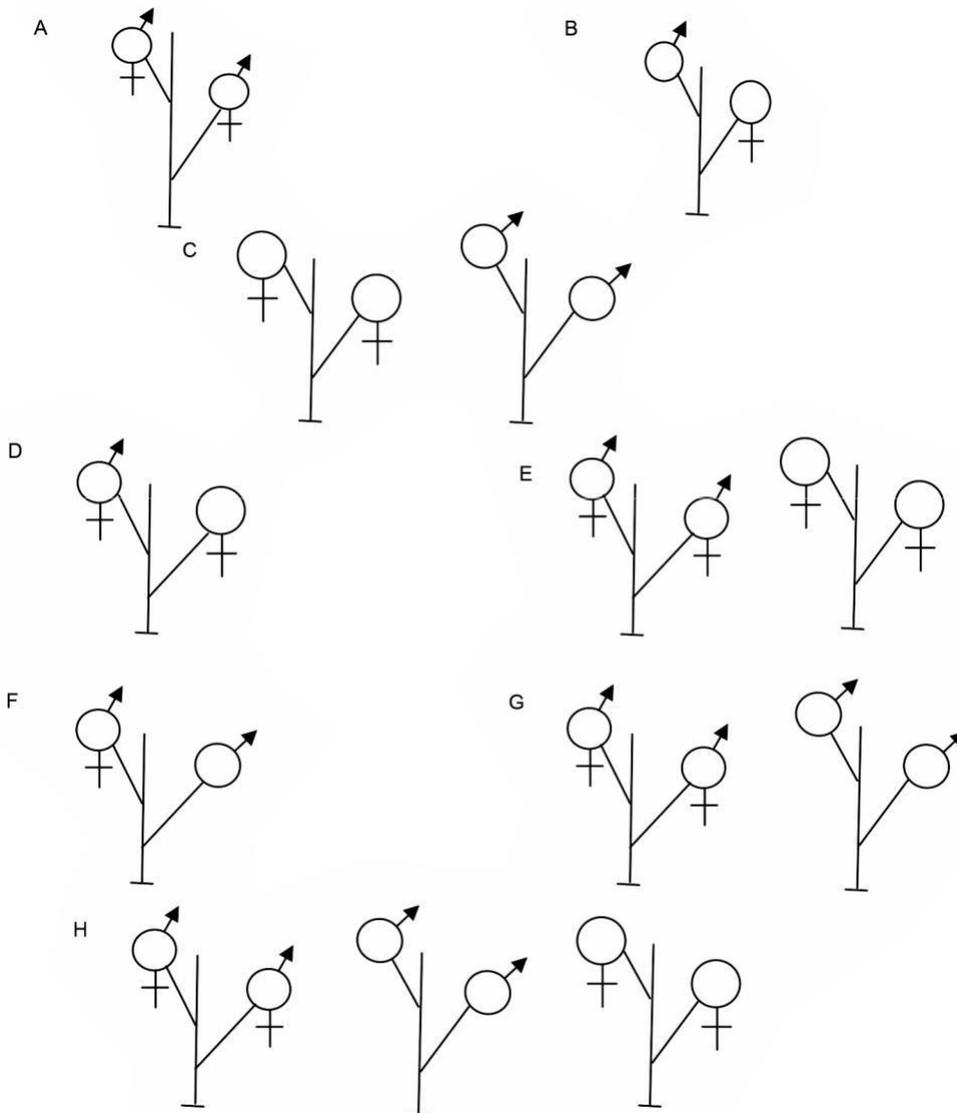


Fig. 4.17. Sexualidad de las plantas.

- A: Planta hermafrodita B: Planta diclinomonocica C: Planta dioica
 D: Planta poligama ginomonocica E: Planta poligama ginodioica F: Planta poligama andromonoica
 G: Planta poligama androdioica H: Planta trioica

POLINIZACIÓN Y TIPOS DE POLINIZACIÓN

Se entiende por **polinización** al traslado de los granos de polen desde las anteras hasta el estigma de la flor. Una parte de los granos de polen producidos se pierden durante este recorrido ya que quedan expuestos a las contingencias ambientales.

Se reconocen dos tipos de polinización:

Autopolinización: la flor recibe su propio polen y si la autopolinización conduce a una efectiva fertilización se produce **autogamia**. La autopolinización es un método certero, pues no está sujeto a los agentes polinizadores ni a las condiciones ambientales. Puede ser una ventaja para malezas anuales o plantas ruderales que colonizan un área por un corto tiempo, permitiendo que pocos individuos generen una gran población y es importante también en zonas donde las condiciones son desfavorables para los polinizadores (regiones frías y desérticas). Si bien algunos cultivos como tomate, poroto, arveja, soja y lechuga se autopolinizan, presentan a la vez un pequeño porcentaje de **polinización cruzada**.

Un caso particular y extremo de autopolinización es la **cleistogamia**, en la que la polinización tiene lugar dentro de la flor mientras permanece cerrada, como en especies de poroto (*Phaseolus* spp.) y de poáceas entre las que se hallan trigo (*Triticum aestivum*), avena (*Avena sativa*) y algunas variedades de cebada (*Hordeum* spp.). Un caso opuesto son las flores **chasmógamas** que se abren y exponen las piezas fértiles.

Polinización cruzada: se efectúa cuando el polen es llevado al estigma de otra flor de la misma planta o de flores de otra planta de la misma especie o de alguna especie relacionada y la fertilización que ocurre en estos casos se llama **alogamia**.

La alogamia tiene la ventaja de que produce nuevas combinaciones de genes. Al favorecer la variabilidad, los individuos adquieren una mayor plasticidad evolutiva, lo que les posibilita la adaptación a condiciones ecológicas cambiantes. Para que la alogamia se produzca, las flores se modifican impidiendo la autopolinización mediante diferentes mecanismos como la autoesterilidad o la incompatibilidad genética.

La **autoesterilidad** puede deberse a características presentes en la estructura floral entre las que se hallan la heterostilia, la dicogamia y la hercogamia.

Heterostilia implica diferencia de longitud entre estilos y anteras. Las flores con anteras altas tienen gineceos bajos y viceversa. La polinización se efectúa entre flores con estilo y filamento de antera similares en longitud, ya que los visitantes florales penetran hasta la misma profundidad en el tubo de la corola (*Linum usitatissimum* "lino", *Fagopyrum esculentum* "trigo sarraceno").

Dicogamia implica diferencias temporales en la maduración de anteras y estigma. Se distinguen dos formas de dicogamia: **protoginia**, cuando madura primero el gineceo (*Zea mays* "maíz", *Juglans regia* "nogal") y **protandria**, cuando las anteras maduran y se abren antes de que el estigma esté receptivo (*Gossypium hirsutum* "algodón", *Helianthus annuus* "girasol", *Cichorium intybus* "achicoria").

Hercogamia es la separación espacial de estambres y estigmas, que se manifiesta en las diferentes formas de presentación de las flores en una planta:

Las plantas que poseen flores imperfectas en distinta posición del mismo individuo se llaman **plantas diclino monoicas** (*Zea mays* "maíz", *Cucurbita maxima* "zapallo").

Las plantas que poseen flores imperfectas en distintos individuos de la misma especie son **plantas diclino dioicas** (*Salix* spp. "sauces", *Populus* spp. "álamos", *Asparagus officinalis* "espárrago").

Las plantas que poseen flores imperfectas y perfectas en un mismo pie o en pies diferentes de la misma especie se denominan **plantas polígamas** (*Celtis tala* "tala", *Cortaderia* spp. "cortaderas", asteráceas en general).

En otros casos el estigma puede presentar una película protectora, que mientras permanece intacta lo mantiene seco y no permite la germinación del polen. Cuando un insecto roza el tejido, éste se rompe y deja salir un líquido estilar que favorece el crecimiento del tubo polínico.

Incompatibilidad genética implica la existencia de mecanismos que impiden la autofecundación. Las formas más comunes son la inhibición de la germinación del grano de polen o del crecimiento del tubo polínico en el estigma o a través del estilo generando un efecto de filtro.

VARIABILIDAD DE LA ESTRUCTURA FLORAL EN RELACIÓN A LOS AGENTES POLINIZADORES

Se demostró en muchos casos, que las plantas de mayor vigor y productividad son el resultado de la polinización cruzada. Para que ésta se lleve a cabo, son necesarios agentes polinizadores. Las plantas desarrollaron en el transcurso de la evolución un conjunto de estrategias para adaptarse a ellos.

Las plantas se clasifican teniendo en cuenta los agentes que intervienen en la polinización en **zoógamas**, **anemógamas** e **hidrógamas**.

La **zoogamia** o **zoofilia** requiere que los animales polinizadores visiten las flores de manera regular y se detengan en ellas el tiempo suficiente para que el polen quede adherido al cuerpo del visitante y sea llevado con seguridad al estigma de otra flor. Para que esto ocurra, las flores zoógamas o zoófilas, deben poseer productos atractivos que operan como cebos (polen, néctar, aceites, resinas), medios de reclamo (color, olor) y polen viscoso. De acuerdo a los animales que intervienen en este proceso, la polinización puede ser entomógama, ornitógama, quiropterógama, entre otras.

La **entomogamia** o **entomofilia** es la polinización realizada por insectos. En Gimnospermas, los insectos, probablemente coleópteros (cascarudos), se alimentaban de la savia y resina de tallos y hojas. Cuando surgieron las Angiospermas, los insectos encontraron un importante alimento en los granos de polen de sus flores, ricos en proteínas, grasas, glúcidos y vitaminas. Así, los coleópteros, insectos con aparato bucal masticador, comenzaron a frecuentar regularmente esta nueva fuente de recursos e inadvertidamente a llevar polen hacia otras plantas. Para algunas, este tipo de polinización fue más efectiva que la polinización por el viento de sus predecesoras las Gimnospermas. Las plantas más atractivas para los coleópteros fueron las más visitadas y las que más semillas produjeron, por lo cual hubo un desarrollo evolutivo de la estructura floral en ese sentido. En los coleópteros el sentido del olfato está más desarrollado que el visual, por lo que las flores presentan olores fuertes, generalmente a frutas, especias, o a productos fermentados y suelen ser blancas (*Magnolia grandiflora* "magnolia"). Estas flores son grandes y robustas para soportar el peso de los insectos y se encuentran fácilmente accesibles a ellos. Algunos coleópteros comen los pétalos, el polen y otros son recompensados con la recolección de néctar, jugo azucarado que se produce en estructuras especializadas, los nectarios, ubicados generalmente en la base del ovario o de los estambres.

Otro carácter evolutivo fue la aparición de flores perfectas. La presencia de carpelos y estambres en una misma flor sirve para hacer más efectiva cada una de las visitas del polinizador, ya que puede tomar los granos de polen y al mismo tiempo depositarlos en el estigma de la misma flor. Esto, antes de que se desarrollara la autoincompatibilidad genética (inhabilidad de un organismo para autofertilizarse). Posteriormente apareció el ovario ínfero con la finalidad de proteger los óvulos del aparato masticador de los insectos como en *Chaenomeles lagenaria* "membrillero de adorno" (Fig. 4.18) y otras especies como manzano y peral.

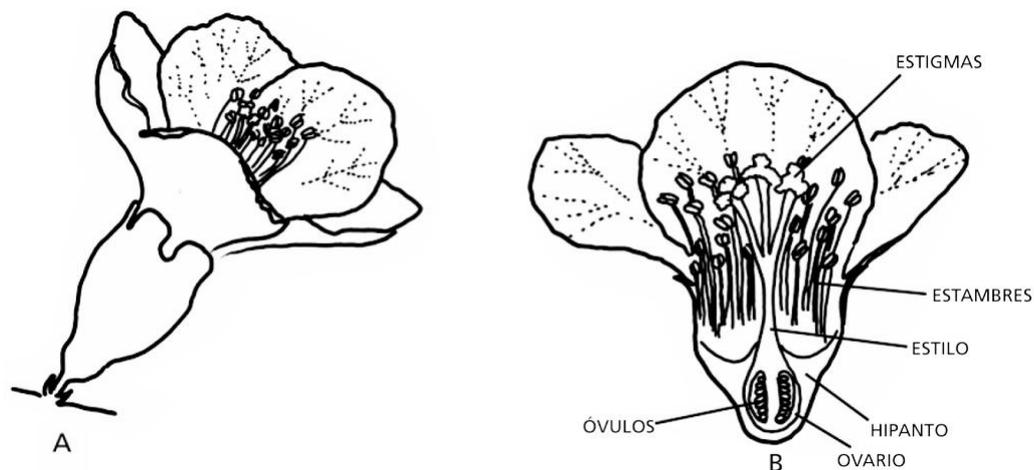


Fig. 4.18. Flor de ovario ínfero de *Chaenomeles lagenaria* (Loisel.) Koizd. "Membrillero de adorno".

La aparición de abejas y avispas (himenópteros) y de mariposas diurnas y nocturnas (lepidópteros), que utilizaban las flores como única fuente de alimento, influyó en la evolución de las Angiospermas y contribuyó a su diversificación. Si una planta dada es visitada por un estrecho espectro de visitantes, tiende a adaptarse a las características de estos polinizadores para hacer más efectivas sus visitas. En este sentido hubo dos tipos de cambios, por un lado, las modificaciones en color, olor y forma, de modo de ser distinguibles por estos animales y por otro, el desarrollo de estructuras que eliminen a otros competidores.

Los cambios más notables registrados en la estructura floral que surgieron para adaptarse a este espectro de visitantes fueron: corola gamopétala y cáliz gamosépalo, nectarios en la base del ovario de tal manera que sólo pueden llegar insectos con largas trompas, fusión de carpelos y presencia de infinitos óvulos así, una simple carga de polen permite la fertilización y formación de muchas semillas.

Las flores polinizadas por himenópteros, en general presentan las siguientes características: flores zigomorfas, cáliz gamosépalo, corola gamopétala, estambres meiotémonos o diplostémonos, estambres didínamos o tetradínamos, estambres soldados a la corola o entre sí por los filamentos (monadelfos o diadelfos). Dentro de este grupo de insectos se encuentran las abejas, que son los polinizadores más importantes de los cultivos. Su utilización programada conduce a un aumento en la producción de semillas y frutos. Tanto machos como hembras viven del néctar, y a su vez las hembras colectan polen para alimentar a las larvas. Visitan preferentemente flores azules o amarillas, no distinguen el color rojo, pero sí el ultravioleta, razón por la cual, algunas flores presentan las llamadas "guías de néctar", que son marcas especiales, imperceptibles a nuestros ojos que indican la ubicación del néctar (*Digitalis purpurea* "dedalera"). Los nectarios están ubicados por lo común en la base del tubo de la corola y generalmente las flores están provistas de una especie de "plataforma de aterrizaje" constituida por pétalos soldados que permiten que el insecto se pose.

Las mariposas son guiadas hacia las flores por una combinación de vista y olfato como ocurre con las abejas pero a diferencia de éstas, distinguen el color rojo, por eso muchas de las flores visitadas son rojas o naranjas (*Lantana camara* "lantana", *Chaenomeles lagenaria* "membrillero de adorno").

En el caso de las mariposas nocturnas, las flores que visitan son blancas con una fragancia densa que se libera después de la puesta del sol (*Lonicera japonica* "madreselva", *Nicotiana tabacum* "tabaco"). Al no entrar a la flor como lo hacen las abejas, no necesitan plataforma de aterrizaje. Las flores son generalmente tubulosas y de posición erecta.

La **ornitogamia** u **ornitofilia** es la polinización llevada a cabo por aves. En América, los principales polinizadores son picaflores, que visitan las flores para alimentarse del néctar. Las flores rojas y amarillas son las más atractivas, pero usualmente carecen de perfume porque el sentido del olfato es débil en las aves. La producción de grandes cantidades de néctar está relacionada con la necesidad de recompensa de estos animales que tienen requerimientos nutricionales altos. Para evitar la competencia de los insectos,

el néctar se encuentra en el fondo de flores tubulosas y sin aroma (*Pirostegia venusta* "bignonia", *Nicotiana glauca* "palán-palán").

La **quiropterogamia** o **quiropterofilia** es la polinización realizada por murciélagos, mamíferos que cumplen un papel inapreciable en el control de insectos y en la defensa de la continuidad de bosques tropicales y sabanas al transportar el polen de varias plantas y expeler las semillas de los frutos que ingieren. La vista precaria y la capacidad de moverse siguiendo el eco, los impulsó a vivir en la oscuridad, siendo éste un nicho ecológico libre que los murciélagos supieron aprovechar de inmediato.

Las características de las flores visitadas por murciélagos son similares a las polinizadas por aves, es decir flores grandes, fuertes, de copioso néctar, pero con fuerte olor a fruta o productos fermentados y de anthesis nocturna (*Ceiba insignis* "palo borracho", *Agave americana* "pita", especies de cactáceas).

La **anemogamia** o **anemofilia** es el tipo de polinización que ocurre por acción del viento. Las Angiospermas anemógamas se han originado en distintas épocas y en diversos grupos a partir de plantas entomógamas. Se presentan en grupos diferentes como en ciperáceas (*Cyperus rotundus* "cebollín"), gramíneas y gran parte de los árboles (*Juglans regia* "nogal", *Corylus avellana* "avellano"). La anemofilia es una adaptación especial a los climas fríos, donde los insectos son poco abundantes y las plantas se encuentran formando grandes poblaciones como en sabanas, estepas y bosques. En las selvas, ricas en animales, faltan casi por completo.

Las flores polinizadas por el viento son pequeñas, inconspicuas y ubicadas en lugares expuestos, con perianto reducido o ausente. Además son imperfectas, con estambres de largos filamentos de modo que las anteras penden libremente por fuera de los restantes verticilos. Producen gran cantidad de polen que generalmente es pequeño y carente de sustancias adherentes. Los estigmas son grandes y con extensiones o plumosos para interceptar los granos de polen. La mayoría de las plantas polinizadas por el viento tienen en el ovario un solo óvulo porque el encuentro de un grano de polen con un estigma es muy azaroso. La fertilización del óvulo da por resultado una semilla por fruto, pero en compensación, estas plantas suelen tener numerosas flores reunidas en inflorescencias. Las inflorescencias más frecuentes son **amento** y **panoja**. Este tipo de polinización sólo es exitosa cuando hay un número elevado de individuos en un área determinada.

La **hidrofilia** es la polinización en la cual el agente polinizador que interviene es el agua y ocurre en algunas plantas acuáticas.

PRODUCCIÓN DE GRANOS DE POLEN

La superproducción de granos de polen representa un gasto de energía y material que parece innecesario, pero no es así si se considera que el polen tiene otras funciones dentro del ecosistema. El impacto del polen sobre plantas, animales y el hombre es consecuencia de su producción masiva. Los granos de polen contienen minerales,

carbohidratos, proteínas, lípidos, pigmentos, esteroides y hormonas de crecimiento que son utilizados por diferentes especies de animales para su alimentación. Constituyen una fuente de alimento para polinizadores y recompensa de otros vectores y en el suelo, de sustrato para la microflora y otros organismos que reciclan el material orgánico del ecosistema.

Las abejas elaboran con el néctar de las flores la jalea real para alimentar a las larvas, imagos y reina, pero como carece de elementos nutritivos esenciales, es suplementada con polen que garantiza el aporte proteico.

Por otro lado el polen ocasiona en el hombre, trastornos respiratorios del tipo de las alergias, que son producidas generalmente por glicoproteínas ubicadas en la exina que en contacto con las superficies húmedas de las mucosas de nariz, ojos o piel, actúan como antígenos que provocan una reacción inmunológica.

IMPORTANCIA DE LA POLINIZACIÓN EN LA PRODUCCIÓN DE SEMILLAS

La polinización es un aspecto muy importante para la obtención de altos rendimientos de semilla en numerosos cultivos. Algunos son autofértiles y producen frutos y semillas con su propio polen (autopolinización), otros requieren del polen proveniente de otras plantas (polinización cruzada). Generalmente, aún las plantas autofértiles pueden producir más frutos y mejor calidad de semillas cuando presentan polinización alógama.

Los factores relacionados con la polinización y que afectan la producción de semillas son:

- Separación geográfica (en plantas diclinodioicas o con problemas de incompatibilidad).
- Falta de floración debido a longitud del día, temperaturas desfavorables, ocurrencia de lluvias abundantes.
- Floración de variedades en distintas épocas.
- Autoesterilidad por incompatibilidad estructural (dicogamia y hercogamia) o genética.
 - Disminución o ausencia de polinizadores.
 - Incapacidad del polen para germinar.
 - Longevidad inadecuada del óvulo.
 - Ausencia de fecundación.

La polinización por insectos puede ser ventajosa, aumentando el rendimiento en las cosechas. En alfalfa (*Medicago sativa*), por ejemplo, es necesario disponer de una población abundante de insectos polinizadores eficientes en el desenlace floral e intercambio de flores, ya que esta leguminosa presenta un bajo índice de autofecundación. Si el cultivo de alfalfa está en la cercanía de un monte natural, es posible obtener relativamente altos rendimientos de semillas debido a la acción de

insectos silvestres. Pero estas situaciones son cada vez menos frecuentes por el uso intensivo de la tierra con el consecuente desmonte, la incorporación de áreas a la agricultura y la aplicación de herbicidas que han dado por resultado la desaparición de malezas que servían de alimento y refugio a insectos beneficiosos. También el uso de insecticidas provoca la eliminación de insectos polinizadores. El logro de altos rendimientos se debe apoyar en un manejo adecuado de eficientes especies polinizadoras locales como la abeja cortadora de hojas (*Megachile rotundata*), e introducidas como la abeja común (*Apis mellifera*). Para ello se colocan colmenas en el cultivo en forma progresiva a medida que avanza la floración e instaladas preferentemente en los caminos interiores del lote para evitar la competencia de otros cultivos o malezas externas al campo. Así se logra incrementar en 3 a 6 veces la producción de semillas.

Algunos cultivares de *Malus sylvestris* "manzano", *Prunus domestica* "duraznero" y *Pyrus communis* "peral" son autofértiles, otros lo son parcialmente y algunos sólo producen frutos cuando son polinizados por otro cultivar. En estos casos la plantación debe contar al menos con dos o tres variedades, que florezcan aproximadamente al mismo tiempo y con una disposición tal que ningún ejemplar esté a más de dos hileras de su variedad polinizadora. Además, las condiciones climáticas (temperatura y vientos) afectan la receptividad estigmática y el crecimiento del tubo polínico. Las flores que no son fertilizadas caen y los frutos con pocas semillas son más propensos a caer que aquellos que tienen muchas semillas.

APLICACIONES DE CONCEPTOS RELEVANTES DE LA ESTRUCTURA FLORAL EN AGRONOMÍA

El conocimiento de los procesos relacionados con la reproducción de las plantas y los conceptos relevantes de la estructura floral serán indispensables para el ingeniero agrónomo cuando realice técnicas de mejoramiento genético para la obtención de híbridos y variedades de un cultivo, para determinar la poda de flores con el objeto de obtener mejores frutos y en el reconocimiento de especies cultivadas y silvestres, entre otros aspectos.

En mejoramiento genético se emplean técnicas de autofecundación o de cruzamientos y para ello es indispensable conocer las características de la inflorescencia, la sexualidad de la especie (monoica, dioica), la estructura de la flor (reconocer flores perfectas e imperfectas y partes que la componen), la fenología floral (inicio y plenitud de la floración), época y sincronización de procesos de maduración de los verticilos fértiles y el sistema de polinización y técnicas especiales. Estos conocimientos permitirán determinar los momentos propicios para la emasculación (eliminación de las anteras), la receptividad del estigma y la extracción del polen. También es indispensable conocer conceptos relacionados con la genética, como por ejemplo la esterilidad masculina genética y citoplasmática, genes restauradores y mantenedores de la fertilidad, pero estos tópicos escapan a los objetivos de esta presentación.

La aplicación de los conceptos básicos sobre la estructura de la flor y los procesos relacionados puede ser ilustrado tomando como ejemplo el cultivo de maíz (*Zea mays*).

El maíz es una especie anual de ciclo primavero-estival, adaptada a la polinización cruzada y a la anemofilia, de sexualidad diclinomonoica por poseer espiguillas imperfectas estaminadas y pistiladas dispuestas en inflorescencias separadas en un mismo pie (Fig. 4.19A). Las flores estaminadas están ubicadas en una **panoja** apical, grande y piramidal; las pistiladas o carpeladas en una **espiga** axilar compuesta, cilíndrica y carnosa conocida como mazorca (Fig. 17A). Las espiguillas de la panoja están ubicadas de a pares, una es sésil y la otra pedicelada (Fig. 4.19B). Cada una presenta 1 o 2 antecios, uno de ellos a menudo atrofiado y el otro presenta glumas pubescentes, glumelas hialinas y 3 estambres (Fig. 4.19C). La panoja emerge de las hojas que la envuelven y se expande por completo antes de liberar el polen producido en gran cantidad por cada antera; éstas salen de las glumas que las protegen, se abren y liberan el polen al viento, que lo transporta a una distancia considerable. La liberación del polen por lo general dura aproximadamente una semana.

Las espigas, pocas por planta, son axilares (Fig. 4.19D) con eje cilíndrico y ensanchado llamado comúnmente marlo o maslo. Presentan alvéolos a modo de cavidades donde se ubican primero las espiguillas y luego de la fecundación de las flores, los granos. Cada mazorca está envuelta por brácteas (chalias) formadas por vainas grandes y láminas progresivamente atrofiadas (Fig. 4.19D). Las espiguillas carpeladas son sésiles, ubicadas de a pares con dos antecios cada una, el inferior estéril y el apical fértil. Este último presenta ovario globoso con estilo largo y exerto que vulgarmente se denomina "barba" (Fig. 4.19E). Los primeros estilos en la espiga aparecen 2 ó 3 días después de iniciada la polinización y son receptivos en toda su longitud, de este modo, cuando los granos de polen caen sobre ellos, quedan adheridos a su superficie que es húmeda. El tubo polínico entra por el estigma-estilo y llega al óvulo donde ocurre el resto del proceso. Para la producción de híbridos, las panojas deben ser eliminadas de todas las plantas madres antes de que se libere el polen y antes de que emerja la espiga, o bien se utilizan líneas con anteras estériles.

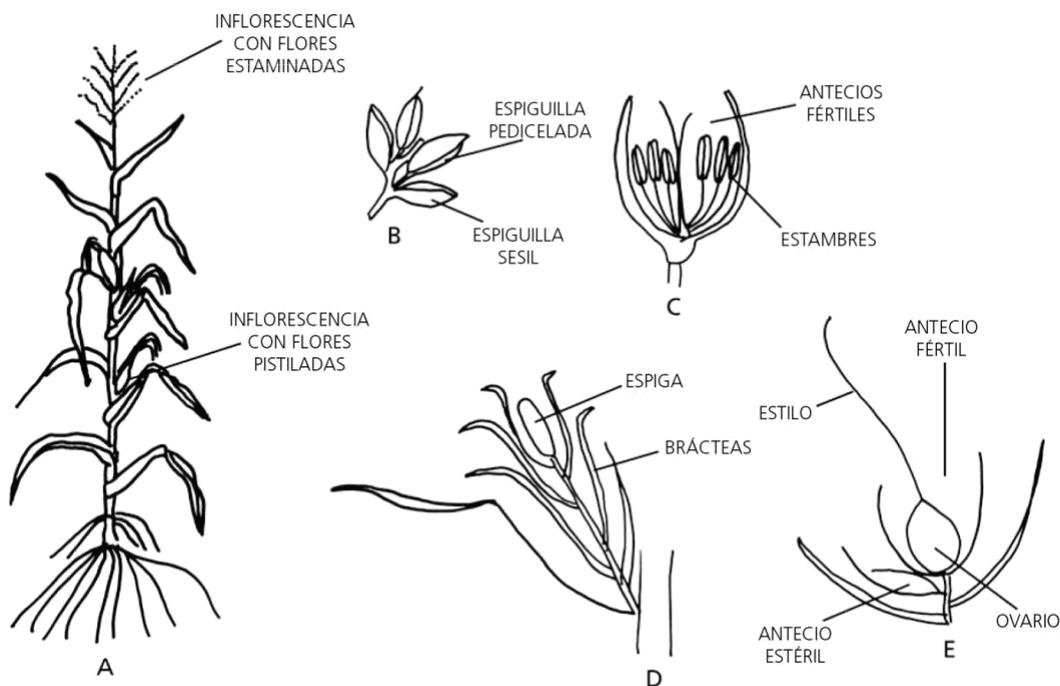


Fig. 4.19. Etapa reproductiva en *Zea mays* L. "maíz".

A: PLanta en estado reproductivo.

B: Espiguillas de a pares.

C: Flores estaminadas.

D: Espiga.

E: Espiguilla pistilada.

INFLORESCENCIA

La inflorescencia es un sistema de ramificación destinado a la formación de flores. Es característica para cada especie vegetal y suele estar más o menos diferenciada de la parte vegetativa de la planta. La presencia de inflorescencias constituye una estrategia muy importante para la atracción de polinizadores y consecuentemente para la fecundación. Así por ejemplo, las flores del trébol de olor blanco (*Melilotus albus*), de pequeño tamaño, adquieren importancia al estar reunidas en un racimo.

Las inflorescencias están sostenidas por un **pedúnculo**, al que le sigue un eje o **raquis** donde se insertan las flores, las cuales pueden ser sésiles o pedunculadas. Si el pedúnculo de la inflorescencia emerge a partir de un órgano subterráneo (rizoma, bulbo, cormo) se lo denomina **escapo floral**; es frecuente en las monocotiledóneas como cebolla (*Allium cepa*), espárrago (*Asparagus officinalis*), azucenas (*Lilium* spp.) y lirios (*Iris* spp.).

Generalmente, las flores se ubican en la axila de hojas tectrices simplificadas, las **brácteas**; en este caso las inflorescencias son **bracteosas**. En otros casos, las hojas tectrices están completamente atrofiadas como en las brasicáceas, por lo que las inflorescencias son **áfilas** o **desnudas**. Ej.: bolsita del pastor (*Capsella bursapastoris*). En la sucesión foliar, dichas brácteas situadas entre las hojas normales (nomofilos) y las que

constituyen la flor (antofilos) se denominan **hipsofilos** y difieren de las hojas normales por su tamaño, color, forma o consistencia. Como ejemplo se pueden citar las hojas coloreadas de la Santa Rita (*Bougainvillea stipitata*), la espata de la cala (*Zantedeschia aethiopica*), las glumas y glumelas de poáceas y ciperáceas.

CLASIFICACIÓN DE LAS INFLORESCENCIAS

Para la clasificación de las inflorescencias se tiene en cuenta el grado de ramificación, el comportamiento del ápice y el sistema de ramificación del cual derivan.

Según el grado de ramificación, se distinguen **inflorescencias simples** y **compuestas**. En las inflorescencias simples, cada yema axilar del eje principal desarrolla una sola flor; en las compuestas, en lugar de flores solitarias se desarrollan **inflorescencias parciales** (ramas con un número mayor o menor de flores).

Según el comportamiento del ápice del eje principal y el del eje de las inflorescencias parciales, las inflorescencias se clasifican en **abiertas** y **cerradas**. En las **inflorescencias abiertas**, los meristemas apicales del eje principal y de sus ramas laterales detienen su crecimiento después de un cierto tiempo, pero no concluyen en una flor terminal. Es decir, quedan "teóricamente" abiertas, y sólo en casos excepcionales retoman su crecimiento vegetativo como en ananá (*Ananas comosus*), limpiatubos (*Callistemon* sp.). Por el contrario, en las **inflorescencias cerradas**, los ejes rematan en una flor terminal que se reconoce porque se abre antes que las flores inmediatas laterales o basales. En estas inflorescencias, los ápices vegetativos se consumen por completo en la formación de flores, de modo que los distintos ejes cesan de crecer de manera definitiva.

De acuerdo al sistema de ramificación del cual derivan, las inflorescencias son:

Racemosas o indeterminadas: cuando siguen el sistema de ramificación monopódico, es decir que el eje tiene un crecimiento indefinido y las flores se abren desde la base hacia el ápice (apertura en sentido centrípeto o acrópeto) (Figs. 4.20 y 4.21).

Cimosas o determinadas: cuando siguen un sistema de ramificación simpódico, es decir que el eje tiene un crecimiento definido y la primera flor que se abre es la apical, siguiendo una maduración centrífuga o basípeta (Fig. 4.22).

Esto implica que las inflorescencias cimosas son siempre cerradas, mientras que las racemosas pueden ser abiertas o cerradas.

INFLORESCENCIAS RACEMOSAS SIMPLES

Racimo: está constituido por un eje principal o **raquis** y flores pedunculadas que se desarrollan en la axila de una bráctea u hoja tectriz. Ej.: alfalfa (*Medicago sativa*), soja (*Glycine max*) (Fig. 4.20).

Espiga: es semejante al racimo pero sus flores son sésiles o sentadas. Ej.: ananá (*Ananas comosus*), gladiolos (*Gladiolus* spp.) (Fig. 4.20). Un caso particular es la inflorescencia elemental de las poáceas y ciperáceas, que recibe el nombre de **espiguilla** (Fig. 4.13). Se trata de una pequeña espiga formada por una o más flores sentadas sobre la **raquilla** (raquis articulado) y protegida por dos brácteas denominadas **glumas** (gluma **inferior** y gluma **superior**). Cada flor está encerrada en una casilla floral o **antecio**, formado por una bráctea externa, el **lema**, y un profilo interno, biaquillado, la **pálea**.

Amento: es un tipo especial de espiga o racimo espiciforme, con el raquis flexible y péndulo. Ej.: sauces (*Salix* spp.), ombú (*Phytolacca dioica*) (Fig. 4.20).

Espádice: es una espiga con el raquis grueso y una bráctea muy desarrollada, la **espata**, que actúa como elemento de atracción. Ej.: cala (*Zantedeschia aethiopica*), filodendros (*Philodendron* spp.) (Fig. 4.20).

Umbela: se caracteriza porque las flores, con pedúnculos de igual longitud, aparentan salir de un mismo punto; los entrenudos son extremadamente cortos y las brácteas se presentan arrosietadas. Ej.: cebolla (*Allium cepa*), hiedra (*Hedera helix*) (Fig. 4.20).

Corimbo: se caracteriza porque los pedúnculos florales de distinta longitud, salen de diferentes alturas y las flores llegan a un mismo nivel. Ej.: peral (*Pyrus communis*), corona de novia (*Spiraea cantoniensis*) (Fig. 4.20).

Capítulo: presenta un eje corto, ensanchado y más o menos cóncavo llamado **receptáculo**, donde se ubican las flores que son sésiles, epíginas (ovario ínfero) y no poseen cáliz o sus piezas están reducidas a escamas o aristas que constituyen el **papus** o **vilano**. En la base de la inflorescencia hay un **involucro** compuesto por numerosos hipsofilos. La bráctea que suele acompañar a cada flor recibe el nombre de **pálea**. Es la inflorescencia característica de las asteráceas o compuestas (Fig. 4.20).

La corola de las flores puede ser de dos tipos: **ligulada** o **tubulosa**. Las flores tubulosas presentan corola gamopétala y sus estambres (5) están fusionados entre sí por las anteras y por sus filamentos a la corola. Las flores liguladas tienen la corola formada por 3-5 pétalos unidos constituyendo la lígula, una extensión a modo de lengua.

Según el tipo de flores que forman el capítulo, se clasifican en **homomorfos**, cuando todas las flores son iguales, ya sean liguladas como en la achicoria (*Cichorium intybus*) y el diente de león (*Taraxacum officinale*), o bien tubulosas, como en el alcaucil (*Cynara scolymus*). Cuando el capítulo posee flores liguladas y tubulosas es heteromorfo. Ej.: girasol (*Helianthus annuus*), margarita (*Chrysanthemum leucanthemum*). En este caso, las flores liguladas están en la periferia y las tubulosas en el disco (Fig. 4.23).

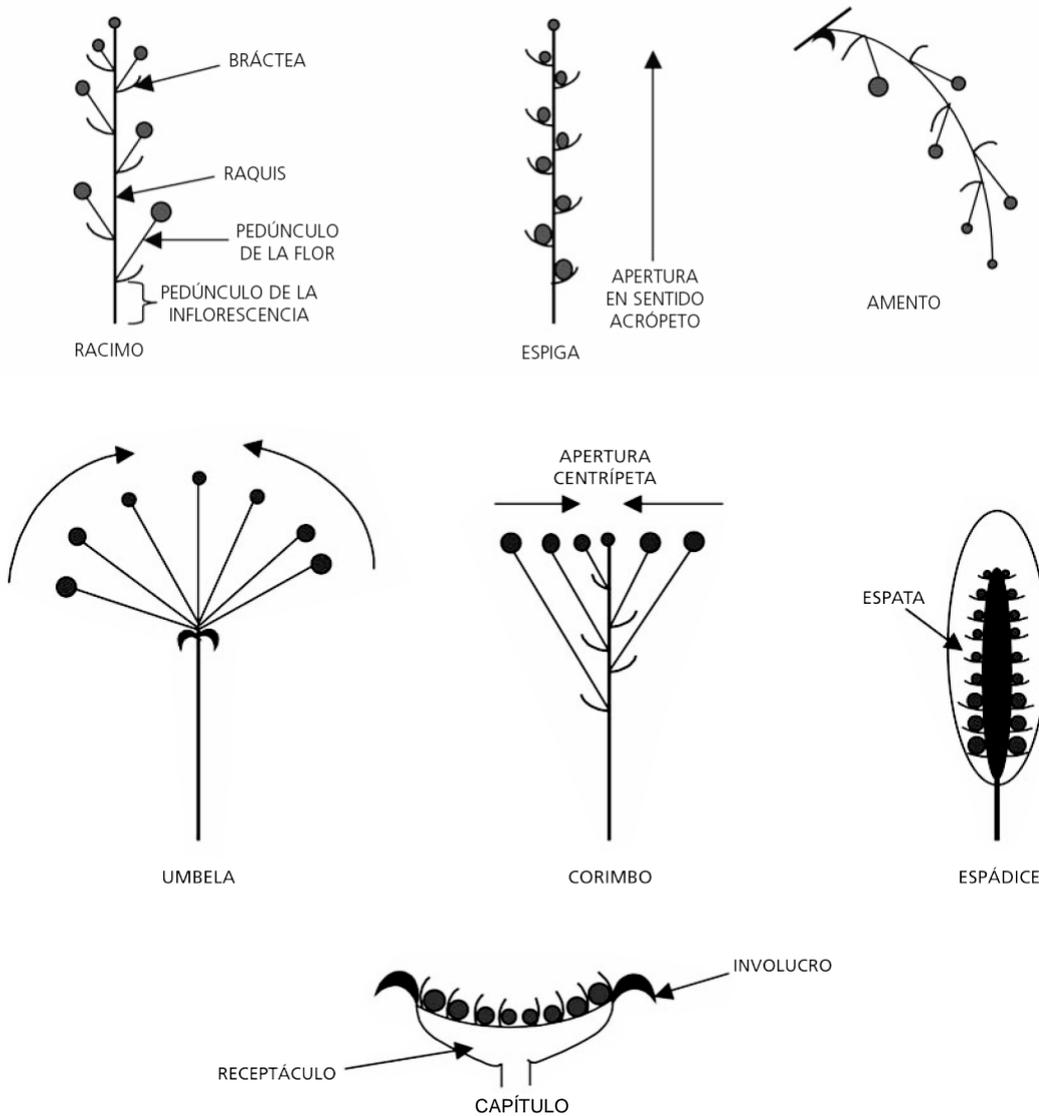


Fig. 4.20. Inflorescencias racemosas simples.

INFLORESCENCIAS RACEMOSAS COMPLEJAS

Espiga compuesta: es una espiga de espiguillas. Ej.: maíz (*Zea mays*) (Fig. 4.19), trigo (*Triticum aestivum*).

Racimo doble: la inflorescencia principal y las inflorescencias parciales son racimos; estos últimos, con igual número de flores entre sí. La **panoja** o **panícula**, es un caso especial de racimo doble, en el que las inflorescencias parciales de la base son más complejas, disminuyendo el número de flores en las cercanas al ápice. Ej.: vid (*Vitis vinifera*), sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*) (Fig. 4.21).

Umbela doble: es una umbela de umbelas, característica de las umbelíferas o apiáceas; los pedúnculos de la umbela primaria nacen de un raquis puntual y terminan en una umbela secundaria o umbélula. Acompañando al raquis primario se disponen

hojas tectrices en verticilo constituyendo un **involucro** y un **involucelo** rodeando al raquis secundario, también puntual. Ej.: zanahoria (*Daucus carota*), hinojo (*Phoeniculum vulgare*) (Fig. 4.21).

INFLORESCENCIAS CIMOSAS

Su clasificación se basa en el número de ejes florales que se desarrollan por debajo de la flor terminal. Cuando es uno, la inflorescencia es un **monocasio**, si son dos, un **dicasio**, y varios, un **pleocasio**. Estas formas básicas adquieren diferentes configuraciones pero la maduración es siempre centrífuga; comienza por la flor central y continúa por las laterales o basales (Fig. 4.22).

Cima escorpioide: se trata de un monocasio en el que las ramas floríferas nacen hacia el mismo lado del raquis, por lo cual la inflorescencia parece espiralada o semejante a una cola de escorpión. Ej.: heliotropos (*Heliotropium* spp.), nomeolvides (*Myosotis* spp.) (Fig. 4.22).

Cima helicoides: es un monocasio en el cual las ramas floríferas nacen alternadamente hacia uno y otro lado del raquis. Ej.: flor de un día (*Hemerocallis* spp.) (Fig. 4.22).

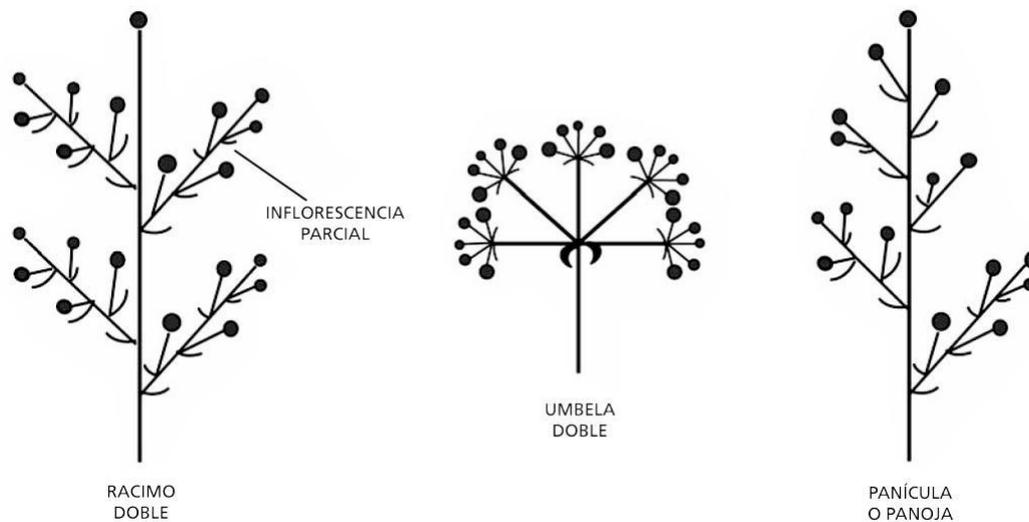


Fig. 4.21. Inflorescencias racemosas complejas.

Cima dicotómica: se trata de un dicasio; debajo de la flor terminal se desarrollan dos ramas floríferas que rematan en una flor, debajo de la cual vuelven a desarrollarse dos nuevas ramas floríferas y así sucesivamente. Ej.: clavelina (*Dianthus barbatus*) y flor de ilusión (*Gypsophila paniculata*) (Fig. 4.22).

Cima umbeliforme: es un pleocasio, similar a una umbela. Ej.: geranio o malvón (*Pelargonium* spp.) (Fig. 4.22).

Otros tipos de inflorescencias cimosas se designan con el nombre de las inflorescencias a las que se asemejan, como las cimas paniculiformes o corimbiformes.

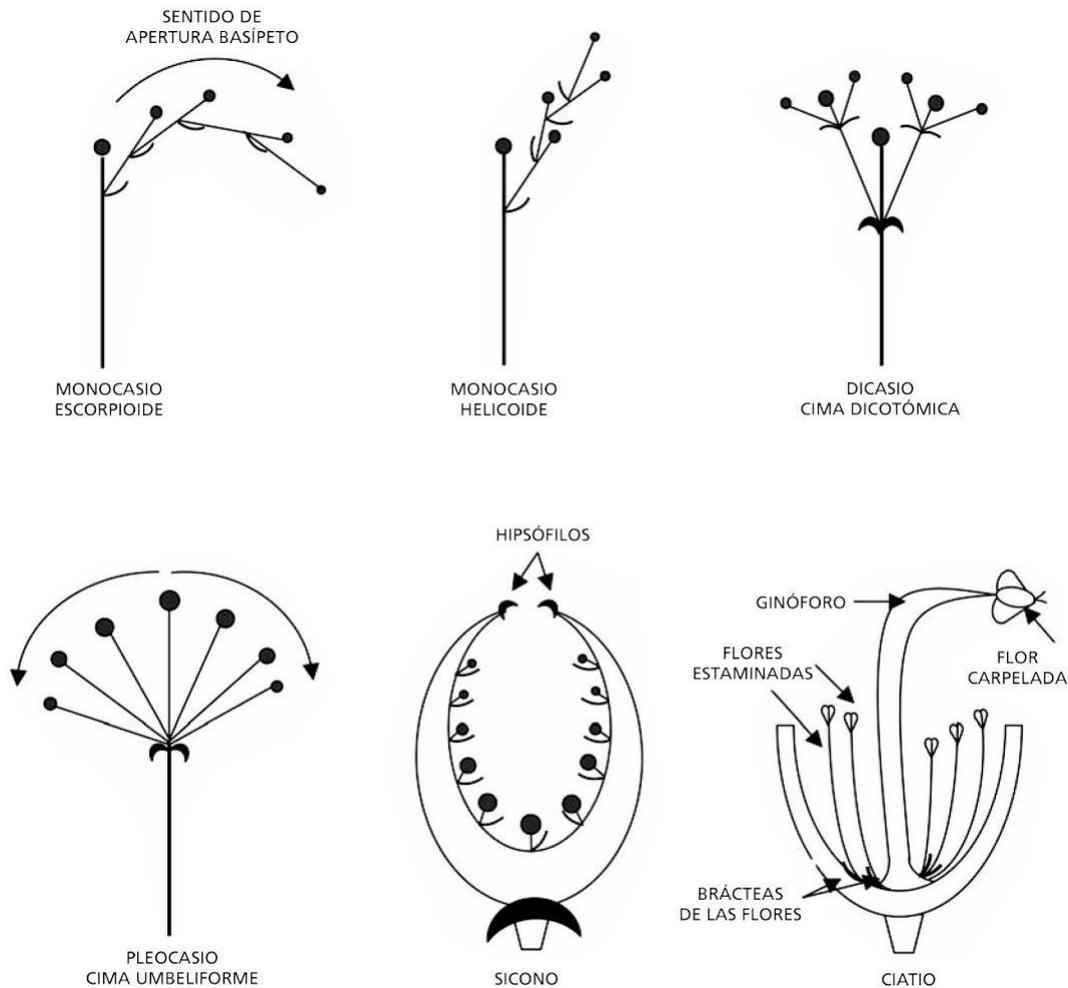


Fig. 4.22. Inflorescencias cimosas.

Sicono: inflorescencia formada por un complejo de cimas muy contraídas. Las flores, imperfectas, están dispuestas sobre un receptáculo cóncavo con una abertura en la parte superior rodeada de hipsofilos. Las flores carpeladas, que son las primeras en abrirse se ubican en la parte inferior y las estaminadas en la superior. Ej.: higuera (*Ficus carica*) (Fig. 4.22).

Ciatio: inflorescencia característica del género *Euphorbia* como la estrella federal (*E. pulcherrima*) y la corona de Cristo (*E. splendens*). Consta de una flor pistilada central reducida a un gineceo tricarpelar sostenido por un ginóforo, y 5 grupos de flores estaminadas, también aclamídeas, formadas por un único estambre cada una. Este conjunto está rodeado por 5 hipsofilos, entre los cuales se sitúan los nectarios (Fig. 4.22).

PSEUDANTO

Es la inflorescencia, que por la disposición de sus partes, resulta análoga a una flor en estructura-función. Los ejemplos más conocidos son los espádices, las umbelas dobles y los capítulos.

El **espádice** es la inflorescencia característica de las aráceas. Ej.: cala (*Zantedeschia aethiopica*). Las flores pistiladas se ubican en la parte inferior del eje carnoso, las flores estaminadas en la parte superior, y entre ambas, las perfectas. Suele quedar una porción superior estéril, que por su color y aroma, junto con la espata, actúan como elementos de reclamo para los insectos polinizadores, generalmente moscas. El olor que despiden en este caso, es nauseabundo.

La **umbela compuesta** es la inflorescencia típica de las apiáceas. Ej.: zanahoria (*Daucus carota*). Las flores son pequeñas, de colores claros, blanco, rosado o amarillo, y sólo se vuelven vistosas consideradas en su conjunto. Es frecuente el dimorfismo floral en una misma inflorescencia; así por ejemplo, las flores periféricas suelen ser zigomorfas por el desarrollo mayor de los pétalos ubicados en la parte exterior de umbélulas o umbelas, y actinomorfas las interiores. En algunos géneros, el efecto óptico se ve realzado por la presencia de brácteas coloridas, o por la disposición de flores blancas en las umbelas exteriores y rosadas o púrpuras en las interiores. También puede ocurrir que las umbelas exteriores lleven flores estaminadas y las interiores flores carpeladas. Todas estas adaptaciones optimizan la atracción de insectos. Los polinizadores principales son dípteros, coleópteros y otros insectos de trompa corta, ya que el néctar, ofrecido como recompensa, es producido en nectarios ubicados en la base engrosada de los estilos (**estilopodio**).

Las asteráceas, se distinguen por sus inflorescencias en **capítulo**. Ej.: girasol (*Helianthus annuus*). De acuerdo a las características ya descritas, el involucre cumpliría la función que desempeña el cáliz en una flor. En los capítulos heterógamos (Fig. 4.23), formados por dos tipos de flores, las flores marginales, liguladas, estarían involucradas en la atracción y las del disco, tubulosas estarían encargadas de la reproducción, tal como lo hacen los verticilos fértiles en una flor. Las flores individuales del capítulo se van abriendo serialmente en una espiral concéntrica, ofreciendo los óvulos maduros por un período largo de tiempo. Como consecuencia, pueden ser fecundados por un número diferente de donadores de polen. El éxito de este plan, como estrategia evolutiva, está refrendado por la gran abundancia de miembros de esta familia con más de 20.000 especies.

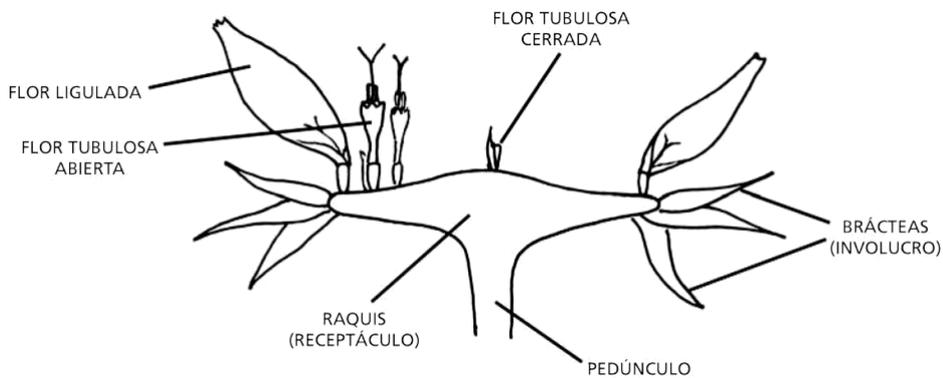


Fig. 4.23. Capítulo heterógamo.

INFLORESCENCIAS DE IMPORTANCIA ECONÓMICA

Además de la función reproductiva de la inflorescencia en el ciclo biológico de una planta, corresponde señalar algunas que por su belleza tienen valor ornamental y por lo tanto son mejoradas y cultivadas para tal fin, como margaritas y crisantemos (*Chrysanthemum* spp.), dalias (*Dahlia* spp.), gladiolos (*Gladiolus* spp.), etc. Otras, son en sí mismas fuentes de alimento como el alcaucil (*Cynara scolymus*), que es el capítulo inmaduro de la planta. El involucre está formado por numerosas brácteas carnosas; el receptáculo es también carnoso (corazón) y sobre él se disponen las flores que son todas tubulosas.

La coliflor (*Brassica oleracea* var. *gongylloides* subv. *cauliflora*) presenta una inflorescencia hipertrofiada donde los pedicelos, botones florales y brácteas son carnosos y apelmazados formando una cabeza. El brócoli, otra subvariedad de la anterior, presenta una inflorescencia normal que se utiliza para el consumo antes de la apertura de la flor o antes.

CICLO BIOLÓGICO DE LAS ANGIOSPERMAS

El ciclo de vida de una planta consiste en una sucesión de procesos tendientes a perpetuar la especie. Las plantas con semilla o **espermatófitas** inician un nuevo ciclo con la germinación. Durante la etapa vegetativa, se organizan en un cuerpo que se caracteriza por presentar raíz, tallo y hojas; la etapa reproductiva comienza con la diferenciación de las primeras flores.

Todo el cuerpo de la planta constituye el **esporófito**, es decir la generación que produce esporas (Fig. 4.24); está formado por células diploides ($2n$). El lugar donde se forman y contienen las esporas son los **esporangios**; pueden ser **microsporangios** (**androsporangios** o **sacos polínicos**), ubicados en las anteras y **megasporangios** (**ginosporangios** u **óvulos**), ubicados en el ovario. En los primeros, se producen **micrósporas** o **granos de polen** que abandonan el esporangio a la madurez; en los segundos, **megásporas** que permanecen dentro del esporangio.

Los procesos de **esporogénesis** (microsporogénesis y megasporogénesis) y **gametogénesis** (microgametogénesis y megagametogénesis), ocurren simultánea-mente con la diferenciación de los verticilos fértiles de la flor, según se describen a continuación.

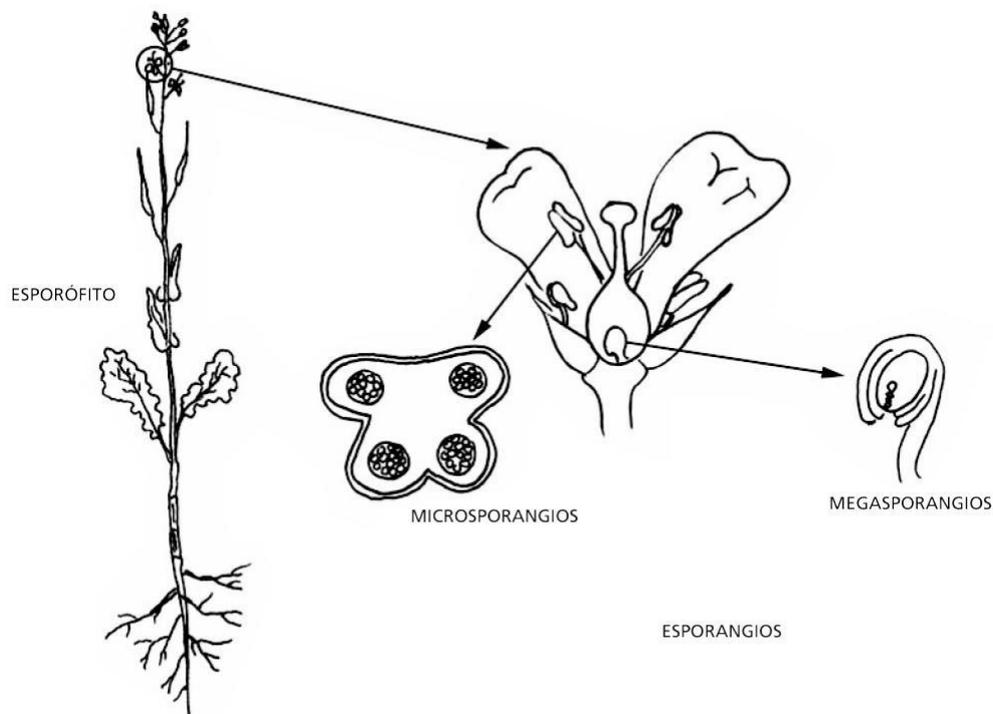


Fig. 4.24. Esporofito.

MICROSPOROGÉNESIS

El proceso de microsporogénesis (génesis = origen), consiste en la formación de las **micrósporas** o **granos de polen**.

Las células madres del grano de polen (**CMP**) se encuentran en el saco polínico (microsporangio o androsporangio) y tienen dotación cromosómica $2n$ (diploides). Cada CMP, sufre una división meiótica y origina cuatro células haploides (n), **tétrade de micrósporas** (**andrósporas** o **granos de polen**) (Fig. 4.25). Por lo tanto, como resultado de este proceso, cada saco polínico contendrá finalmente numerosas micrósporas.

MICROGAMETOGÉNESIS

El proceso de microgametogénesis, consiste en la formación de los gametos masculinos.

Cada grano de polen, dentro de los sacos polínicos, sufre una división mitótica dando origen a dos células: una **generativa** o **gametogénica** pequeña, de forma lenticular y otra **vegetativa** o **sifonogénica** de mayor tamaño. En este estado, el grano de polen es bicelular y ya se lo considera un **gametófito masculino** (**microgametófito** o **andrófito**); es la generación que produce los gametos. La célula vegetativa tiene como función generar el tubo polínico (grano de polen germinado). La célula gametogénica sufre una segunda mitosis y origina dos **gametos masculinos** (Fig. 4.25). En la mayoría de las especies esta segunda mitosis ocurre dentro del grano de polen, antes de que sea liberado del saco polínico por dehiscencia de la antera. Sin embargo en otras, ocurre sobre el estigma, cuando comienza a formarse el tubo polínico. Por lo tanto, un gametófito masculino puede encontrarse en estado bicelular o tricelular y sus células son haploides (Fig. 4.25).

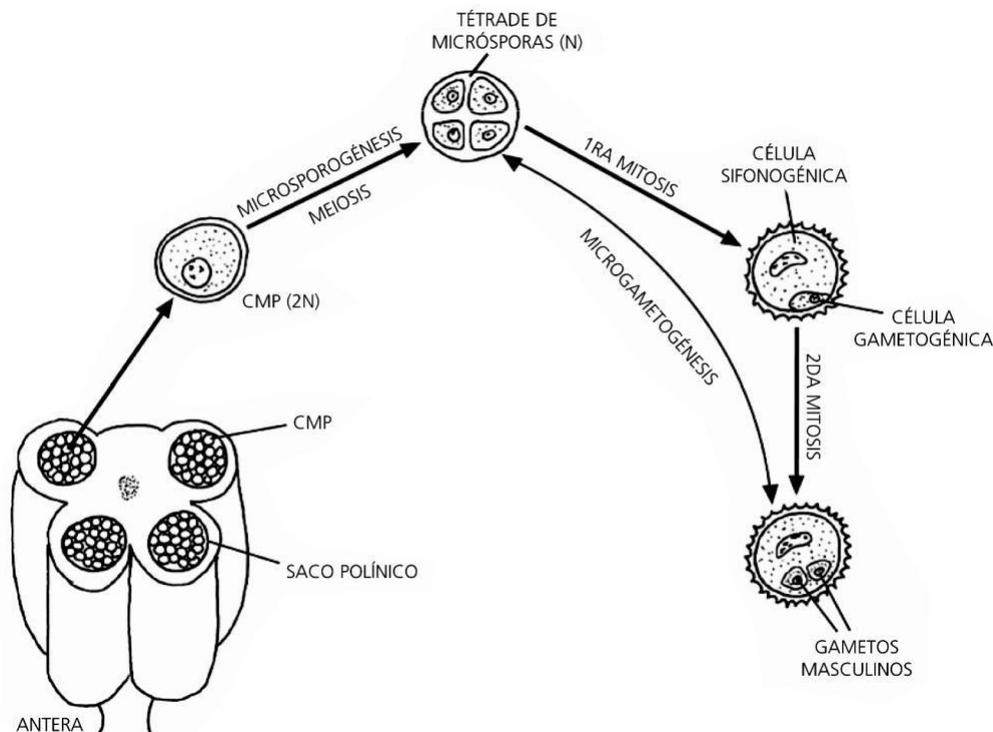


Fig. 4.25. Microsporogénesis y Microgametogénesis.

DESARROLLO DEL SACO EMBRIONARIO

Se describe el saco embrionario que es más frecuente en las Angiospermas (Tipo *Polygonum*). La principal característica es que se desarrolla a partir de una megáspora funcional (monospórica), y que ésta es la que se encuentra orientada hacia el polo calazal.

MEGASPOROGÉNESIS

El proceso de megasporogénesis consiste en la formación de las **megásporas**. En la nucela del óvulo (megasporangio o ginosporangio), de dotación cromosómica $2n$, una célula subepidérmica, la **arquéspora** o **célula madre de las megásporas (CMM)** se diferencia por su tamaño, y sufre una división meiótica que da origen a cuatro células haploides, la **tétrade de megásporas** o **ginósporas**. La tétrade, se ubica en forma lineal dentro de la nucela; las tres megásporas ubicadas hacia el polo micropilar degeneran y queda como funcional la ubicada hacia el polo calazal (Fig. 4.26). Este proceso ocurre a medida que el óvulo se desarrolla.

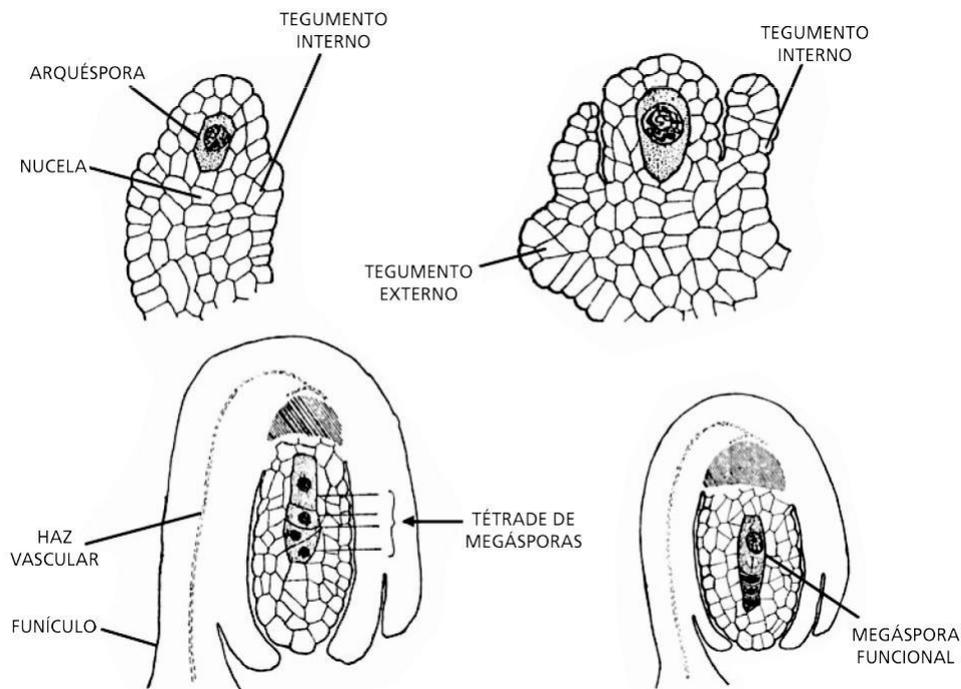


Fig. 4.26. Megasporogénesis.

MEGAGAMETOGÉNESIS

Es el proceso que conduce a la formación del gameto femenino. Se inicia cuando la megáspora funcional (n) se agranda y sufre tres cariocinesis sucesivas (divisiones mitóticas nucleares sin formación de pared), y constituye un cenocito con ocho núcleos (n). A continuación, se produce la citocinesis (división del citoplasma por formación de la pared celular) y se organiza una estructura compuesta por siete células. Esta estructura es el **megagametófito**, **ginófito** o **saco embrionario**, formado por tres células en el polo micropilar que en conjunto se denomina **aparato oosférico** (dos **sinérgidas** y la **oófera** o **gameto femenino**), tres células en el polo calazal (**antípodas**) y una **célula media** con dos **núcleos polares** (cada uno, haploide) (Fig. 4.27).

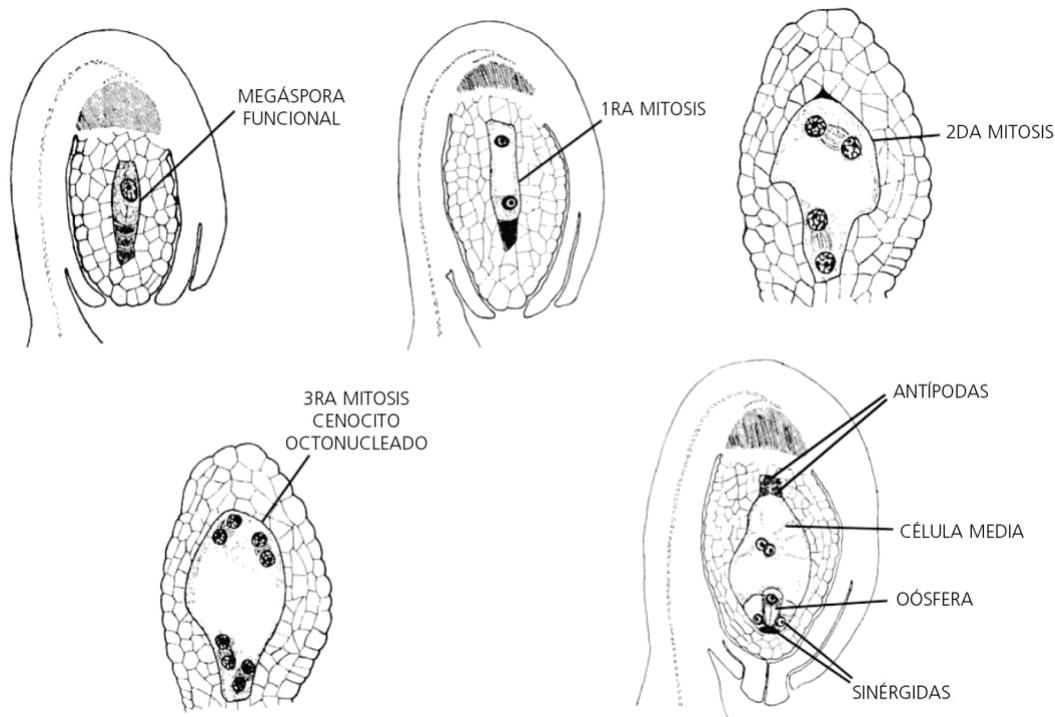


Fig. 4.27. Megagametogénesis. Desarrollo del saco embrionario tipo Polygonum.

FECUNDACIÓN

El polen es trasladado como microgametófito bicelular o tricelular, por alguno de los agentes polinizadores (viento, agua, animales, hombre) hasta el estigma de la flor. Un exudado estigmático retiene al grano de polen y estimula su germinación si se reconoce la compatibilidad del grano de polen. En el extremo del tubo polínico se ubica el núcleo de la célula sifonogénica y a continuación, los gametos masculinos.

El tubo polínico recorre el estilo, comúnmente penetra al óvulo por el micrópilo y se pone en contacto con el **aparato filar**¹ de una sinérgida, que muestra signos de desorganización; la atraviesa y descarga parte del citoplasma con los gametos a través de un poro que se forma en el extremo del tubo polínico (tubo copulador). En las Angiospermas la **fecundación es doble**; un gameto masculino (n) se une con los núcleos polares, y da origen al **núcleo endospermogénico** o **endospérmico** ($3n$), que por divisiones mitóticas dará lugar al endosperma. El segundo gameto masculino (n), se une a la oósfera (n) y por singamia origina la célula **huevo** o **cigoto** ($2n$), que por sucesivas mitosis (embriogénesis) formará el embrión ($2n$).

¹ - **Aparato filar**: estructura continua con la pared celular de las sinérgidas de apariencia fibrosa y que recibe al tubo polínico. Sus principales componentes son hemicelulosa y pectina.

EMBRIOGÉNESIS

El embrión se origina a partir del huevo o cigoto, luego de pasar por un estado de reposo. Durante los estados tempranos de su desarrollo se producen sucesivas divisiones mitóticas y diferenciación celular. La primera división del cigoto es transversal y generalmente ocurre después de iniciadas las divisiones del núcleo endospermico. Por lo tanto, en el polo micropilar se diferencia una **célula basal** alargada, y delimitando el polo calazal, una **célula apical** redondeada. La célula basal por divisiones mitóticas transversales, forma el **suspensor** que actuará en la absorción y transporte de nutrientes hacia el embrión; la célula apical originará por divisiones en diferentes planos, el **embrión**.

Durante este período inicial del proceso de **embriogénesis**, los nutrientes son aportados por el endosperma y la nucela. El desarrollo de los embriones de los diversos grupos de Angiospermas tiene características comunes. Por ejemplo, para las dicotiledóneas el embrión pasa por los estados de: **proembrión lineal** y **globular**, **embrión trapezoidal**, **cordiforme** y **torpedo**. A partir del estado trapezoidal, comienza la polarización, diferenciándose la radícula hacia el micrópilo. Luego, en el estado cordiforme se diferencian los cotiledones, y entre ellos el ápice caulinar. Finalmente, en el estado de torpedo se reconocen los cotiledones, hipocótilo y radícula (Fig. 4.28).

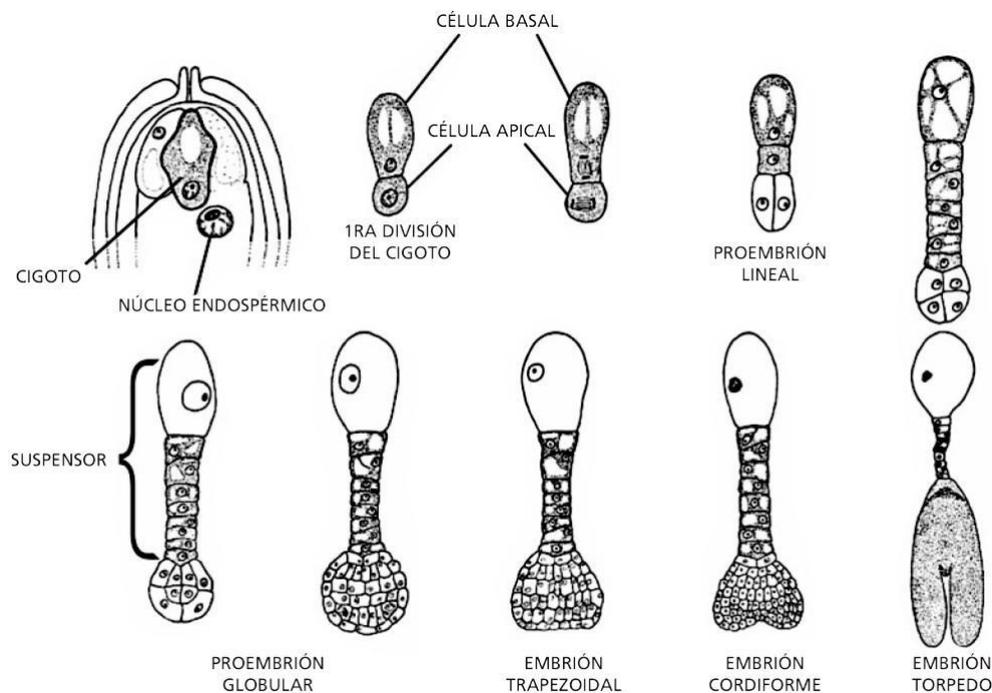


Fig. 4.28. Embriogénesis.

Para el caso de las monocotiledóneas, el desarrollo del embrión es muy similar hasta el estado globular, a partir del cual, comienza a diferenciarse el único cotiledón y el ápice caulinar que se presenta como una escotadura en la base del cotiledón.

GENERACIÓN

Se denomina **generación, a todo cuerpo pluricelular originado por mitosis**, tanto a partir de una espora, de un cigoto, como de una célula o conjunto de células totipotentes. La generación recibe el nombre de las células que origina; por lo tanto, **generación esporofítica**, es aquella que comienza con las primeras divisiones mitóticas del huevo o cigoto y termina luego de la meiosis, con la formación de esporas (megásporas y micrósporas); y **generación gametofítica**, la que empieza con la división de esporas y concluye con la formación de gametos (masculinos y femenino).

La **generación esporofítica** se origina luego de que el huevo o cigoto comienza con las divisiones mitóticas durante el proceso de embriogénesis, para formar el **embrión** que queda contenido en la semilla. Como resultado del proceso de germinación emerge la **plántula**, que da comienzo a la etapa vegetativa y representa al **esporófito**. La generación se llama **esporofítica** porque finaliza cuando se forman por meiosis las megásporas en la nucela del óvulo y las micrósporas (granos de polen) en los sacos polínicos. La generación esporofítica transcurre en **diplofase**.

La **generación gametofítica** comienza cuando la megáspora funcional (n) sufre 3 divisiones mitóticas para formar el saco embrionario, que contiene a la oósfera. Por otro lado, cada micróspora sufre dos divisiones mitóticas para dar origen a los gametos masculinos. Así la generación se denomina gametofítica, ya que concluye con la formación de gametos. Esta generación transcurre en **haplofase** (todas las células son haploides = n).

Durante el ciclo de vida de las espermatofitas (Fig. 4.29), a una generación esporofítica le sigue una gametofítica, luego una esporofítica y así sucesivamente; por esta razón existe **alternancia de generaciones**. Además, hay **alternancia de fases nucleares** (dotación cromosómica de las células), ya que la generación esporofítica transcurre en diplofase y la gametofítica en haplofase.

La generación esporofítica domina en tiempo y espacio a la gametofítica. Esta última consta de pocas células no fotosintetizantes y se la considera, por lo tanto, parásita de la esporofítica, ya que depende de ésta.

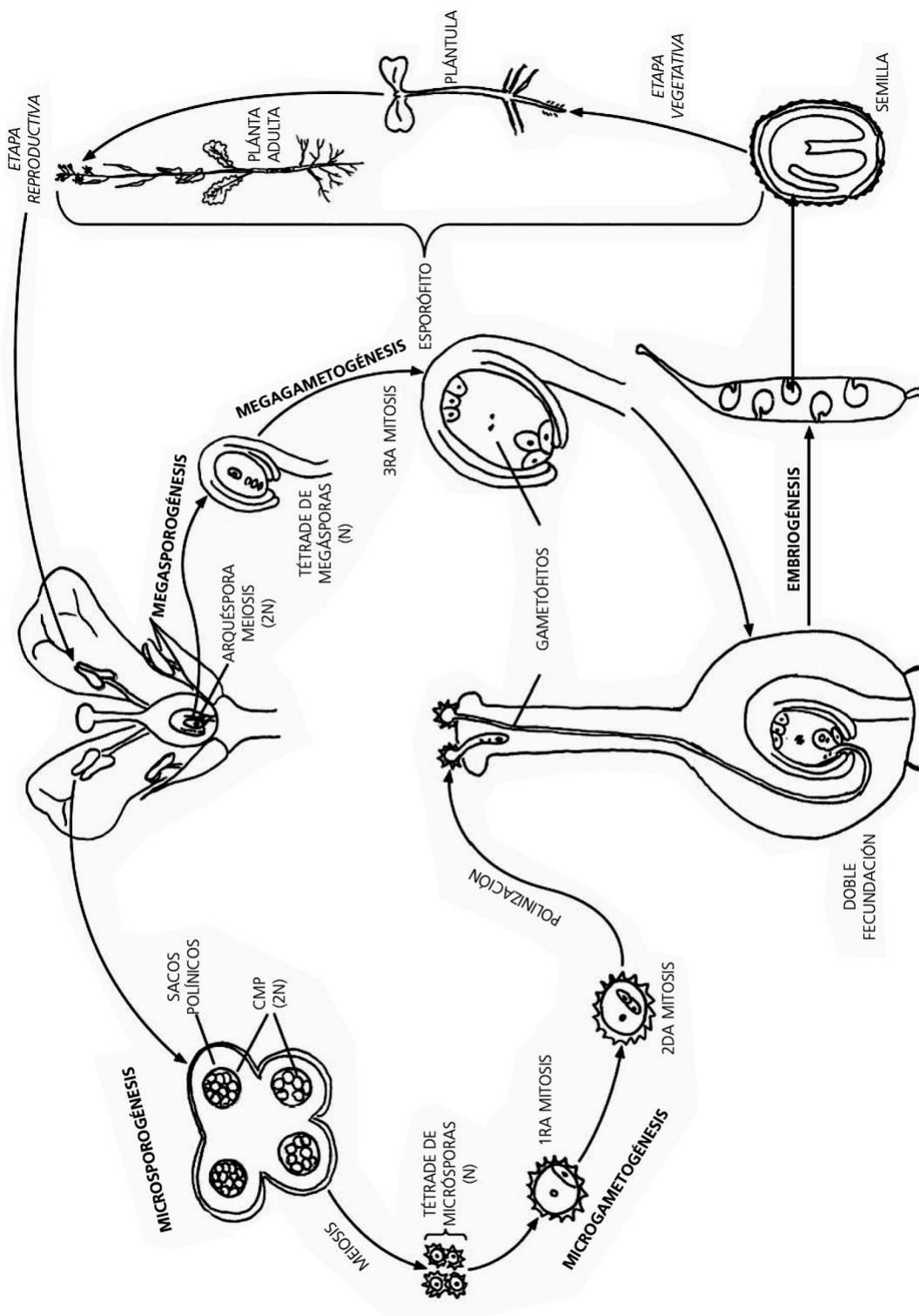


Fig. 4.29. Ciclo biológico de las angiospermas.

FORMACIÓN DE EMBRIONES POR APOMIXIS

Apomixis es el fenómeno por el cual se forman embriones sin la unión de los gametos femenino y masculino, por lo tanto, es un proceso asexual. Los **embriones apomícticos** pueden originarse a partir de la oófera sin fecundar (**partenogénesis**), de otras células del saco embrionario por ejemplo las sinérgidas o antípodas (**apogamia**) o de células ubicadas en el óvulo por fuera del megagametófito (**aposporia**) (Fig. 4.30). Si no ocurre meiosis y se forma un saco embrionario diploide se produce un embrión por **partenogénesis diploide** o por **apogamia diploide**. Si el embrión se origina de células de los tegumentos o de la nucela recibe el nombre de **aposporia**. Como puede apreciarse, de acuerdo al origen del embrión, el proceso recibe diferentes nombres y también varía la dotación cromosómica de sus células. Muchas especies tienen la propiedad de formar embriones apomícticos, entre ellas el duraznero (*Prunus persica*). Generalmente se considera un signo indicativo de este proceso la ausencia de polen viable.

La formación de embriones por apomixis trae como consecuencia la producción de plantas con las mismas características genéticas que la planta madre (**clon**) y este fenómeno es importante en muchas plantas.

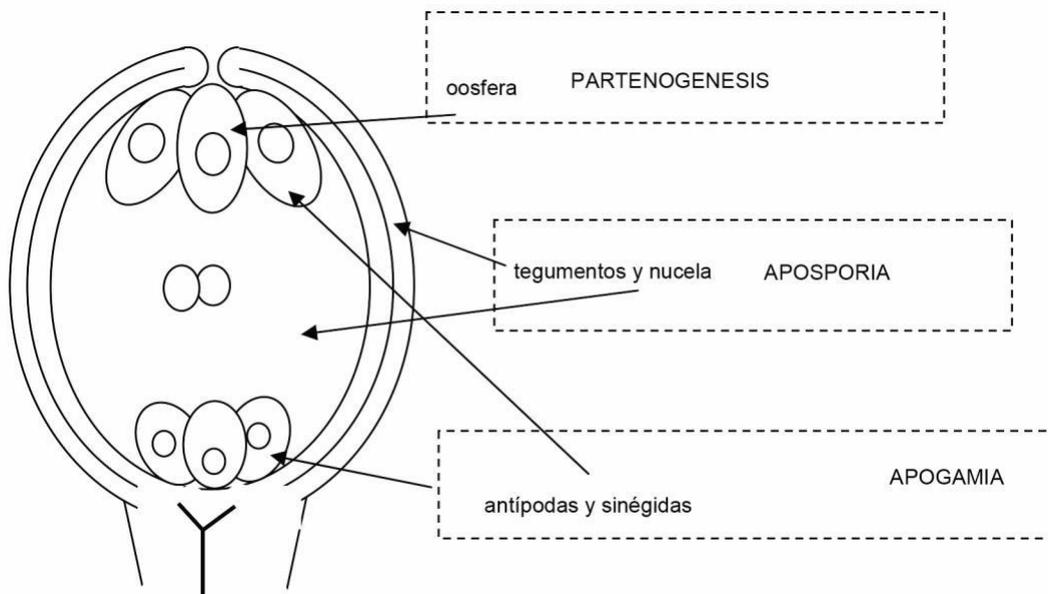


Fig. 4.30. Tipos de Apomixis.

POLIEMBRIONÍA

Es el proceso por el cual se forma en la semilla más de un embrión. Puede ocurrir que el cigoto se divida en dos células independientes luego de la primera mitosis o que la nucela se divida en partes originándose en cada una de ellas un saco embrionario.

Otras veces los embriones provienen de la división de las sinérgidas, de las antípodas del saco embrionario o incluso del tegumento del óvulo. Un ejemplo es el de los cítricos (*Citrus* spp.). En este caso se desarrolla un embrión normal por fecundación, y otros, a partir de los tegumentos o de la nucela del óvulo. Los últimos, son embriones apomícticos.

FRUTO

Después de la fecundación de la oófera, se forman las semillas a partir de los óvulos o rudimentos seminales y el ovario experimenta profundos cambios estructurales y químicos que conducen a la formación del fruto. Este desarrollo es inducido por hormonas o sustancias de crecimiento que se generan durante el proceso de fecundación. De este modo el fruto cumple con las funciones de protección y dispersión de las semillas lejos de la planta madre, lo que le permite conquistar nuevas áreas.

En la formación del fruto, además del ovario, pueden intervenir partes extracarpelares como el hipanto (*Malus sylvestris* "manzana"), el receptáculo (*Fragaria chiloensis* "frutilla"), y brácteas (*Juglans regia* "nuez"). Los pétalos y los estambres, así como el estilo y el estigma de la flor se marchitan y generalmente se desprenden. El cáliz suele persistir y en algunos casos, ser acrescente como en camambú (*Physalis viscosa*). A veces algunas brácteas pueden acompañar al fruto como en los granos vestidos de arroz (*Oryza sativa*), avena (*Avena sativa*), y reciben el nombre de **induvias**.

PARTENOCARPIA

Se denomina partenocarpia al desarrollo de frutos a partir del ovario sin que haya ocurrido la fecundación de los óvulos; como consecuencia, carecen de semillas o éstas son estériles. Ej.: banana (*Musa paradisiaca*), ananá (*Ananas comosus*), naranja de ombligo (*Citrus sinensis* cv. Washington Navel). La carencia de semillas no siempre implica partenocarpia, ya que puede producirse la fecundación, pero el posterior aborto de los embriones conduce a la atrofia de las semillas. La partenocarpia puede ser espontánea o inducida por diversos estímulos como polinización (sin fecundación), desarrollo de hongos en el estigma y también artificialmente por incorporación de sustancias sintéticas de crecimiento.

ESTRUCTURA DE LA PARED DEL FRUTO

La pared del fruto que se origina de los carpelos del gineceo, recibe el nombre de **pericarpo** y puede ser de consistencia carnosa o seca. Se distinguen tres zonas más o menos diferenciadas:

Epicarpo: es la zona más externa que puede estar constituida sólo por la epidermis abaxial, o estar acompañada de algunas capas subepidérmicas. Sus características varían con las diferentes especies; puede ser delgado y liso en ciruela (*Prunus domestica*), pubescente en durazno (*Prunus persica*), glanduloso en cítricos (*Citrus* spp.).

Mesocarpo: es la parte media de la pared que corresponde al mesofilo carpelar y varía en consistencia y espesor con los distintos tipos de frutos; puede ser delgado y seco en los **frutos secos** como soja (*Glycine max*), o estar muy desarrollado por proliferación de parénquima reservante en los **frutos carnosos** como la cereza (*Prunus avium*).

Endocarpo: es la parte más interna del fruto y corresponde a la epidermis adaxial del carpelo y capas subyacentes. Puede ser leñoso en los frutales de carozo como damasco (*Prunus armeniaca*), apergaminado en los frutales de pepita como manzana (*Malus sylvestris*), carnoso, no diferenciado del mesocarpo en tomate (*Lycopersicon esculentum*).

En frutos derivados de flores epíginas, el hipanto se desarrolla junto con el ovario constituyendo el **clamidocarpo**, que en algunos frutos puede ser delgado y seco como en girasol (*Helianthus annuus*), leñoso en calabaza (*Cucurbita moschata*), carnoso en manzana (*Malus sylvestris*) o constituir la "cáscara" en banana (*Musa paradisiaca*).

DEHISCENCIA

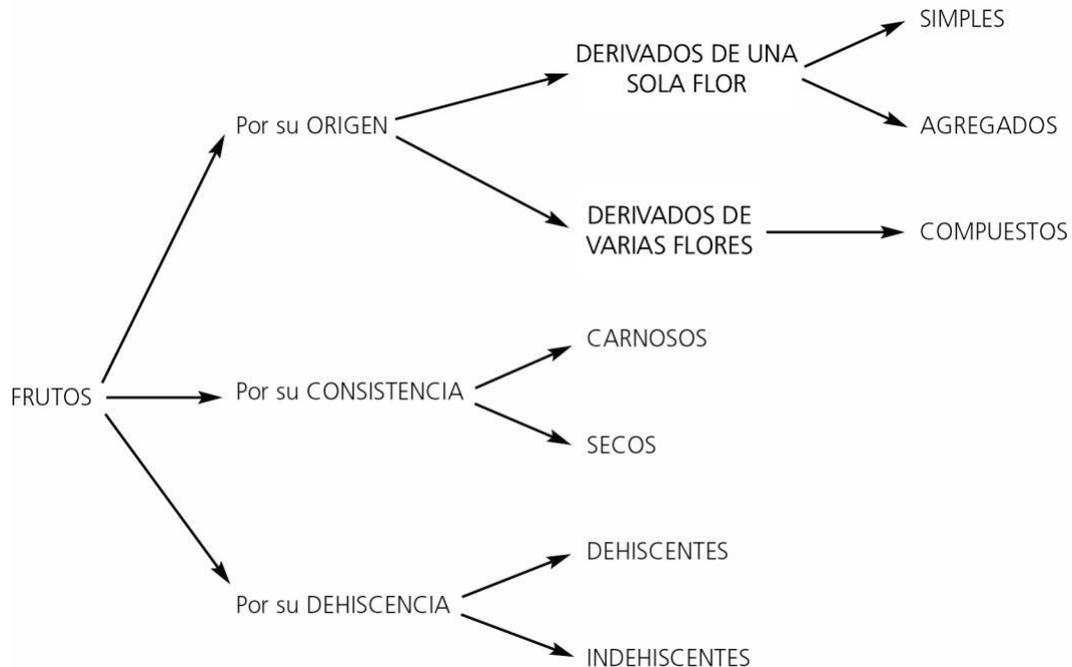
Es el fenómeno por el cual algunos frutos secos se abren espontáneamente a la madurez para dejar en libertad a las semillas; se denominan **frutos dehiscentes**. Ej.: soja (*Glycine max*), algodón (*Gossypium hirsutum*). Por el contrario, aquellos frutos secos que no se abren a la madurez reciben el nombre de **frutos indehiscentes** y generalmente son monospermos (uniseminados). Ej.: girasol (*Helianthus annuus*), trigo (*Triticum aestivum*).

Los frutos carnosos son siempre indehiscentes.

CLASIFICACIÓN DE LOS FRUTOS

La gran variabilidad de frutos existentes según sus características y las flores de las que se originan, ha llevado a adoptar distintos criterios para su clasificación.

A continuación se resume el sistema de clasificación por el que se ha optado.



De acuerdo a su origen

Monotalámicos: son frutos que derivan del ovario de una sola flor.

Simples: derivan de una flor con gineceo unicarpelar o gamocarpelar. Ej.: pera (*Pyrus comunis*).

Agregados: derivan de una flor con gineceo dialicarpelar. En algunos frutos participan también partes extraováricas. Ej.: frutilla (*Fragaria chiloensis*).

Politalámicos: son frutos que derivan del conjunto de flores de una inflorescencia. Se los denomina, frutos compuestos. Ej.: higo (*Ficus carica*).

De acuerdo a su consistencia

Pueden ser **carnosos** o **secos** según el pericarpo o el clamidocarpo presenten pulpa o sean secos y deshidratados.

De acuerdo a su dehiscencia

Pueden ser **dehiscentes** o **indehiscentes** según se abran espontáneamente a la madurez o no lo hagan.

CARACTERÍSTICAS DE LOS FRUTOS

FRUTOS SIMPLES CARNOSOS

Drupa: es un fruto carnoso, derivado de ovario súpero, unicarpelar, uniseminado, con endocarpo leñoso (carozo). Ej.: chañar (*Geoffroea decorticans*), durazno (*Prunus persica*) (Fig. 4.31).

El término se extiende a frutos sincápicos, es decir derivados de gineceo gamocarpelar como la aceituna (*Olea europaea*). En este caso, el gineceo es bicarpelar, bilocular, de placentación axilar, pero se desarrolla sólo una semilla en uno de los lóculos, quedando el segundo lóculo reducido y el septo adosado al endocarpo.

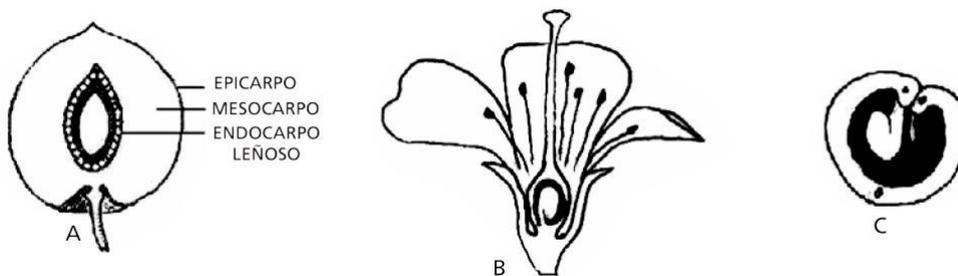


Fig. 4.31. Drupa *Prunus persica* (L.) Batsch “duraznero”

- A: fruto, corte longitudinal
- B: flor, corte longitudinal
- C: ovario, corte transversal

Hesperidio: es un fruto derivado de ovario súpero, gamocarpelar, con epicarpo delgado provisto de glándulas oleíferas que contienen aceites esenciales, mesocarpo esponjoso formado por aerénquima y endocarpo membranoso constituido por parénquima compacto y epidermis interna con tricomas multicelulares. Éstos, a la madurez, constituyen las "bolsas de jugo", que es la parte comestible. La placentación es axilar y los septos están constituidos por el endocarpo solamente (gajos). Ej.: todos los cítricos (*Citrus* spp.) como naranja, limón, mandarina (Fig. 4.32).

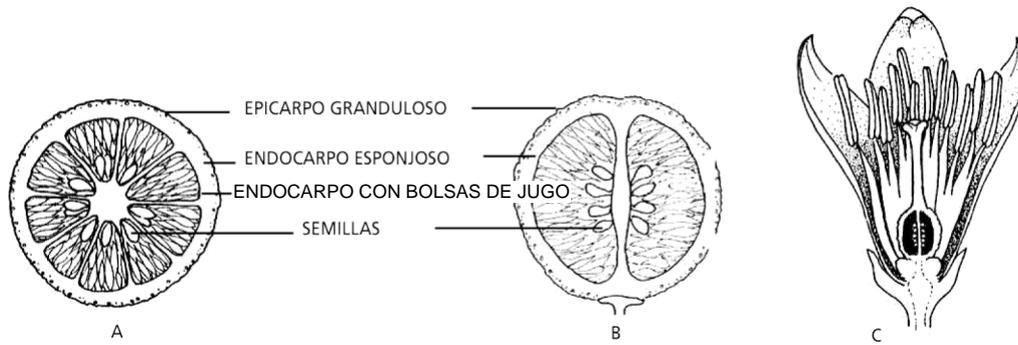


Fig. 4.32. *Hesperidio Citrus sinensis* (L.) Osbeck "naranja"

- A: fruto, corte transversal
- B: fruto, corte longitudinal
- C: flor, corte longitudinal

Baya: es un fruto proveniente de ovario súpero, unicarpelar o gamocarpelar, con epicarpo generalmente delgado, mesocarpo y endocarpo carnosos no diferenciados entre sí. Ej.: uva (*Vitis vinifera*), tomate (*Lycopersicon esculentum*) (Fig. 4.33).

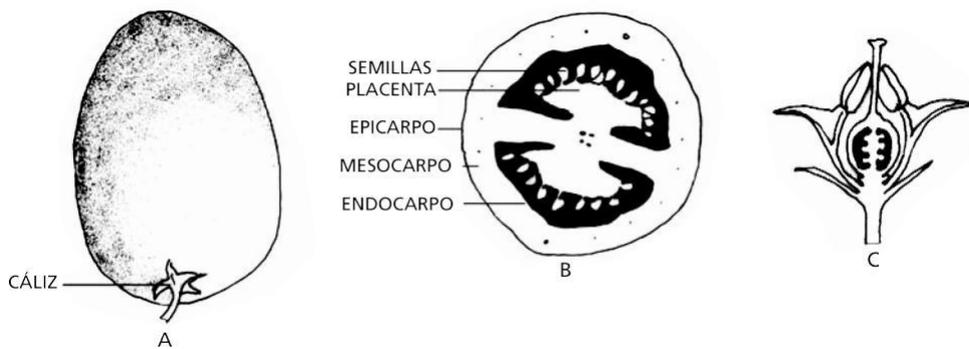


Fig. 4.33. Baya *Lycopersicon esculentum* Mill. "tomate"

- A: fruto
- B: fruto, corte transversal
- C: flor, corte longitudinal

Pseudobaya: es una baya derivada de ovario ínfero como la banana (*Musa paradisiaca*), la tuna (*Opuntia bonariensis*), donde el clamidocarpo constituye la "cáscara" (Fig. 4.34).

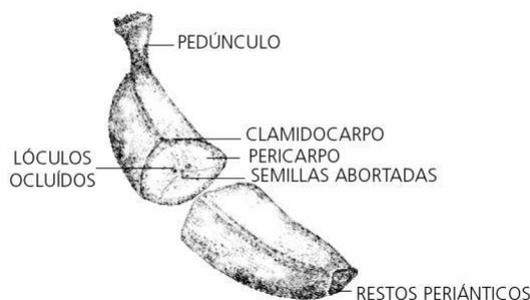


Fig. 4.34. Pseudobaya *Musa paradisiaca* L. "banano"

Fruto cortado transversalmente

Pomo: es un fruto gamocarpelar, derivado de ovario ínfero. El clamidocarpo, carnoso y generalmente comestible, proviene del hipanto y constituye la mayor parte del fruto. El límite entre el clamidocarpo y el pericarpo es impreciso, pero se diferencia claramente el endocarpo por su consistencia coriácea o apegaminada, en cuyo interior se encuentran las semillas llamadas **pepitas**. Ej.: manzana (*Malus sylvestris*) (Fig. 4.35).

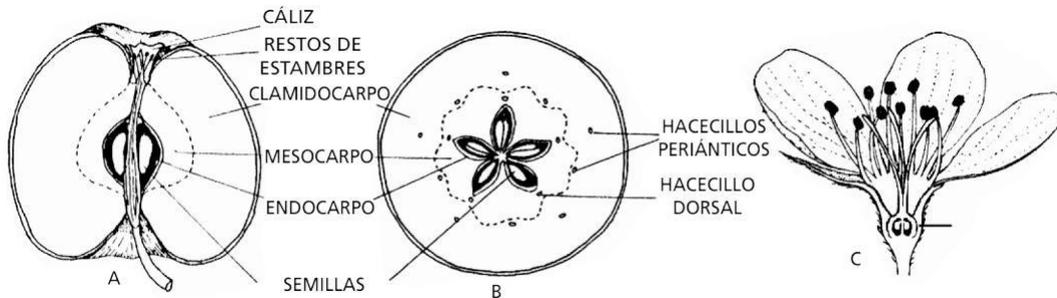


Fig. 4.35. Pomo *Malus sylvestris* Mill. “manzano”

- A: fruto, corte longitudinal
- B: fruto, corte transversal
- C: flor, corte longitudinal

Pepónide: es un fruto gamocarpelar, derivado de ovario ínfero. El límite entre el pericarpo y el clamidocarpo es impreciso, y su parte más externa puede estar esclerificada como en la calabaza (*Cucurbita moschata*) o el mate (*Lagenaria siceraria*). Según algunos autores, presenta una placentación axilar con las placentas muy desarrolladas hacia el interior del lóculo que llegan a ocluirlo completamente como en la sandía (*Citrullus vulgaris*). En otros casos, los septos se separan a la madurez dejando una gran cavidad central que da la apariencia de placentación parietal como en el zapallo (*Cucurbita maxima*) (Fig. 4.36). Otros autores consideran que este fruto tiene placentación parietal.

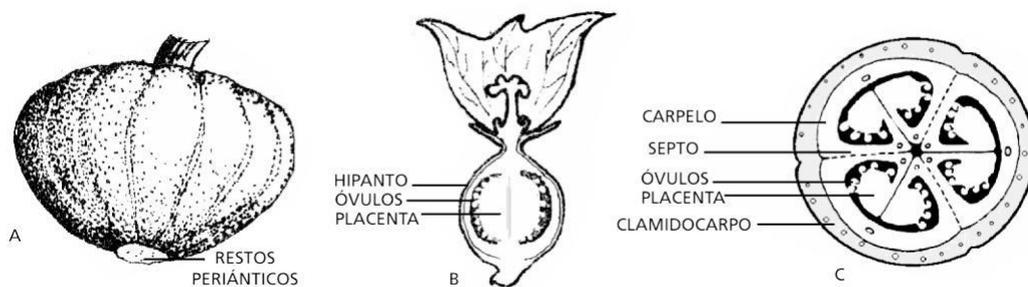


Fig. 4.36. Pepónide *Cucurbita maxima* Duch. “zapallo”

- A: fruto maduro
- B: flor pistilada, corte longitudinal
- C: ovario, corte transversal

FRUTOS SIMPLES SECOS DEHISCENTES

Folículo: es un fruto simple, unicarpelar, pluriseminado, de placentación marginal, derivado de ovario súpero. La dehiscencia es longitudinal por sutura ventral. Ej.: roble sedoso (*Grevillea robusta*), espuela de caballero (*Delphinium ajacis*) (Fig. 4.37).



Fig. 4.37. Folículo *Delphinium ajacis* L. "espuela de caballero"

A: fruto maduro
B: ovario, corte transversal

Legumbre: fruto similar al folículo del que se diferencia por su dehiscencia, también longitudinal, pero producida por dos suturas: dorsal (por el hacecillo dorsal) y ventral (a nivel de las placentas), quedando separado el pericarpo en dos valvas. La dehiscencia puede ser pasiva como en la acacia blanca (*Robinia pseudoacacia*), o elástica, explosiva, como en los porotos (*Phaseolus* spp.), haba (*Vicia faba*), soja (*Glycine max*) (Fig. 4.38A).

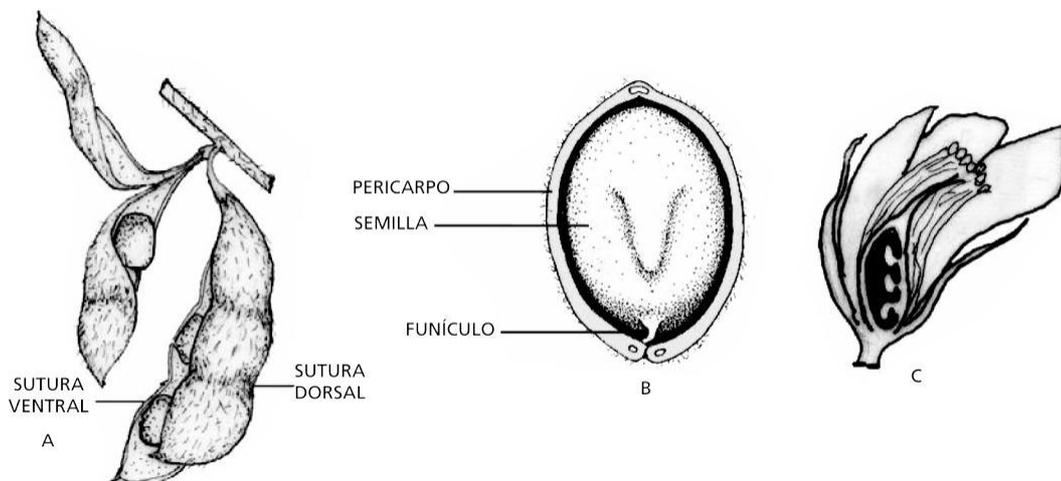


Fig. 4.38A. Legumbre *Glycine max* (L.) Merrill. "soja"

A: frutos maduros
B: fruto maduro, corte transversal
C: flor, corte longitudinal

Algunas legumbres pueden ser indehiscentes. Debido a la gran variabilidad de formas existentes, se han descrito subtipos que reciben diferentes nombres:

Geocarpo: legumbre que madura dentro del suelo como la de maní (*Arachis hypogaea*) (Fig. 4.38B).

Lomento: legumbre septada transversalmente entre las semillas por constricciones o tabiques internos que a la madurez se separan en artejos uniseminados indehiscentes. Ej.: tusca (*Acacia aroma*) (Fig. 4.38C).

Lomento drupáceo: legumbre indehiscente, con el endocarpo esclerificado, septado y mesocarpo carnoso. Ej.: algarrobos (*Prosopis* spp.) (Fig. 8D).

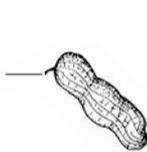


Fig. 4.38B. Geocarpo
Arachis hypogaea L.
"maní"

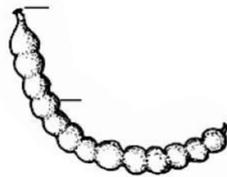


Fig. 4.38C. Lomento
Acacia aroma L.
"tusca"



Fig. 4.38D. Lomento drupáceo
Prosopis alba Grisebach.
"algarrobo"

Silicua: es un fruto alargado, simple, derivado de ovario súpero, polispermo, bicarpelar, con placentación parietal. La dehiscencia es placentífraga (ruptura a nivel de las placentas), de modo tal que el fruto se separa en dos valvas, dejando un bastidor o **replo** formado por los márgenes de los carpelos y las placentas donde se encuentran las semillas; este falso septo divide el único lóculo en dos. Ej.: rúcula (*Eruca sativa*), nabo (*Brassica napus*) (Fig. 4.39).

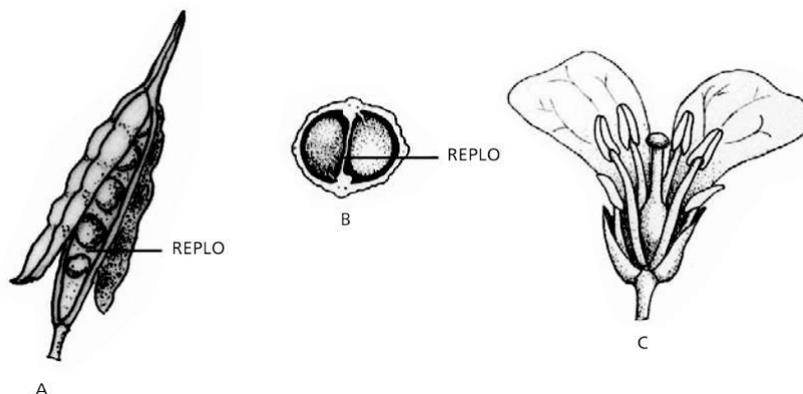


Fig. 4.39. Silicua *Eruca sativa* Mill. "rúcula"

- A: fruto maduro
- B: fruto, corte transversal
- C: flor, corte longitudinal

Silícula: es semejante a la silicua pero de menor longitud. Ej.: bolsita del pastor (*Capsella bursa-pastoris*) (Fig. 4.40).



Fig. 4.40. Silícula *Capsella bursa-pastoris* L. “bolsita del pastor”

A: fruto maduro
 B: flor, corte longitudinal
 C: ovario, corte transversal

Cápsula: se trata de un fruto simple gamocarpelar, derivado de ovario súpero, dehiscente. Existe una gran variedad de cápsulas de acuerdo con el tipo de dehiscencia:

Cápsula poricida: la dehiscencia se produce por medio de poros de diversas formas y tamaños, en número y disposición constante para cada especie. Ej.: amapola (*Papaver somniferum*) (Fig. 4.41A).

Cápsula septicida: la dehiscencia se produce a lo largo de los septos separando cada carpelo del adyacente. Ej.: dedalera (*Digitalis purpurea*), cólquico (*Colchicum autumnale*) (Fig. 4.41B).

Cápsula loculicida: la dehiscencia es longitudinal y se produce a lo largo del hacecillo dorsal de cada carpelo. Ej.: algodón (*Gossypium hirsutum*), cebolla (*Allium cepa*) (Fig. 4.41C).

Cápsula septifraga: se produce la ruptura longitudinal de los septos en un plano perpendicular a los mismos quedando las semillas y las placentas en una columna central. Ej.: chamico (*Datura ferox*) (Fig. 4.41D).

Pixidio: proviene de ovario súpero o ínfero y la dehiscencia se produce por un plano transversal que separa una parte superior llamada **opérculo** y una basal denominada urna. Ej.: flor de seda (*Portulaca grandiflora*) (Fig. 4.41E).

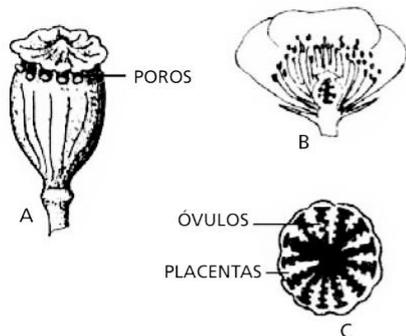


Fig. 4.41A. Poricida *Papaver rhoeas* L. “amapola”

A: fruto maduro
B: flor, corte longitudinal
C: ovario, corte transversal

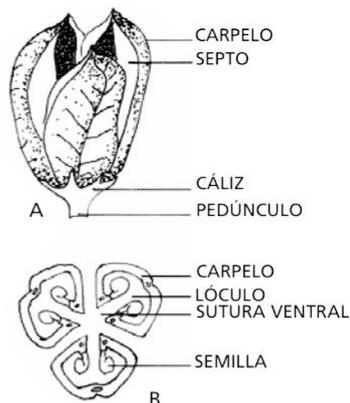


Fig. 4.41B. Septicida *Colchicum autumnale* L. “cólquico”

A: fruto maduro
B: fruto maduro, corte transversal

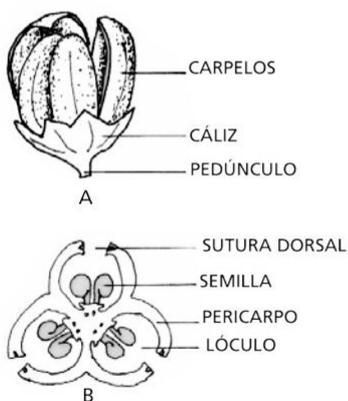


Fig. 4.41C. Loculicida *Allium cepa* L. “cebolla”

A: fruto maduro
B: fruto maduro, corte transversal

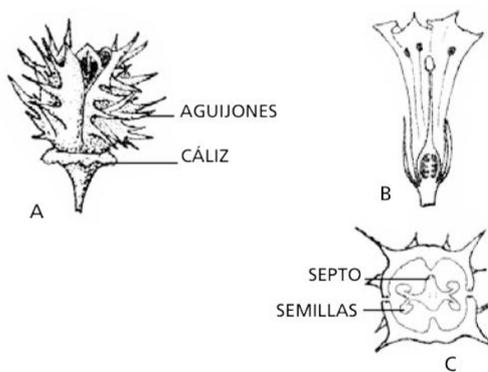


Fig. 4.41D. Septifraga *Datura ferox* L.

A: fruto maduro
B: flor, corte longitudinal
C: fruto maduro, corte transversal



Fig. 4.41E. Pixido *Portulaca grandiflora* Hook. “flor de seda”

A: fruto maduro
B: flor, corte longitudinal
C: ovario, corte transversal

Diplotegia: fruto capsular proveniente de ovario ínfero, de dehiscencia variada. Ej.: lirios (*Iris* spp.), eucaliptos (*Eucaliptus* spp.) (Fig. 4.42).

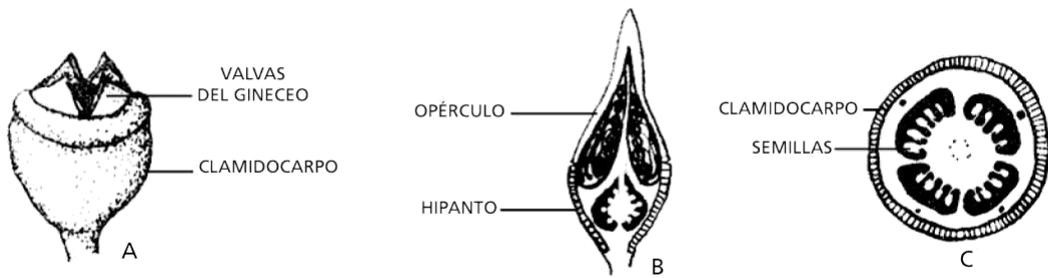


Fig. 4.42. Diplotegia *Eucalyptus* sp. "eucalipto"

A: fruto maduro, dehiscencia valvar

B: flor, corte longitudinal

C: fruto, corte transversal

FRUTOS SIMPLES SECOS INDEHISCENTES

Aquenio: fruto simple, gamocarpelar, derivado de ovario súpero, indehisciente, monospermo, con el pericarpo papiráceo o coriáceo separado de la semilla. Ej.: cebollín (*Cyperus rotundus*) (Fig. 4.43).

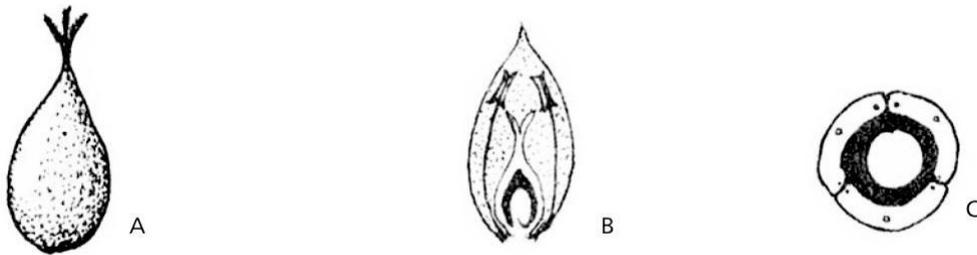


Fig. 4.43. Aquenio *Cyperus* sp. "cebollín"

A: fruto maduro

B: flor, corte longitudinal

C: ovario, corte transversal

Utrículo: es un fruto semejante al aquenio, pero con el pericarpo membranoso y tenue. Ej.: quinoa (*Chenopodium quinoa*) (Fig. 4.44).

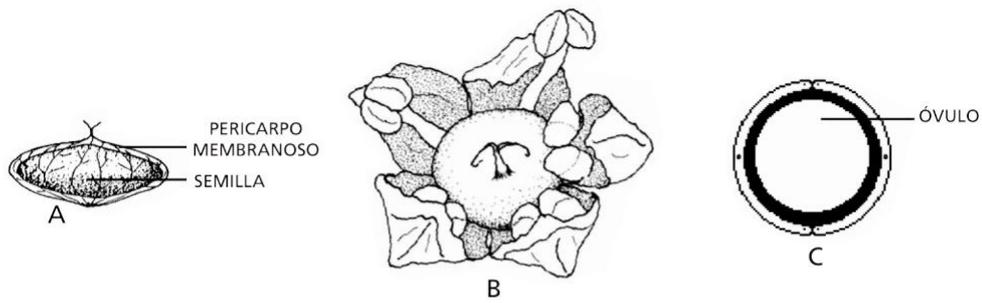


Fig. 4.44. Utrículo *Chenopodium* sp. “quinoa”

- A: fruto maduro
- B: flor
- C: ovario, corte transversal

Cariopse o cariopsis: fruto monospermo, derivado de ovario súpero, con el pericarpio soldado al tegumento seminal. Es el fruto de las gramíneas o poáceas. Ej.: avena (*Hordeum vulgare*), maíz (*Zea mays*) (Fig. 4.45).

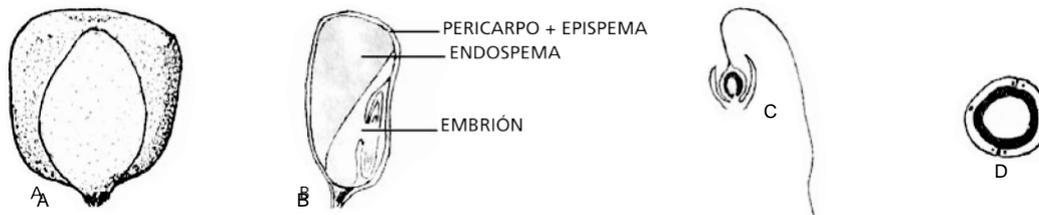


Fig. 4.45. Cariopse *Zea mays* L. “maíz”

- A: fruto maduro
- B: fruto maduro, corte longitudinal
- C: flor, corte longitudinal
- D: ovario, corte transversal

Sámara: fruto similar al aquenio pero con el pericarpio prolongado a manera de ala, lo que facilita la dispersión por el viento. Ej.: fresnos (*Fraxinus* spp.), olmos (*Ulmus* spp.) (Fig. 4.46).

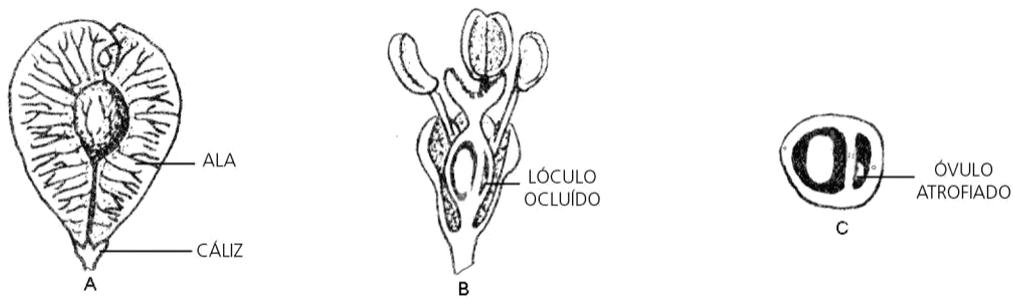


Fig. 4.46. Sámara *Ulmus* spp. "olmos"

- A: fruto maduro
- B: flor, corte longitudinal
- C: ovario, corte transversal

Cipsela o aquenio de ovario ínfero: presenta las mismas características que el aquenio, pero en su formación intervienen clamidocarpo y pericarpo. En algunos casos está provisto de cerdas, aristas o escamas, pelos simples o plumosos, constituyendo el pappus o vilano; esta estructura que se interpreta como una modificación del cáliz, sirve para la dispersión por el viento o por los animales. Es el fruto de las asteráceas. Ej.: amor seco (*Bidens pilosa*), girasol (*Helianthus annuus*) (Fig. 4.47).



Fig. 4.47. Cipsela *Helianthus annuus* L. "girasol"

- A: flor, corte longitudinal
- B: fruto maduro, corte longitudinal

Nuez: es un aquenio de ovario ínfero, generalmente monospermo, caracterizado porque el pericarpo está más o menos protegido por un involucro de brácteas membranosas, leñosas o erizado de púas denominado cúpula, que puede ser más o menos acrescente. Las semillas son ricas en aceites por lo que la dispersión se realiza por medio de roedores o de aves. Ej.: roble (*Quercus robur*) (Fig. 4.48).

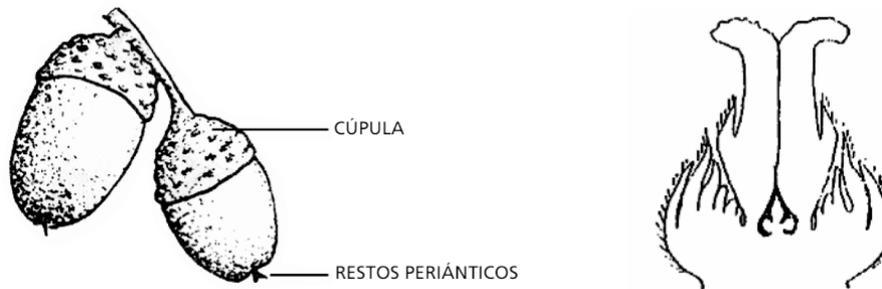


Fig. 4.48. Nuez *Quercus robur* L. "roble europeo"

El fruto del nogal (*Juglans regia*) es denominado **trima** por algunos autores y se caracteriza por presentar una cúpula carnosa asociada al clamidocarpo; otros autores lo denominan **drupa involucrada**. Puede ser indehiscente como en el nogal o dehiscente como en el pecán (*Carya illinoensis*).

FRUTOS SIMPLES ESQUIZOCÁRPICOS

Fruto sincárpico derivado de gineceo gamocarpelar, cuyos carpelos, conteniendo generalmente una sola semilla, se separan a la madurez en **mericarpós**. Ej.: escoba dura (*Malvastrum coromandelianum*).

Samaridio: es un fruto derivado de ovario súpero, formado por tantas sámaras como carpelos posee; si son dos como en los arces (*Acer* spp.), se denomina disámara (Fig. 4.49).



Fig. 4.49. Samaridio *Acer* sp. "arce"

- A: fruto maduro
- B: flor, corte longitudinal
- C: ovario, corte transversal

Tetraquenio: fruto proveniente de un gineceo bicarpelar, de ovario súpero. A la madurez cada carpelo se divide en dos mericarpos quedando así formados cuatro aquenios. Ej.: albahaca (*Ocimum basilicum*) (Fig. 4.50).

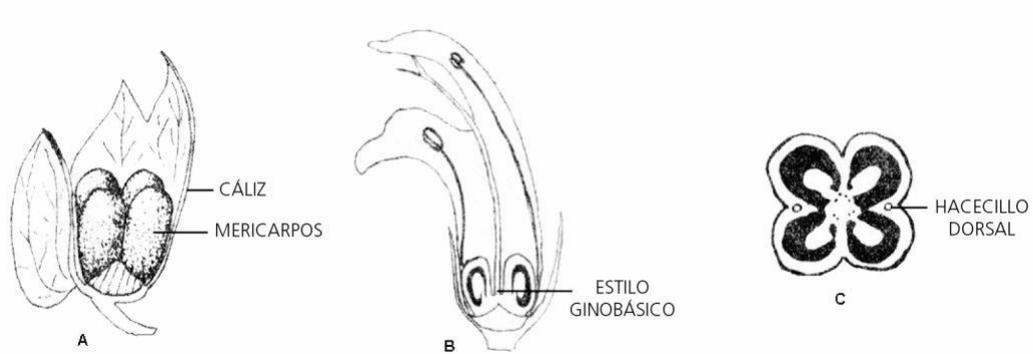


Fig. 4.50. Tetraquenio *Ocimum basilicum* L. "albahaca"

- A: fruto maduro, corte longitudinal
- B: flor, corte longitudinal
- C: ovario, corte transversal

Regma: es un fruto derivado de un gineceo pluricarpelar de ovario súpero. Los mericarpos, dehiscentes, se separan al madurar desde la base, permaneciendo unidos al receptáculo por una columna axial, la columela. Ej.: geranios (*Pelargonium* spp.) (Fig. 4.51).

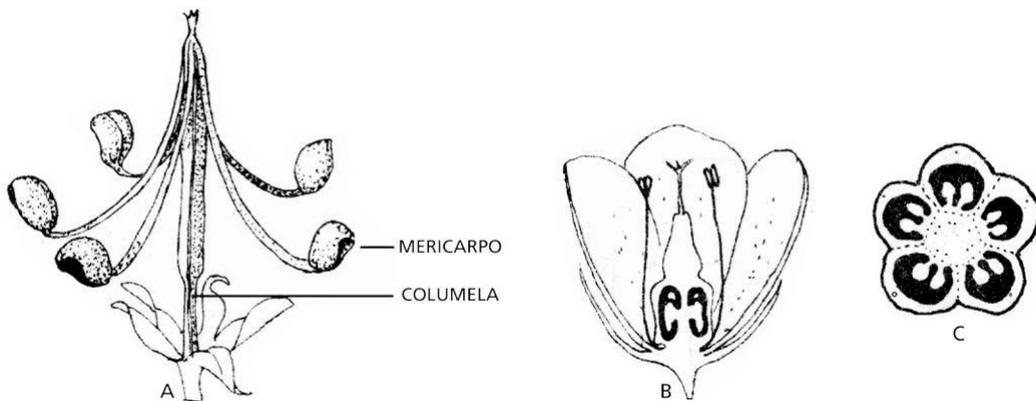


Fig. 4.51. Regma *Pelargonium* spp. "geranio"

- A: fruto maduro
- B: flor, corte longitudinal
- C: ovario, corte transversal

Carpadelo: fruto bicarpelar derivado de ovario ínfero; los mericarpos, monospermos, quedan sostenidos poco tiempo por el carpóforo que está constituido por los hacecillos ventrales soldados entre sí. Ej.: zanahoria (*Daucus carota*), hinojo (*Phoeniculum vulgare*) (Fig. 4.52).

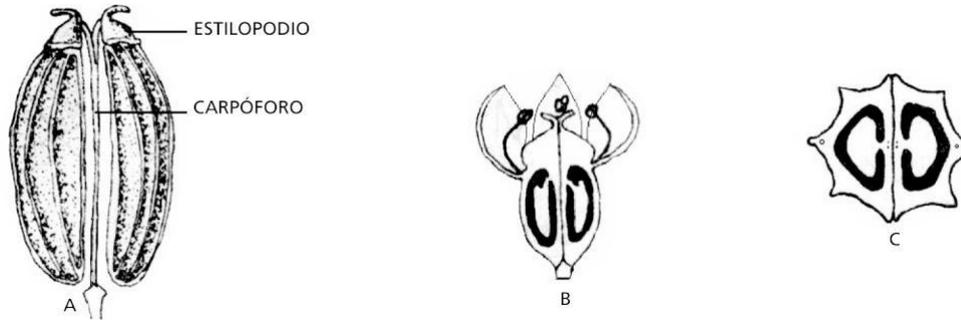


Fig. 4.52. Cardapelo *Phoeniculum vulgare* L. “hinojo”

- A: fruto maduro
- B: flor, corte longitudinal
- C: gineceo, corte transversal

Polifolículo: es un fruto en el cual los mericarpos, de dehiscencia septicida, se separan desde el ápice. Ej.: braquiquito (*Brachychyton populneum*) (Fig. 4.53).

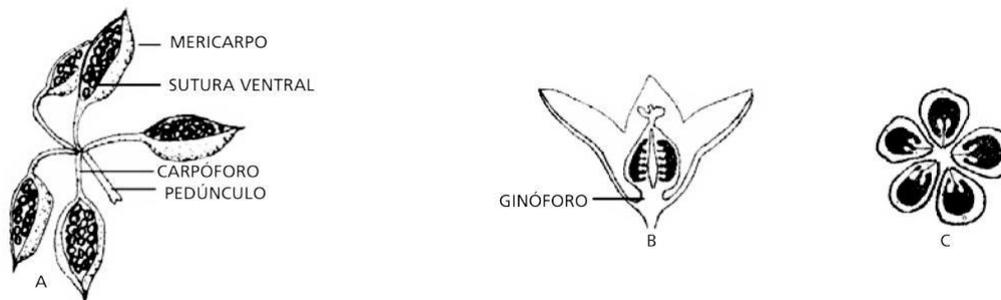


Fig. 4.53. Polifolículo *Brachychyton populneum* Mill. “braquiquito”

- A: fruto maduro
- B: flor, corte longitudinal
- C: ovario, corte transversal

FRUTOS AGREGADOS

Frutos provenientes de flores con gineceo dialicarpelar.

Poliaquenio: fruto constituido por numerosos aquenios. Ej.: cabello de ángel (*Clematis denticulata*) (Fig. 4.54).

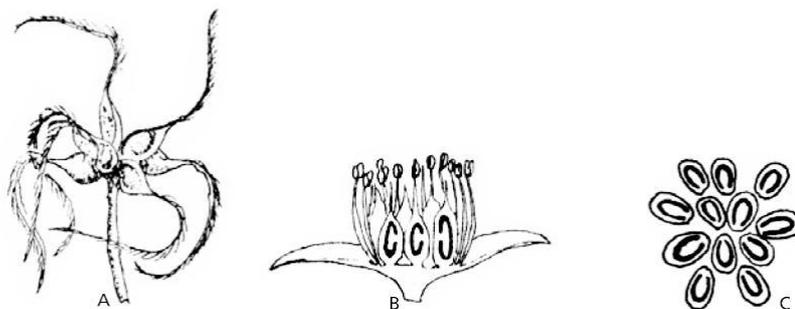


Fig. 4.54. Poliaquenio *Clematis denticulata* Vell. "cabello de ángel"

A: fruto maduro

B: flor, corte longitudinal

C: gineceo dialicarpelar, corte transversal

Eterio: fruto con receptáculo convexo, carnososo, sobre el que se disponen los aquenios, cada uno de ellos derivado de un pistilo simple. Ej.: frutilla (*Fragaria chiloensis*) (Fig. 4.55).

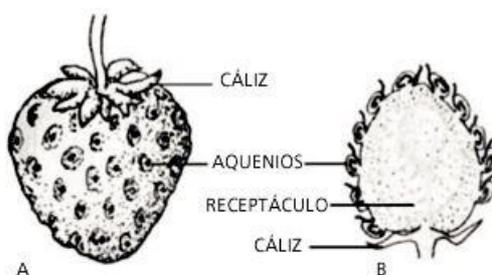


Fig. 4.55. Eterio *Fragaria chiloensis* Duch. "frutilla"

A: fruto maduro

B: fruto, corte longitudinal

Pluridrupa: fruto con receptáculo convexo, sobre el que se disponen las pequeñas drupas, cada una de ellas derivada de un pistilo simple. Ej.: frambuesa (*Rubus idaeus*) (Fig. 4.56).

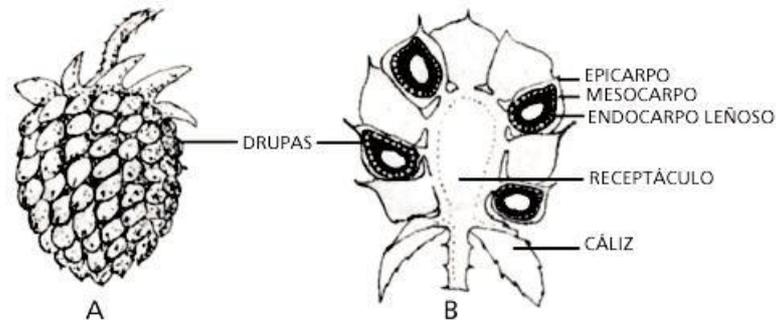


Fig. 4.56. Pluridrupa *Rubus idaeus* L. “frambueso”
 A: fruto maduro
 B: fruto, corte transversal

Cinorrodon: este fruto, presenta un receptáculo cóncavo sobre el que se disponen los aquenios, cada uno de ellos derivado de un pistilo simple. Ej.: rosas (*Rosa* spp.) (Fig. 4.57).

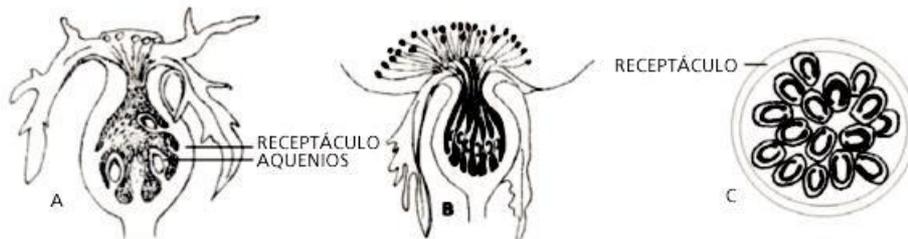


Fig. 4.57. Cinorrodon *Rosa* spp. “rosas”
 A: fruto, corte longitudinal
 B: flor, corte longitudinal
 C: gineceo dialicarpelar, corte transversal

FRUTOS COMPUESTOS

Frutos derivados del conjunto de flores de una inflorescencia, reunidas por partes accesorias como el raquis o el receptáculo.

Sicóno: fruto que presenta un receptáculo carnoso, cóncavo, sobre el que se disponen aquenios derivados de las flores carpeladas. Ej.: higo (*Ficus carica*) (Fig. 4.58).

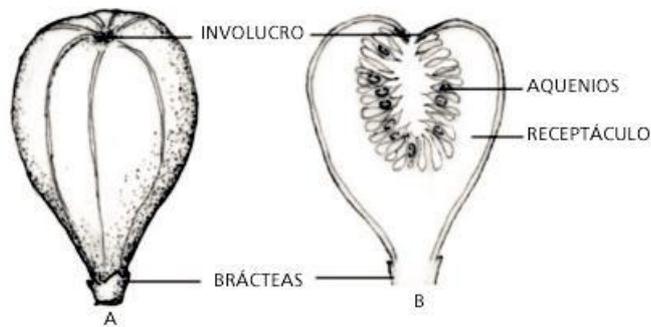


Fig. 4.58. Sicóno *Ficus carica* L. "higo"

A: fruto maduro

B: fruto maduro, corte transversal

Sorosio: formado por el raquis carnoso, erecto, sobre el que se disponen los frutos derivados de ovario ínfero y las brácteas, también carnosos. Ej.: ananá (*Ananas comosus*) (Fig. 4.59).

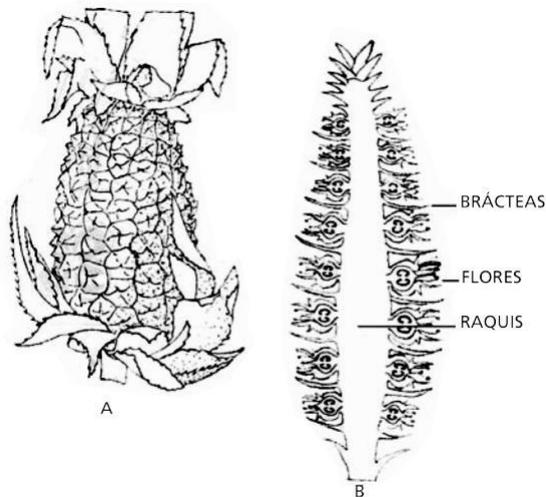


Fig. 4.59. Sorosio *Ananas comosus* (L.) Merrill. "ananá"

A: fruto maduro

B: inflorescencia, espiga

DISEMINACIÓN DE SEMILLAS Y FRUTOS

La diseminación de las semillas y frutos es la dispersión natural que los aleja de la planta madre y los separa entre sí, con lo cual se evita la competencia entre las plántulas, al tiempo que se favorece la ocupación de un territorio más amplio como estrategia de las especies para conquistar nuevas áreas geográficas.

En algunos casos existen dispositivos especiales como una adaptación al agente diseminante.

Si el agente de diseminación es el aire, las semillas son livianas como las de las orquídeas, presentan el episperma dilatado en forma de ala como en las de jacarandá (*Jacaranda* spp.) o el pericarpio extendido como en las sámaras de los olmos (*Ulmus* spp.), fresnos (*Fraxinus* spp.), tipa (*Tipuana tipu*), etc. En otros casos presentan pelos como las semillas comosas del algodón (*Gossypium hirsutum*) y del clavel del aire (*Tillandsia* spp.) o el vilano del fruto del diente de león (*Taraxacum officinale*). Las plantas se llaman **anemocoras**.

Si el agente de diseminación es el agua se denominan plantas **hidrocoras**. Es común en las especies acuáticas como elodea (*Elodea densa*), pero también la nieve o la lluvia pueden ser agentes de diseminación de vegetales terrestres arrastrando las semillas y los frutos. A veces la dispersión se produce por medio de cursos de agua en los que flotan estos últimos, como por ejemplo el timbó (*Enterolobium contorti siliquum*) o a través de los mares como se han dispersado los cocoteros (*Cocos nucifera*) en las zonas tropicales.

Si la diseminación es a través de animales, las plantas son **zoocoras**. Las semillas o frutos carnosos consumidos por animales (aves, mamíferos, reptiles) caen al suelo junto con los excrementos a gran distancia de la planta madre, como ocurre con los algarrobos (*Prosopis* spp.) o crataegus (*Pyracantha angustifolia*). Se llaman plantas **endozoocoras**. En otros casos las semillas se adhieren al pelaje de los animales por medio de ganchos, espinas, pelos, sustancias pegajosas y así son transportados. Son especies **epizoocoras** como el amor seco (*Bidens* spp.).

La diseminación autodinámica es producida por dehiscencia elástica del fruto que proyecta las semillas a distancias considerables como en los brincos (*Impatiens balsamina*). Estas son las especies vegetales **bolocoras**.

Las plantas de maní (*Arachis hypogaea*), siguiendo otra estrategia, entierran sus frutos (legumbres) y las semillas germinan bajo el suelo luego de la fecundación. Se denominan plantas **geocárpicas**.

El hombre, a través de las técnicas de cultivo y de otras actividades, contribuye con la diseminación de especies deseadas y también con las no deseadas (malezas). Son plantas **antropocoras**.

DIÁSPORAS O DISEMÍNULOS

Bajo estos términos se reúnen los órganos, que producidos por vía sexual o asexual y diseminados, pueden generar un nuevo individuo. Por ejemplo estolones, bulbos, semillas, algunos frutos, etc. (Fig. 4.60).

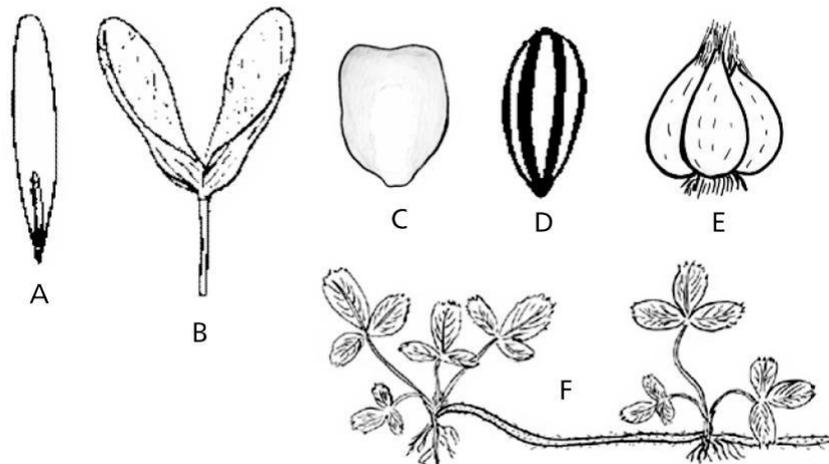


Fig. 4.60. Diásporas

- A: Sámara de *Fraxinus* sp. "fresno".
- B: Disámara de *Acer* sp. "arce".
- C: Cariospe de *Zea mays* L. "maíz".
- D: Cipsela de *Helianthus annuus* L. "girasol".
- E: Bulbo de *Allium sativum* L. "ajo".
- F: Estolón de *Fragaria chiloensis* Duch. "frutilla".

PROPAGACIÓN DE LAS PLANTAS

Las adaptaciones de las plantas con semilla a los factores físicos ambientales aparecen como los principales factores limitantes del crecimiento. No obstante, estos factores, que a su vez interactúan entre sí, no son los únicos elementos que ejercen presión, sino que los individuos están sujetos a la competencia intraespecífica o interespecífica por luz, agua y nutrientes. En el caso de los cultivos, la densidad de siembra y la presencia de malezas, son ejemplos característicos de estos dos tipos, respectivamente.

Así como las especies evolucionan para explotar el ambiente físico más efectivamente, cada especie debe evolucionar para competir con eficiencia en términos de crecimiento o multiplicación. Dentro de este marco, el modo de reproducción de la especie juega un papel importante.

En teoría, la conservación de una especie quedaría asegurada si cada individuo antes de morir se reprodujera y diera lugar a un solo descendiente. Pero, por lo común, en el

curso de su vida, un individuo origina una vasta progenie, que a veces adquiere caracteres extraordinarios en cuanto a la abundancia de seres que se generan.

Básicamente, la reproducción es la separación de una sola célula o de un grupo de células del progenitor y su posterior desarrollo en un nuevo individuo. En determinados casos, las células aisladas pueden desarrollarse directamente y dar un nuevo organismo equivalente en cuanto a caracteres hereditarios. Pero por lo general, los padres originan por meiosis, gametos femeninos y masculinos, que deben fusionarse antes de que prosiga el desarrollo de un nuevo ser.

Así, la reproducción en las plantas puede ser **sexual** o **asexual**.

Reproducción Sexual: una célula debe unirse con otra de distinto sexo, es decir debe producirse la fusión de gametos haploides (singamia) en una célula diploide (cigoto), que por sucesivas divisiones mitóticas genera un nuevo organismo.

Reproducción Asexual: la descendencia se produce sin que haya fusión de células sexuales. Una forma de reproducción asexual en las plantas es la **multiplicación vegetativa**. Aquí los órganos o partes de ellos, desprendidos, se desarrollan directamente en nuevos individuos.

El resultado de la multiplicación vegetativa es la obtención de un **clon**, es decir, un grupo de dos o más individuos genéticamente idénticos, que se desarrollan a partir del mismo progenitor. No ocurre la recombinación genética (crossing over) que tiene lugar en la reproducción sexual y que origina descendientes diferentes entre sí y a sus progenitores. Un pequeño bosque de álamos blancos (*Populus alba*) por ejemplo, generalmente es un clon compuesto por vástagos de las raíces de un mismo árbol paterno. En cierta forma, todos los árboles del bosque continúan siendo un individuo mientras sus raíces permanezcan conectadas.

Esta capacidad que poseen las plantas de reproducirse en forma vegetativa, ampliamente distribuida en la naturaleza, es aprovechada por el hombre para propagar artificialmente especies de importancia económica.

MULTIPLICACIÓN VEGETATIVA Y REPRODUCCIÓN SEXUAL.

VENTAJAS Y DESVENTAJAS

- La progenie originada vegetativamente tiene las mismas potencialidades hereditarias que la planta madre, mientras que la reproducción sexual va acompañada por una gran variabilidad hereditaria. Ésta no es conveniente cuando por ejemplo, la planta progenitora está bien adaptada al ambiente o tiene buenas características comerciales.

- Multiplicar vegetativamente una especie, permite mantener la calidad de la producción, cuya obtención por vía sexual, generalmente lleva años de mejoramiento genético.

- Algunas plantas, entre las que se hallan tulipanes (*Tulipa gesneriana*), gladiolos (*Gladiolus* spp.), manzano (*Malus sylvestris*) y frutales en general, cuando son propagadas por semilla requieren varios años para alcanzar la madurez, por el contrario cuando lo son vegetativamente se reducen los períodos para entrar en producción. La multiplicación vegetativa hace posible la propagación de plantas que han perdido en el curso de la evolución o del mejoramiento, su capacidad de reproducción sexual. Ejemplos de éstas son los bananos (*Musa* spp.), naranjo de ombligo (*Citrus sinensis* cv. Washington Navel), ananá (*Ananas comosus*), hortensia (*Hydrangea macrophylla*).

- En el caso de multiplicación por semilla, la plántula es la etapa más vulnerable del ciclo de vida. En la multiplicación vegetativa se originan directamente plantas, que al ser más resistentes, tienen más oportunidades de sobrevivir.

- Las plantas producen semillas en grandes cantidades. Naturalmente, una planta tiene capacidad de originar más individuos por semillas que los que puede producir vegetativamente.

- Si bien la multiplicación vegetativa se considera ilimitada, al cabo de un cierto tiempo debe recurrirse al rejuvenecimiento de clones por vía sexual a través de semillas. Por ejemplo, en el caso de la papa (*Solanum tuberosum*).

- Las semillas, debido a su constitución genética y a las estrategias de dispersión, tienen más posibilidades de conquistar nuevos ecosistemas. Por el contrario, en algunas especies que presentan rizomas o estolones, la descendencia permanece unida a la planta madre por largos períodos de tiempo, asegurándose un ambiente adecuado para su crecimiento.

MULTIPLICACIÓN VEGETATIVA

Para que las plantas se multipliquen vegetativamente deben tener la capacidad de producir **yemas** y **raíces adventicias**.

El origen de las **raíces adventicias** es generalmente **endógeno**, y proviene de divisiones ocurridas en el parénquima interfascicular, si el tallo es primario; las raíces se originan en los radios vasculares, cerca del cámbium, o incluso en el parénquima del floema, si se trata de un tallo o raíz con estructura secundaria. Antes de que la raíz adventicia emerja, se diferencia el cilindro vascular que debe conectarse a los tejidos de conducción del órgano en el cual se ha formado.

Las **yemas adventicias** pueden desarrollarse sobre raíces, tallos y hojas, sin relación directa con el meristema apical o lateral. Según la profundidad del tejido de iniciación del primordio, las yemas son **endógenas** o **exógenas**. Así, pueden desarrollarse del cámbium, de la periferia del cilindro vascular y en algunos casos de la epidermis. Si las yemas o raíces adventicias se originan de tejidos maduros, su iniciación incluye el fenómeno de dediferenciación, o sea el cambio de tejido maduro a meristemático.

La propagación de especies puede clasificarse teniendo en cuenta la intervención o no del hombre, **multiplicación artificial** o **natural**, respectivamente, y de acuerdo a los órganos que participan (raíz, tallo u hojas).

MULTIPLICACIÓN VEGETATIVA NATURAL

PROPAGACIÓN POR TALLOS

Cormos: son tallos cortos, macizos, reservantes en sus entrenudos basales, que se forman durante la primera etapa del ciclo de vida de una planta originada por semilla. A partir de una o más yemas axilares del cormo inicial se desarrollan otros cormos, que originarán nuevas plantas en el siguiente año, sin mediar proceso sexual. El cormo viejo se consume en la floración. Ejemplos: gladiolos, azafrán (*Crocus sativus*).

Tubérculos caulinares: son tallos subterráneos de crecimiento limitado, redondeados y reservantes. Los tubérculos que acumulan reservas en varios entrenudos son los únicos que pueden propagarse vegetativamente. Originan sólo una planta en condiciones naturales, pero si se los fracciona, de modo que cada parte contenga yemas, se obtienen tantas plantas como partes hayamos seccionado. Esta práctica es corriente en papa.

Rizomas: son tallos modificados, horizontales, subterráneos, con entrenudos cortos y gruesos, que acumulan sustancias de reserva para sobrellevar los períodos desfavorables del año. Ejemplos de ellos son lirios (*Iris* spp.), banano (*Musa paradisiaca*), espárrago (*Asparagus officinalis*), caña de azúcar (*Saccharum officinarum*), sorgo de Alepo (*Sorghum halepense*). Si bien las plantas con rizomas se multiplican asexualmente de manera natural, el hombre aprovecha esta propiedad y las propaga, cortando o dividiendo los rizomas en secciones que tengan por lo menos una yema axilar. El vástago aéreo se origina a partir de dichas yemas, y de los nudos se diferencian las raíces adventicias. Por lo común los rizomas son divididos a fines de verano o a principios de primavera.

Estolones: son tallos modificados, aéreos o subterráneos que se diferencian de los rizomas porque no acumulan sustancias reservantes. Ejemplos: frutilla (*Fragaria chiloensis*), gramilla (*Cynodon dactylon*), Grama Rhodes (*Chloris gayana*), lazo de amor (*Clorophytum comosum*). Mientras los estolones o rizomas permanecen unidos, la colonia entera es todavía una planta; cuando los estolones de interconexión mueren o son cortados, podemos considerar que se han añadido nuevos individuos al clon (se han formado nuevas plantas), produciéndose su multiplicación vegetativa.

Acodos: algunas plantas presentan tallos largos y delgados que se inclinan, y en contacto con el suelo originan raíces adventicias, y brotes de sus yemas axilares. Ocurren naturalmente en algunas especies como zarzamora (*Rubus fruticosus*), frambuesa (*Rubus*

idaeus), rosas trepadoras (*Rosa* spp.), y es promovida en otras, para producir nuevas plantas de manera artificial.

PROPAGACIÓN POR RAÍCES

Las raíces horizontales de especies forestales y ornamentales tales como arces (*Acer* spp.), álamo blanco, chañar (*Geoffroea decorticans*), y las raíces napiformes de malezas como diente de león (*Taraxacum officinale*), sirven como medio de multiplicación vegetativa ya que producen yemas adventicias.

Por otra parte, muchos árboles cuando son talados desarrollan numerosos brotes a partir de las raíces, lo que promueve la multiplicación vegetativa, aunque no sea ésta su forma habitual de propagación.

Tubérculos radicales: estas raíces adventicias, que acumulan sustancias de reserva, son también un medio de propagación vegetativa (Ejemplos: *Dahlia* spp. “dalias” e *Ipomoea batatas* “batata”). Las raíces de batata forman numerosas yemas y raíces adventicias, que se desarrollan en nuevas plantas. Para multiplicar batata con fines comerciales, se colocan las raíces en almacigos, cubiertas con tierra. En estas condiciones, emiten yemas que producen **guías** (vástagos aéreos), los que separados de la raíz madre y plantados en surcos, permiten el cultivo.

No ocurre así en las de dalia, ya que normalmente no producen yemas, y por lo tanto sólo se propagan cuando llevan adheridas a las raíces una porción de tallo.

PROPAGACIÓN POR HOJAS

Es menos frecuente. Ocurre en plantas carnosas ornamentales como las begonias (*Begonia* spp.), violeta africana (*Saintpaulia ionatha*), peperomias (*Peperomia* spp.) y cola de tigre (*Sansevieria thyrsiflora*). Puestas en contacto con la tierra producen vástagos y raíces adventicias. Los ejemplos más sorprendentes de propagación vegetativa a partir de hojas se dan en algunas especies del género *Kalanchoe*. En estos casos se forman en los bordes de la lámina de las hojas pertenecientes a la planta madre, pequeñas plantitas completas (embriones foliares), que al desprenderse de su progenitor arraigan inmediatamente.

Bulbos: son brotes que acumulan sustancias de reserva en las vainas de sus hojas, con un tallo corto denominado disco. Las reservas acumuladas se consumen durante la floración, y nuevos bulbos, originados de yemas axilares, darán otra planta en el siguiente año. Son ejemplos: cebolla (*Allium cepa*), ajo (*A. sativum*), cebollín (*Cyperus rotundus*), azucena (*Lilium longifolium*).

MULTIPLICACIÓN VEGETATIVA ARTIFICIAL

El hombre hace uso de los tipos de propagación vegetativa natural, implementando frecuentemente procedimientos para incrementar su efectividad. Además, ha desarrollado varios métodos artificiales muy usados como son el **estacado**, **acodadura** e **injerto**, entre otros.

ASPECTOS A CONSIDERAR EN LA MULTIPLICACIÓN VEGETATIVA

La propagación vegetativa de plantas, para que sea exitosa, debe tener en cuenta diferentes aspectos:

1. Es necesario conocer todas las formas de multiplicación vegetativa natural y los métodos (manipulaciones y procedimientos) de propagación artificial existentes, para elegir el más conveniente a cada especie.
2. El método seleccionado debe estar en relación con las respuestas que se desean de la especie a propagar y con la situación en que se efectúa. Requiere del conocimiento de la estructura, de la forma de desarrollo de la planta y de su capacidad para originar yemas y raíces adventicias.
3. Se propende en todos los casos a asegurar el éxito, mejorando la calidad de la producción y disminuyendo el costo operativo.

ESTACADO

Es el procedimiento más económico y sencillo de multiplicación vegetativa. Consiste en utilizar **estacas**, fragmentos o porciones de ramas, raíces u hojas de especies que tengan la capacidad de desarrollar raíces y yemas adventicias. Se las coloca en agua o en otro medio que les permita enraizar como arena o tierra húmeda. Para facilitar el proceso, pueden ser inducidas con hormonas de enraizamiento.

Estacas de tallo: se utiliza una porción de rama de la especie elegida, a la que se le quitan algunas de sus hojas para evitar un gasto innecesario de energía. Se considera conveniente, que cada rama abarque por lo menos dos nudos (Fig. 4.61).

Según sus características, se clasifican:

- **Estacas leñosas o de madera:** estas estacas (Fig. 4.61A) se obtienen de ramas de especies leñosas, con estructura secundaria. Se preparan durante la estación de reposo, desde fines del otoño hasta principios de la primavera, utilizando con preferencia las ramas del crecimiento del año anterior.

Estacas de este tipo se hacen en higuera (*Ficus carica*), vid (*Vitis* spp.), duraznero (*Prunus persica*), algunos cítricos (*Citrus* spp.), sauces (*Salix* spp.), membrillero de Japón (*Chaenomeles lagenaria*) y rosales (*Rosa* spp.), entre otros.

Las estacas de muchas especies generalmente son tratadas con sustancias que activan el enraizado, o se les realiza el lavado con agua de los inhibidores de enraizamiento. Normalmente se agrupan en **manojos**, con las puntas hacia el mismo lado, son atados y almacenados en sitios frescos y húmedos hasta la primavera, que es la estación en que brotan (Fig. 4.61B). Los manojos se entierran horizontalmente a varios centímetros de profundidad, permaneciendo en tierra arenosa, aserrín o turba en un lugar con buen drenaje, hasta que alcancen a formar una callosidad en la base. A este proceso se lo conoce como estratificación de estacas. Además de lo antes explicado existen otras condiciones de **estratificación**, que varían de acuerdo a los requerimientos de la especie. El **callo** se produce por la división desorganizada de células parenquimáticas, que pueden pertenecer a los radios vasculares, a la corteza, al parénquima del floema o al cámbium. Posteriormente se organizan los primordios de raíces adventicias dentro del callo, y una vez diferenciados los tejidos vasculares, se establece la conexión con los de la estaca. Tanto en la división como en la diferenciación celular intervienen hormonas como las auxinas. Este descubrimiento permite utilizar hormonas sintéticas para acelerar el proceso de enraizamiento, provocarlo en aquellas especies que normalmente carecen de esta capacidad, y también promover la formación de raíces más gruesas.

- **Estacas herbáceas:** se las denomina también **esquejes** y vulgarmente **gajos** (Fig. 4.61C-H). Se obtienen de ramas o tallos de especies herbáceas con estructura primaria. En estas estacas las raíces adventicias se originan del parénquima interfascicular, de la corteza interna y en raras excepciones también de la médula. Son ejemplos los geranios (*Pelargonium* spp.), clavel (*Dianthus caryophyllus*), crisantemos y margaritas (*Chrysanthemum* spp.), cretonas (*Coleus* spp.) y begonias.

Las estacas de tallo son recursos muy utilizados en fruticultura y floricultura.

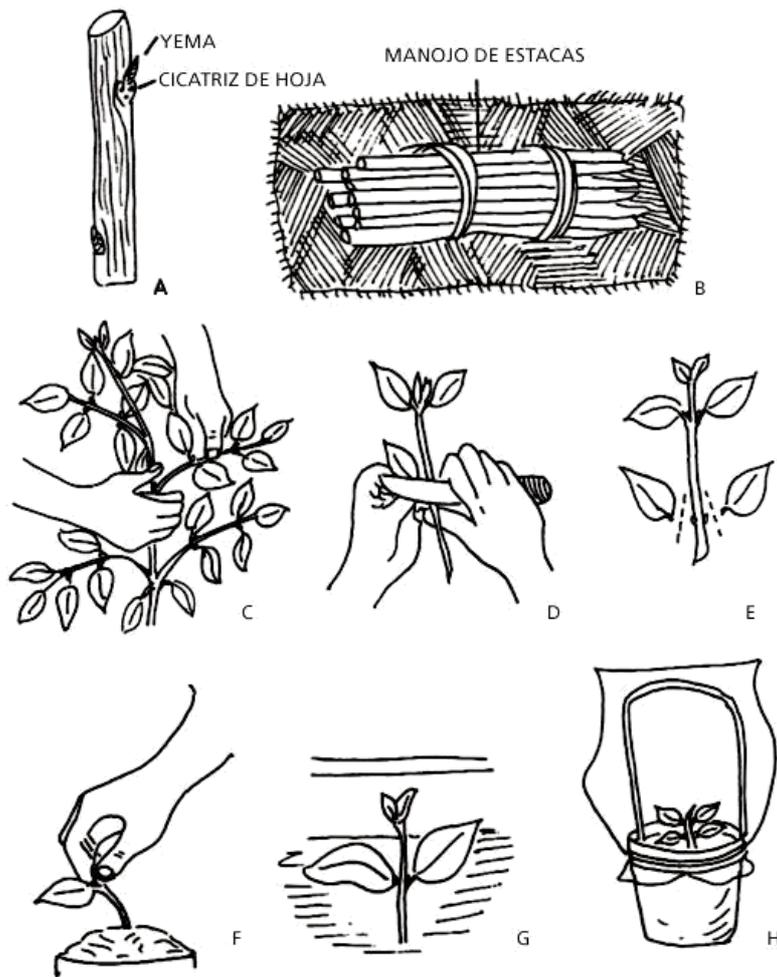


Fig. 4.61. Estacas de tallo

- A: Estaca de madera o leñosa
- B: Estratificación de estacas
- C-H: Estaca herbácea o esqueje
- DyE: Preparación de la estaca
- F,GyH: Colocación de la estaca en condiciones que favorecen el enraizamiento

Estacas de raíz: no es un procedimiento muy utilizado. Con estacas de este tipo, los mejores resultados se obtienen si las secciones de raíz se toman de plantas madres jóvenes a fines del invierno o a principios de primavera. La obtención de este tipo de estacas es una tarea bastante laboriosa. Las estacas de raíz siempre se deben plantar manteniendo la polaridad correcta. En raíces jóvenes, las yemas adventicias se originan en el periciclo, cerca del cámbium vascular, mientras que en raíces viejas, las yemas pueden originarse del felógeno o de los tejidos de los radios. En las estacas de raíz es más difícil la formación de nuevos meristemas radicales que la formación de yemas adventicias. Como ejemplos podemos citar: álamos (*Populus* spp.), olmos (*Ulmus* spp.), peonías (*Paeonia* spp.).

Estacas de hoja: en ellas se debe generar un sistema caulinar y uno radical. Existen distintos tipos de estacas de hojas y de acuerdo a ello las prácticas de multiplicación a seguir son diferentes (Fig. 4.62). Por ejemplo en las begonias, se practican pequeños cortes en las nervaduras sobre la cara abaxial y se las coloca sobre el medio de enraizamiento afirmándola con grampitas (Fig. 4.62A-C). A partir de células parenquimáticas, se forman callos que polarizan y dan brotes y raíces adventicias. La hoja inicial se pudre.

Otras especies que pueden propagarse por medio de estacas de hoja son: gomero (*Ficus elastica*), cola de tigre (*Sansevieria thyrsiflora*) (Fig. 4.62D-G), lirios (*Iris* spp.).

ACODADURA (ACODO)

Si bien existen especies que por su sistema de ramificación forman acodos naturales, en algunas plantas se favorece este procedimiento como forma de multiplicación vegetativa artificial.

Difiere del estacado, en que la formación de raíces o de yemas ocurre antes de separar la nueva planta de la planta madre.

Los acodos pueden ser **aéreos** o **subterráneos**. Un ejemplo de acodo subterráneo es el **mugrón** de la vid. (Fig. 4.63). Consiste en enterrar una guía que se sujeta con grampas, subirla a la superficie y tutorarla si es necesario. De los nudos enterrados se originan raíces adventicias. Una vez formadas, se separa la nueva planta de la planta madre. El mugrón se realiza con la finalidad de reparar una falla (muerte de una planta en el viñedo). De allí que de acuerdo a la distancia a que se encuentra la planta a reemplazar, la guía que se usa es a veces bastante larga y leñosa, pudiendo tener hasta tres años de vida.

El acodo aéreo consiste en hacer enraizar una rama que permanece unida a la planta madre (Fig. 4.64). A la rama a acodar se le practican pequeñas incisiones en la corteza para favorecer el enraizamiento y se recubren por lo menos dos nudos con una bolsita de polietileno llena de arena húmeda, musgo o tierra. En los nudos se originan raíces adventicias que, una vez enraizado el acodo, se ven a través del polietileno. En ese momento se separa el nuevo individuo de la planta madre. Este procedimiento se realiza en gomero.

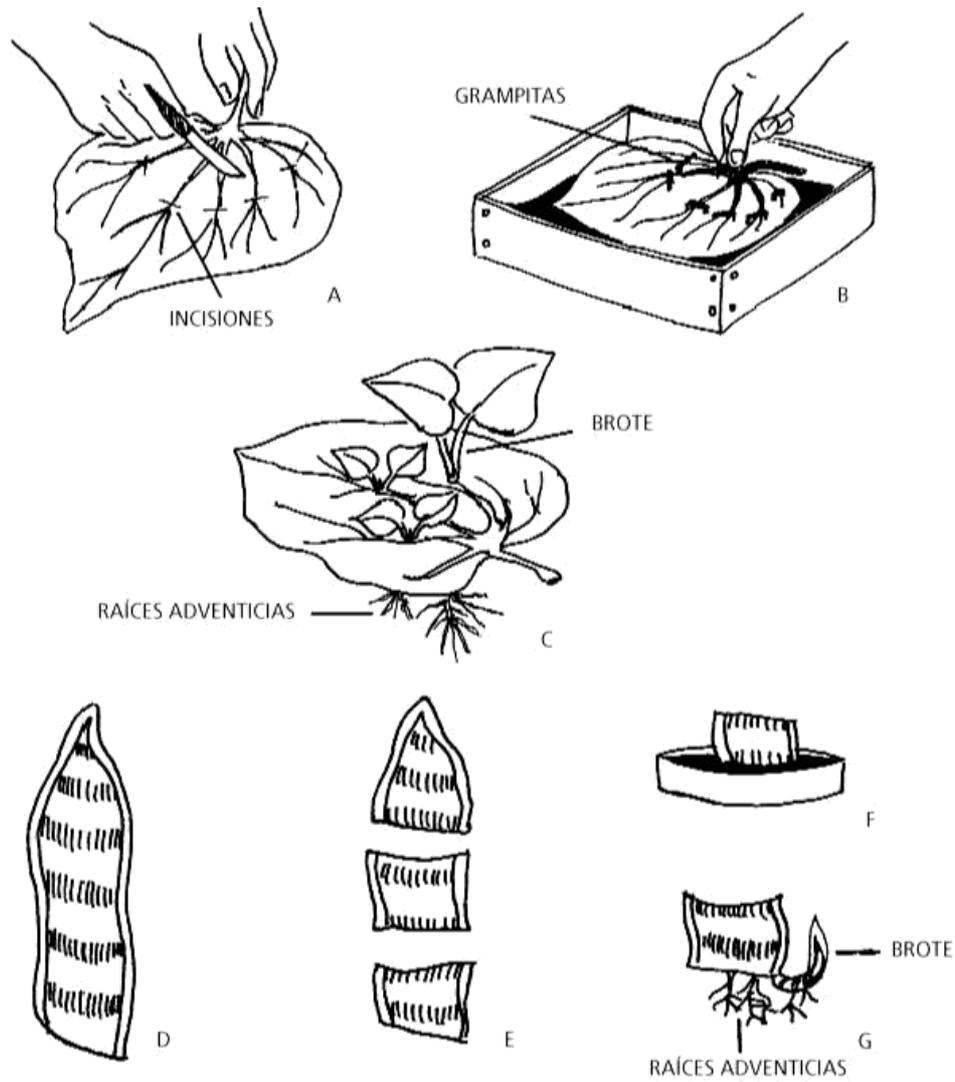


Fig. 4.62. Estacas de hoja

A-C: Hoja de *Begonia* sp.

A: Incisiones en las nervaduras practicadas en el envés de la hoja

B: Colocación en el medio de enraizamiento y fijación con grampitas

C: Formación de raíces adventicias y brotes

D-G: Hoja de *Sansevieria thyrsiflora* Thunb. "cola de tigre"

D: Porción de hoja

E: Fraccionamiento de estacas

F: Colocación en el medio de enraizamiento

G: Formación de brote y raíces adventicias

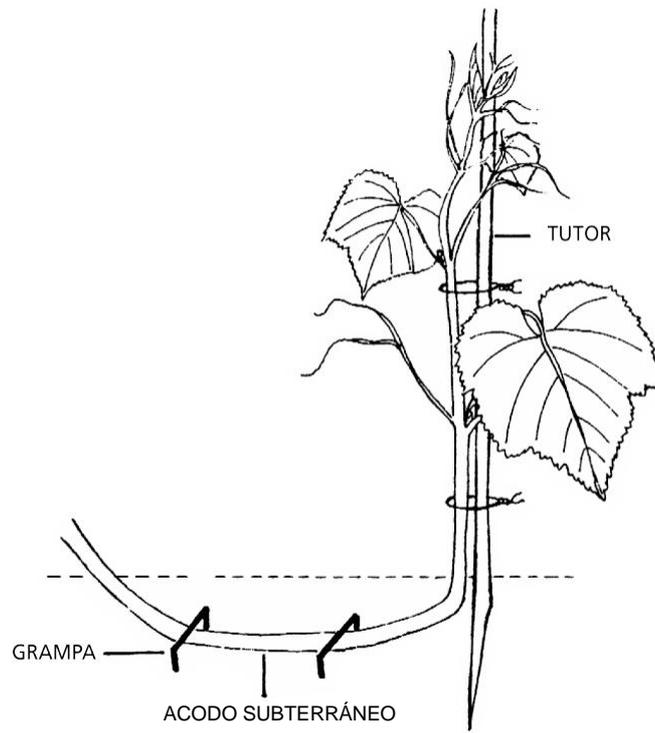


Fig. 4.63. Acodo subterráneo en *Vitis* sp. "vid" (mugrón)

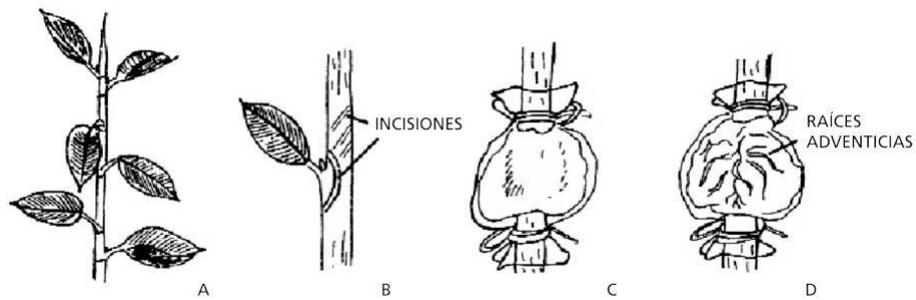


Fig. 4.64. Acodo aéreo

- A: Rama a acodar
- B: Incisiones realizadas para favorecer el enraizamiento
- C: Colocación de medio de enraizamiento
- D: Producción de raíces adventicias

INJERTO

Injertar es el arte de unir entre sí dos porciones correspondientes a plantas diferentes, de modo que continúen creciendo como una unidad (Fig. 4.65).

Se trabaja con dos partes: el **patrón, pie o portainjerto** y la **púa o injerto**. El patrón provee el sistema radical y la porción inferior del tallo; la púa desarrolla la parte superior del tallo y las ramas (Fig. 4.65A). Para que se produzca la soldadura, es necesario que se pongan en contacto el cámbium del patrón con el de la púa (Fig. 4.65B y C).

El procedimiento se basa en la capacidad que tiene el cámbium para formar **callo** en la unión del injerto, es decir un tejido compuesto por grandes células de paredes delgadas que se desarrollan como resultado de lesiones. Posteriormente se diferencian a partir de él tejidos vasculares, que se continuarán con el sistema de conducción de patrón y púa. Por esta razón, las partes mencionadas se atan para prevenir movimientos e impedir que las zonas en contacto se desplacen.

Para mayor seguridad se puede cubrir la superficie con algún tipo de cera para injerto (esta cera se coloca para sellar la zona de unión, impidiendo la pérdida de humedad y la entrada de microorganismos que puedan dañar la madera).

Son frecuentes los injertos entre especies de un mismo género, aunque no en todos los casos es factible este procedimiento. Almendro (*Prunus amygdalus*), damasco (*Prunus armeniaca*) y ciruelo (*Prunus domestica*) se injertan comercialmente sobre duraznero (*Prunus persica*). Es menos probable el éxito entre géneros, y casi imposible entre familias botánicas distintas.

Un ejemplo muy difundido es usar como pie durazno cuaresmillo (*Prunus persica*) y como púa una buena variedad de duraznero, por ejemplo Red Globe que da frutos de muy buena calidad.

Para evitar la "tristeza de los cítricos", virosis transmitida por áfidos (insectos), se usa como portainjerto Poncirus trifoliata, que es resistente al virus que la provoca. Una buena púa puede ser Citrus sinensis cv. Washington Navel "naranja de ombligo". Esta unión produce un árbol de buena copa, frutos de excelente calidad y cuenta con la ventaja de su precocidad.

Injertar presenta las siguientes ventajas:

1- Mejora la producción de frutos usando como púa una variedad que los produzca de buena calidad.

2- Perpetúa variedades comerciales que no se pueden reproducir adecuadamente por estacas o acodos, por su difícil enraizamiento.

3- Aprovecha las características deseables de raíz que presentan ciertos patrones, tales como tolerancia a condiciones desfavorables de suelos, o resistencia a plagas y enfermedades que se encuentran en ellos.

4- Cambia las variedades de plantas establecidas.

5- Permite el crecimiento de dos o más variedades sobre el mismo pie o patrón. Esto es útil en variedades que necesitarán de otras para lograr una polinización adecuada.

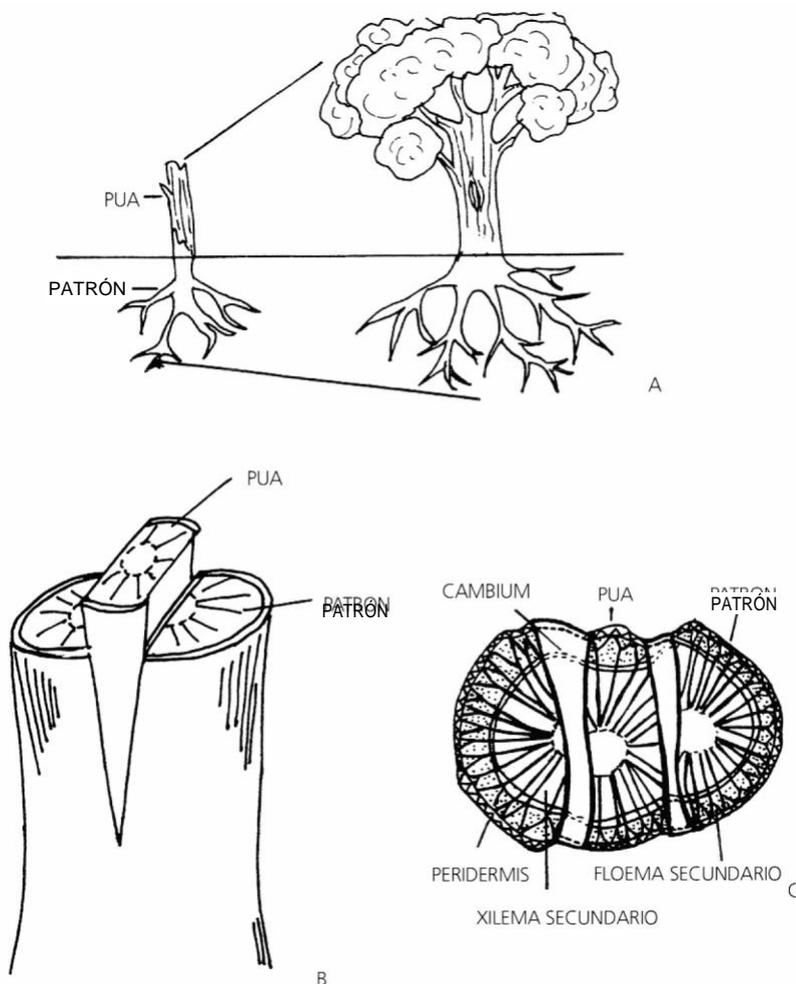


Fig. 4.65. Injerito

A: Patrón y púa. Partes que originan

B: Unión de patrón y púa

C: Corte transversal de un injerto

Multiplicar por injerto resulta menos económico que hacerlo por estaca, requiere de personal capacitado, pero se justifica toda vez que se desea mejorar la calidad de la producción o lograr un pie resistente a condiciones del suelo.

CULTIVO DE TEJIDOS VEGETALES

Una de las técnicas recientemente desarrolladas por el hombre es el **cultivo de tejidos**. Consiste en cultivar plantas completas a partir de porciones muy pequeñas de ellas, de tejidos o de células (**explantes**). Esto es posible, debido a que una o un grupo de células de la planta es capaz de promover y ordenar el desarrollo de un individuo de acuerdo a un plan preestablecido. A las células dotadas de esta capacidad se las llama **totipotentes**.

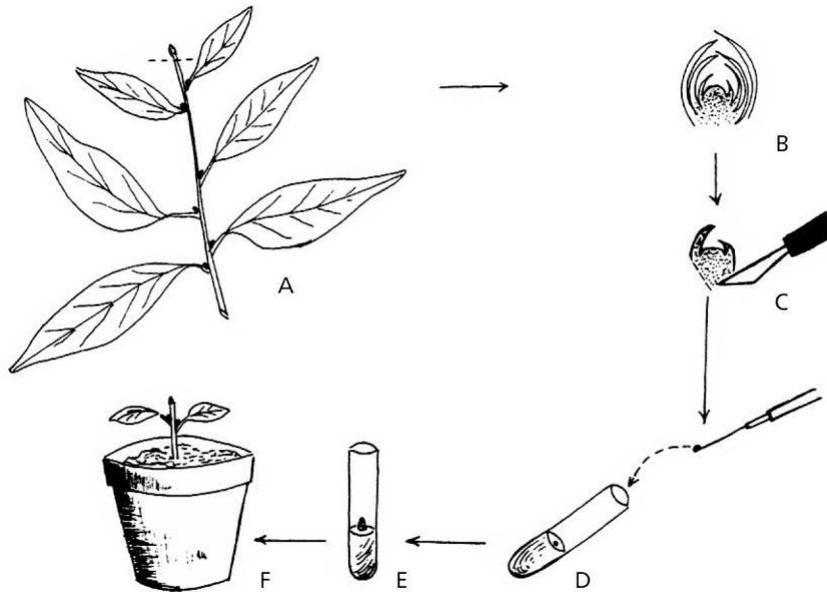


Fig. 4.66. Cultivo de meristemas apicales en *Citrus* sp.

- A: Rama
- B: Yema apical
- C: Remoción de primordios foliares
- D-E: Colocación del explante en medio de cultivo
- F: Transplante

La particularidad de ciertos tejidos vegetales como los de tallos, flores, raíces y embriones, de crecer de manera más o menos indefinida formando callo, ha sido y es usada en laboratorio como instrumento de investigación y de producción. Los cultivos de meristemas son los más comunes. El de meristemas apicales de tallo se realiza entre otros en *Citrus* spp. (Fig. 4.66), frutilla, papa, clavel (*Dianthus caryophyllus*). Los tejidos son colocados en tubos de ensayo u otros recipientes donde puedan controlarse estrictamente las condiciones ambientales y las de nutrición. Como medios de cultivo son usados soluciones de nutrientes minerales y sustancias orgánicas, y un adecuado equilibrio de reguladores de crecimiento que permita regenerar las plantas. Uno de los medios más usados es el que emplea sales de Murashige y Skoog, sulfato de magnesio, hierro y vitaminas.

El material *in vitro* puede ser conservado en cultivo indefinidamente si se evita la contaminación y se transfiere a medios frescos cada cierto tiempo.

CULTIVO DE TEJIDOS. VENTAJAS

- Permite la propagación en masa de clones selectos, obteniendo un gran número de plantas en un período breve.
- Permite desarrollo, mantenimiento y distribución de clones específicos de sanidad comprobada, para ser utilizados en el futuro, o enviados a otros países (intercambio internacional de germoplasma).
- Evita las infecciones e inclemencias ambientales (granizadas, heladas) a que están sometidas las plantas a campo disminuyendo los costos operativos.

El progreso en el desarrollo agrícola ha implicado la interacción de dos actividades diferentes. Por un lado, la selección y mejoramiento de clases específicas de plantas y por otro, la multiplicación de esas plantas de tal forma que retengan bajo cultivo, sus características valiosas.

La multiplicación vegetativa de las plantas se ha practicado por siglos, y si bien se han ido incorporando numerosas mejoras a los métodos convencionales, los alcances y posibilidades de las técnicas de cultivo de tejidos abren un camino promisorio para las nuevas generaciones.

CAPÍTULO 5

ESTRUCTURA ANATÓMICA

DE LOS ÓRGANOS VEGETATIVOS

DE LAS PLANTAS CON SEMILLAS

ESTRUCTURA ANATÓMICA DE LA RAÍZ

CRECIMIENTO PRIMARIO

La primera raíz de una planta proviene del **meristema apical radical (MAR)** presente en la radícula del embrión. El MAR se encuentra ubicado en posición central cubierto por la **caliptra**, razón por la cual se dice que es subapical. Cercano al meristema se pueden distinguir los **meristemas primarios derivados: protodermis, meristema fundamental y procambium** (Fig. 5.1 A, B y C respectivamente). En las monocotiledóneas la raíz primaria aborta y es reemplazada por raíces adventicias que provienen de las zonas meristemáticas ubicadas en los nudos basales del vástago.

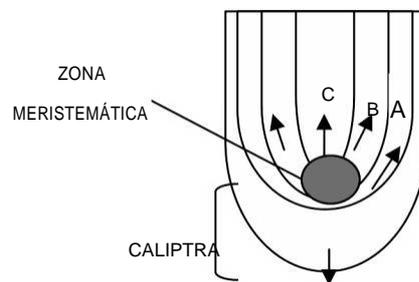


Fig. 5.1. Meristema apical abierto

Un solo grupo de células iniciales

A: protodermis origina la epidermis

B: meristema fundamental origina la corteza

C: procambium da origen al cilindro central

ESTRUCTURA DEL EXTREMO DE LA RAÍZ

Las características de la extremidad radical son similares en todas las raíces, ya se trate de un sistema alorrizo u homorrizo (Fig. 5.2). Las zonas que se distinguen son:

1- Caliptra, cofia o pilorriza: es un capuchón que protege el meristema apical del daño mecánico que podría producirse durante la penetración de la raíz por el roce contra las partículas del suelo. Consta de células parenquimáticas vivas derivadas del meristema apical. A medida que las nuevas células se producen, las periféricas van siendo reemplazadas. Tienen abundantes amiloplastos que se sitúan en las paredes horizontales distales. Los gránulos de almidón contenidos en dichos amiloplastos actúan como estatolitos, es decir que perciben el estímulo de la gravedad y como consecuencia, son responsables del geotropismo positivo de la raíz. Además, las células de la cofia producen cantidades considerables de mucílago, que pasan hacia el exterior a través de la pared y la tapizan. Las funciones atribuidas al revestimiento de mucílago son: prevención de la desecación del ápice, provisión de una superficie absorbente e intercambio de iones con el suelo.

2- Zona meristemática: corresponde al lugar donde está ubicado el promeristema radical, formado por las células meristemáticas iniciales e inmediatas derivadas, de las que se originan todos los tejidos primarios de la raíz.

3- Zona de alargamiento y diferenciación: en este sector, las células originadas a partir del meristema apical se agrandan y diferencian, adquiriendo las características específicas de cada tejido, y determinando al mismo tiempo la profundización del ápice radical.

4- Zona pilífera: en esta región se diferencian los pelos radicales, células epidérmicas especializadas, que aumentan la superficie de la raíz haciendo más eficiente la absorción de agua y sales. Si las células que les dan origen son más pequeñas que las que las rodean y muestran otras características que indican su especialización como formadoras de pelos, se las denomina tricoblastos.

El crecimiento en longitud del pelo ocurre por su extremo distal, donde la pared celular es menos rígida. La parte proximal se va calcificando progresivamente hasta convertirse en limitante de su extensión. Los pelos más jóvenes se ubican cerca del ápice y los viejos, más lejos, desprendiéndose y siendo reemplazados por otros. Esta zona, tan importante, de pocos centímetros, está ubicada por encima de cada ápice.

5- Zona suberificada: se encuentra ubicada por encima de la zona pilífera. En las paredes de las células epidérmicas se deposita **suberina**, sustancia grasa que impide la absorción, o al menos, si ésta se produce, como opinan algunos autores, la restringe a un mínimo. A este nivel se diferencian las raíces laterales.

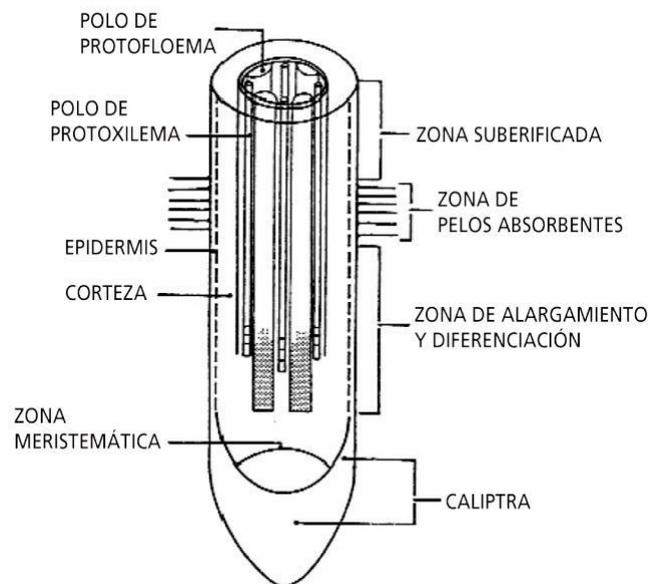


Fig. 5.2. Diagrama del extremo de una raíz

En un corte transversal en la región de los pelos absorbentes la raíz presenta los tejidos adultos que componen la **estructura primaria**, donde se distingue claramente la distribución radiada de los sistemas de tejidos: el **sistema dérmico** representado por la **epidermis** denominada **rizodermis**, el **sistema fundamental** en la zona de la **corteza** y el **sistema vascular** ubicado en el **cilindro central** y formado por **xilema** y **floema primarios** (Fig. 5.3).

En el crecimiento primario la distribución del tejido vascular en el eje de la planta se denomina **estela**. La estela de la raíz se denomina **protostela** que se caracteriza por presentar una columna sólida de tejidos vasculares en la región central (Fig. 5.3).

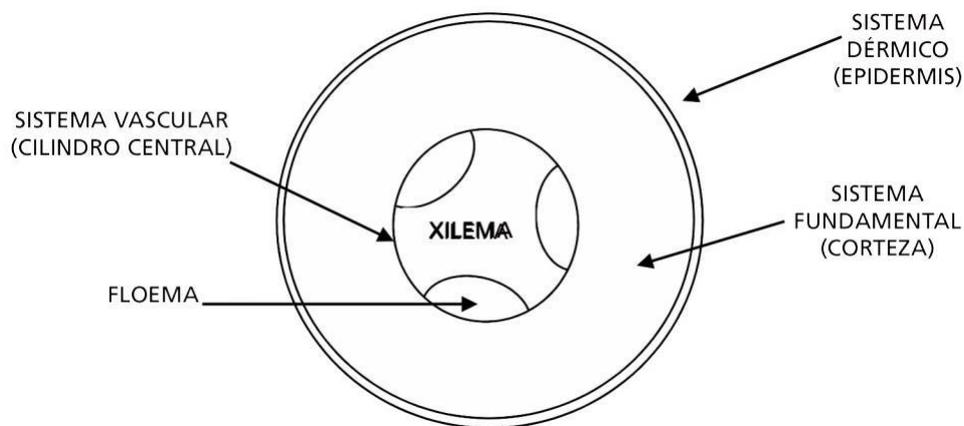


Fig. 5.3. Estructura primaria de la raíz. Protostela

ESTRUCTURA PRIMARIA DE LA RAÍZ

EPIDERMIS O RIZODERMIS

La epidermis originada por la **protodermis**, es generalmente **uniestratificada** con células de paredes primarias y cutícula delgada. En las raíces aéreas de algunas plantas epífitas como por ejemplo orquídeas e incluso algunas monocotiledóneas como aráceas y cyperáceas, la epidermis es **multiseriada** formada por células muertas y a menudo con pared secundaria y se denomina **velamen**.

En la zona de los pelos absorbentes, zona pilífera encontramos epidermis con **pelos radicales** especializados en la absorción de agua y nutrientes (Ver Fig. 5.2).

CORTEZA

La corteza es originada por el meristema fundamental y está compuesta principalmente por células parenquimáticas. Estas células presentan pared primaria y suelen tener abundantes amiloplastos (sobre todo en raíces reservantes) y carecen de cloroplastos (excepto en raíces aéreas y plantas acuáticas). La corteza de especies acuáticas o de suelos anegados presenta grandes espacios intercelulares donde se acumula aire constituyendo el aerénquima.

La capa más externa de la corteza se denomina **exodermis** y la interna, **endodermis**.

La exodermis, ubicada debajo de la epidermis, está formada por uno o varios estratos de células largas y/o cortas con una **capa de suberina**, que tapiza internamente a la pared celular y en algunos casos tiene **Banda de Caspary**. En las monocotiledóneas la exodermis reemplaza a la epidermis, o bien puede estar ausente.

La endodermis es similar en estructura a la exodermis; se presenta como un cilindro celular generalmente uniseriado que limita internamente a la corteza. En la zona de absorción de la raíz, las células de la endodermis presentan una banda de suberina que recubre las paredes radiales y transversales, denominada **Banda de Caspary**. El agua con solutos ingresa a la raíz por las células corticales a través de los espacios intercelulares y paredes celulares (**vía apoplástica**) y también atravesando el protoplasto de las células (**vía simplástica**). Al llegar a la endodermis la banda de Caspary obliga a estas sustancias continuar por vía simplástica, retomando su trayectoria apoplástica cuando ingresa a los elementos conductores del xilema. El plasmalema cumple la función selectiva.

Las células de la endodermis con banda de Caspary se encuentran en un **estadio primario**. En las dicotiledóneas, que presentan crecimiento en grosor, formación del sistema vascular secundario y peridermis, la endodermis se desprende junto con la corteza; en cambio en especies de la subclase monocotiledóneas, que carecen de crecimiento en grosor, se deposita en la pared tangencial interna y las radiales de las células de la endodermis una lámina de suberina en forma de **U** casi continua estableciendo el **segundo estadio** de la endodermis; mientras que, cuando se deposita una gruesa capa de celulosa tapizando la totalidad del interior celular en forma de **O**, **la endodermis** se encuentra en el **tercer estadio**. La banda de Caspary y los sucesivos depósitos de suberina y celulosa aparecen primero en las células situadas frente a los cordones de floema, dejando a las que están enfrentadas al xilema sólo con banda de Caspary para permitir el paso de solutos entre la corteza y el cilindro central. A estas células se las denomina **células de paso** (Fig. 5.4).

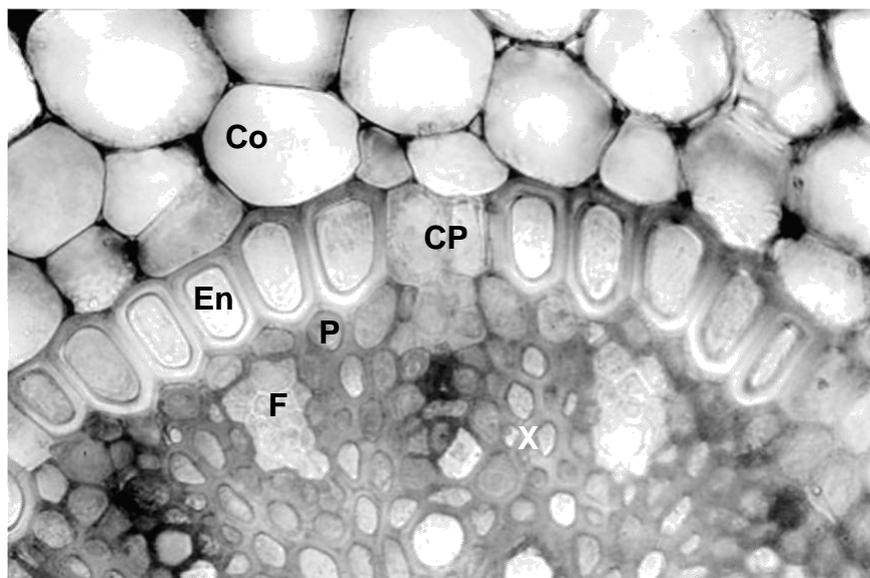


Fig. 5.4. Endodermis en estado terciario y células de paso enfrentadas al xilema en un corte transversal por raíz de *Panicum maximum* cv gatton.

Referencias: Co, corteza; En, endodermis em tercer estadio; X, xilema; F, floema; CP, células de paso; P, periciclo

CILINDRO CENTRAL

El cilindro central se origina a partir del procámbium, ocupa la parte central de la raíz y está constituido por el **periciclo** y el **sistema vascular (xilema y floema)**.

El periciclo está formado por un grupo de células con pared primaria que conservan sus características meristemáticas. En especies con crecimiento secundario (dicotiledóneas) las células del periciclo originan el **cámbium** en los polos del protoxilema, también el **felógeno** y las **raíces laterales**; mientras que, en las especies que sólo tienen crecimiento primario (monocotiledóneas) originan raíces laterales (Fig. 5.5 y 5.6)

El **sistema vascular** está formado por **cordones de floema** y **xilema** que alternan entre sí.

El **xilema** está constituido por células conductoras (traqueidas y miembro de vasos), células de sostén (fibrotraquidas y fibras libriformes) y células parenquimáticas. Se ubica en el medio del cilindro central y presenta prolongaciones, denominadas también **polos**, que se extienden hasta el periciclo. En raíces donde no se diferencia el xilema en el centro podemos encontrar parénquima o esclerénquima de origen procambial.

Según el número de prolongaciones o polos de xilema las raíces pueden clasificarse en **diarcas**, **triarcas**, **tetrarcas** o **poliarcas** por presentar dos, tres, cuatro o más polos xilemáticos respectivamente. Las raíces diarcas, triarcas o tetrarcas son típicas de las dicotiledóneas; mientras que las **poliarcas**, de las monocotiledóneas.

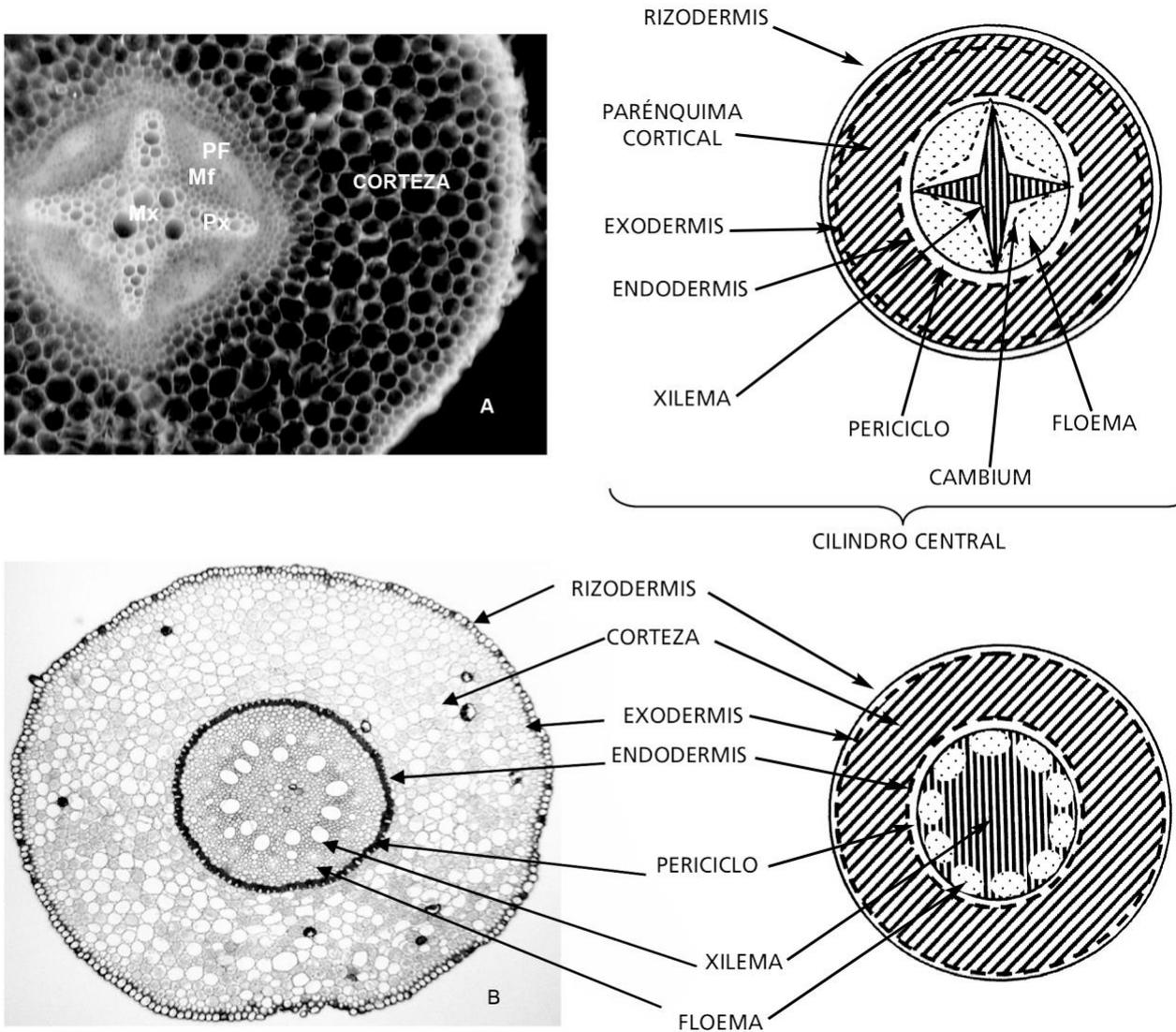


Fig.5.5. Fotomicrografías y representación gráfica de la estructura primaria de raíz
 A: Raíz tetraarca de *Glycine max* (L.) Merrill "soja"
 B: Raíz poliarca de *Panicum maximum* cv gatton

Las células más externas del procámbium son las primeras en diferenciarse en los elementos conductores (miembros de vaso) constituyendo el **protoxilema**. Las centrales que se diferencian cuando la planta concluyó el crecimiento en longitud, conforman el **metaxilema**. Por esta razón, se dice que la **diferenciación** es **centrípeta** y la disposición del xilema en la raíz es **exarco** (Fig. 5.5 y 5.6).

En el **floema** los primeros elementos maduros ocupan la zona de la periferia denominándose **protofloema** y el **metafloema**, que es el último en diferenciarse, queda ubicado hacia adentro (Fig. 5.5 y 5.6).

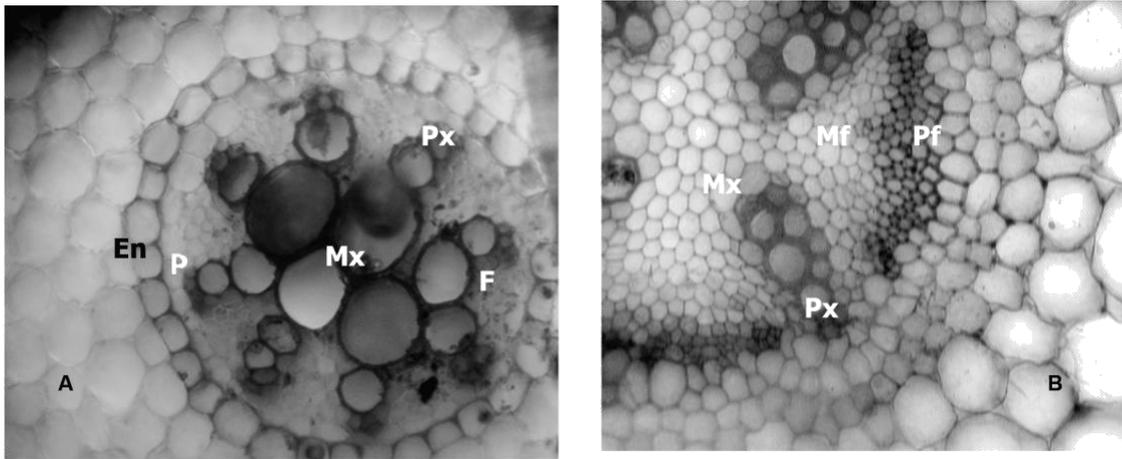


Fig. 5.6. Cilindro central de la raíz primaria

A: C.T. de raíz de *Sorghum halepense* "sorgode alepo" (Monocotiledónea).

B: C.T. de raíz de *Cicer arietinum* L. "garbanzo" (Dicotiledónea).

Referencias: En, endodermis; P, periciclo; Px, protoxilema; Mx, metaxilema; Pf, protofloema; Mf, metafloema; F, floema

CRECIMIENTO SECUNDARIO

El crecimiento en grosor es originado por dos **meristemas laterales**, denominados **cámbium** y **felógeno**. Tiene lugar en las zonas alejadas de los ápices de las raíces de dicotiledóneas. Las células procambiales que no se diferenciaron en xilema y floema primario retoman su actividad dando origen al **cámbium** (Fig. 5.7), meristema que da origen a los tejidos **vasculares secundarios (xilema y floema secundarios)**. El periciclo completa el anillo del cambium frente a los polos del protoxilema.

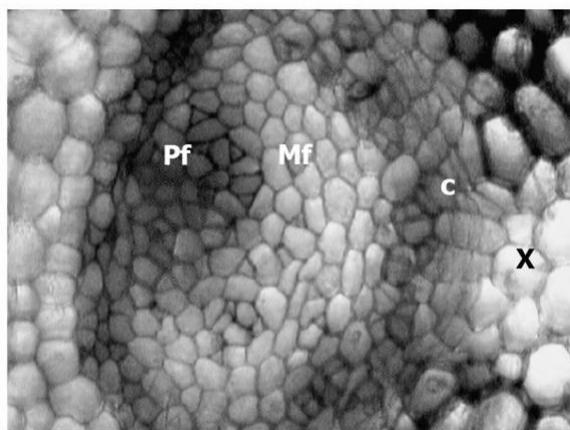


Fig. 5.7. Detalle del cámbium en un corte transversal por raíz de *Cicer arietinum* L. "garbanzo"

Referencias: c, cámbium; Pf, protofloema, Mf, metafloema; X, xilema

El otro meristema lateral responsable del crecimiento secundario es el **felógeno** que origina la **peridermis** cuya función es reemplazar a la epidermis (Fig. 5.8).

El felógeno deriva de la actividad del periciclo que a través de divisiones periclinales y anticlinales de sus células, genera **súber** o **corcho** o **felema** hacia el exterior (que por tensiones y rupturas mueren y se desprenden), y **felodermis** hacia el interior formada por células parenquimáticas. La peridermis suele durar un período de crecimiento y luego es reemplazada por otra.

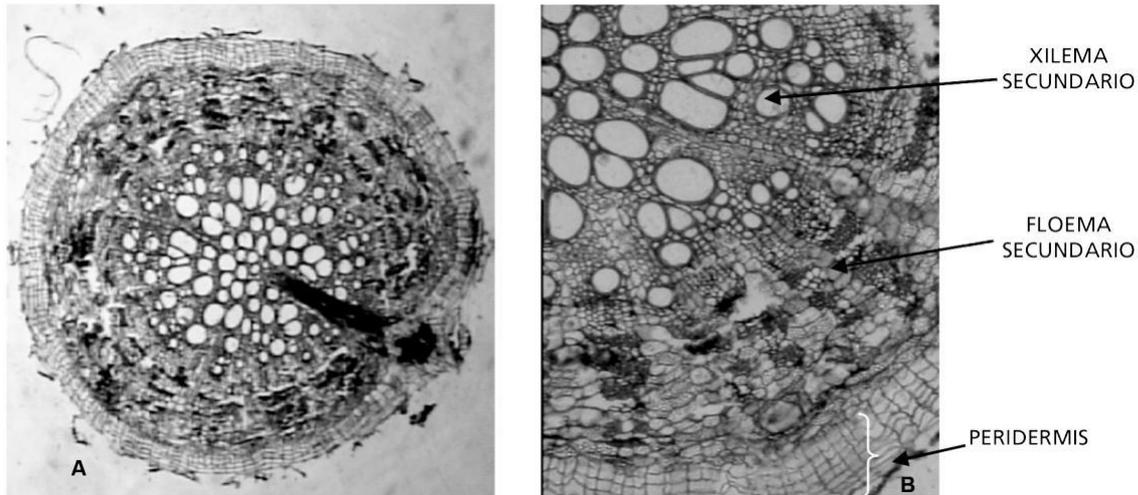


Fig. 5.8. Crecimiento secundario en un corte transversal por raíz de *Gossypium hirsutum* L. “algodón”

A: Sección completa de la raíz
B: Imagen con aumento de 400X

RAÍCES DE IMPORTANCIA ALIMENTICIA

El sistema radical de algunas plantas presenta órganos gruesos y carnosos que funcionan como almacenamiento. Se trata de raíces reservantes que presentan un crecimiento secundario atípico. Por ejemplo en la zanahoria (*Daucus carota* subespecie *sativus*), el tejido de almacenamiento es el parénquima del xilema y en especial del floema secundario. En cambio, en batata (*Ipomoea batatas*) las raíces adventicias presentan crecimiento secundario que se inicia normalmente y luego se forman anillos cambiales adicionales dentro del xilema secundario. Éstos producen floema y por sobre todo abundante parénquima de almacenamiento.

El tubérculo radical de la remolacha azucarera (*Beta vulgaris*) también se forma por crecimiento secundario anómalo en donde el cámbium se consume totalmente y se forman nuevos a partir de células parenquimáticas del último floema formado; el tubérculo queda constituido por anillos alternantes de xilema y floema. El aumento de diámetro de la remolacha se debe a divisiones y agrandamiento celular que ocurren simultáneamente en todos los anillos, se forman pocos elementos xilemáticos lignificados y muchas células parenquimáticas que acumulan sacarosa.

ESTRUCTURA ANATÓMICA DE TALLO

CRECIMIENTO PRIMARIO

El tallo primario de la planta proviene del **meristema apical caulinar** (MAC) presente en el embrión de la plántula. En el eje principal y en las ramas, este meristema apical está protegido por los primordios foliares que lo envuelven formando las yemas. Los nudos, entrenudos, hojas, yemas axilares, vástagos laterales y también, las estructuras reproductivas se originan por actividad de los meristemas apicales caulinares. El ápice vegetativo es una estructura dinámica que, además de añadir células al cuerpo primario de la planta, produce de manera repetitiva unidades o módulos (fitómeros) que comprenden la hoja, el nudo, su entrenudo y la yema axilar (Fig 5.9).

En el meristema apical del tallo se reconocen dos regiones: la **túnica** formada por una o más capas de células que se dividen anticlinalmente, y el **cuerpo** formado por varias capas de profundidad en la cual las células se dividen en distintos planos (Fig. 5.10). Cada grupo tiene sus células iniciales en posición central. La mayor parte de las dicotiledóneas presentan una túnica de 2 capas mientras que en monocotiledóneas pueden ser 1 o 2.

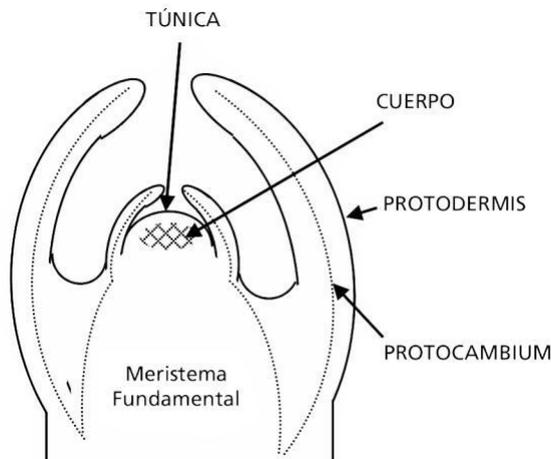


Fig. 5.9. Organización del MAC en una dicotiledónea

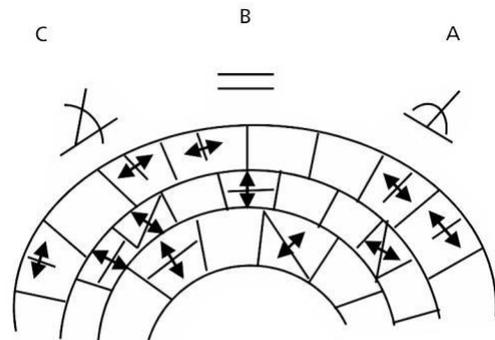


Fig. 5.10. Divisiones celulares en el MAC

- A: división anticlinal
- B: división periclinal
- C: división oblicua

Modificado de Valla

Las **células iniciales** permanecen meristemáticas y se dividen espaciadamente, mientras que, las **células derivadas** se dividen activamente produciendo células que se diferenciarán en los distintos tejidos. El conjunto de células iniciales y las primeras derivadas reciben el nombre de **promeristema**. A su vez, las células derivadas se diferencian progresivamente en los tres meristemas primarios derivados: **protodermis**, **meristema fundamental** y **procámbium**, los que formarán el cuerpo primario del tallo con los sistemas de tejidos: dérmico, fundamental y vascular respectivamente.

En el tallo, el crecimiento en longitud denominado crecimiento primario, está determinado por el alargamiento y ensanchamiento del eje unos pocos milímetros debajo del meristema apical y por el alargamiento que ocurre principalmente en los entrenudos.

En las monocotiledóneas en particular, el grado de alargamiento de los entrenudos se debe a la región meristemática localizada en la base del entrenudo y que se denomina **meristema intercalar**. Este meristema es de primordial importancia para establecer la morfología característica de la especie. La actividad meristemática que causa el alargamiento del entrenudo puede ser uniforme a lo largo del mismo, puede ocurrir de manera progresiva desde la base en forma acrópeta o estar muy restringida a la base del entrenudo.

ESTRUCTURA DE TALLO PRIMARIO

En un corte transversal de **tallo primario** podemos reconocer las siguientes regiones:

SISTEMA DÉRMICO

Epidermis

La epidermis se origina a partir de la protodermis. Generalmente es uniestratificada y está formada por células epidérmicas propiamente dichas, estomas y diferentes tricomas (Fig.5.11).

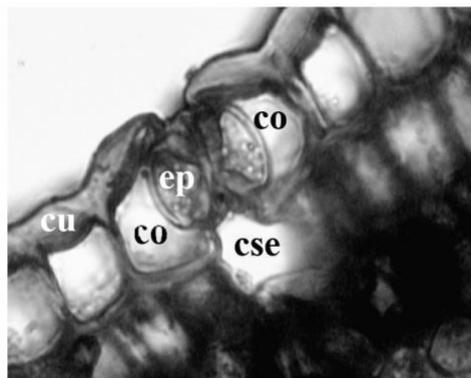


Fig. 5.11. Detalle de la epidermis uniestratificada del tallo de *Acmella decumbens*.

Referencias: cu, cutícula; co, células oclusivas; cse, cámara subestomática; ep, engrosamiento de la pared primaria de las células oclusivas

SISTEMA FUNDAMENTAL

En los **tallos de las dicotiledóneas** se puede distinguir dos zonas: corteza y médula.

Corteza

Es la región situada entre la epidermis y el cilindro vascular. En el caso más sencillo está constituida en su totalidad por parénquima con células de paredes primarias. En muchos tallos, este parénquima puede tener función fotosintética (**clorénquima**), además de la de almacenamiento temporal de almidón y otros metabolitos. Frecuentemente, las dicotiledóneas pueden presentar **colénquima** subepidérmico (Fig. 5.12A) y cordones de fibras del esclerénquima (Fig. 5.12B).

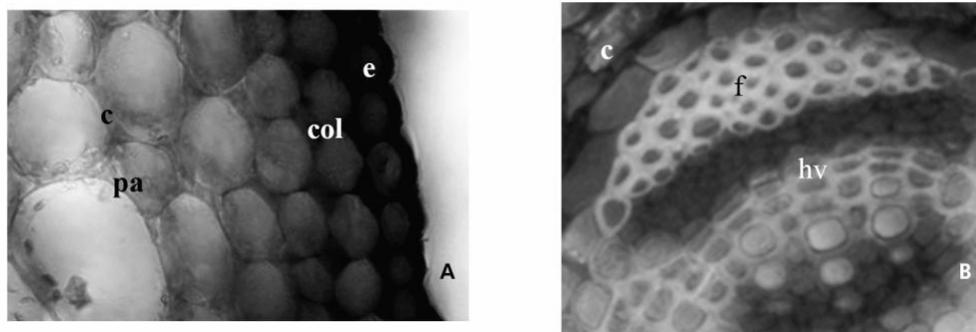


Fig. 5.12. Tejidos de sostén

A: Colénquima subepidérmico en *Verbesina encelooides*.

B: Fibras de esclerénquima asociadas al haz vascular en *Gomphrena pulchella*.

Referencias: e, epidermis; col, colénquima; hv, haz vascular; f, fibras de esclerénquima; c, corteza; pa, parénquima

Médula

Es la porción central del tallo delimitada por el sistema vascular. Está compuesta por células parenquimáticas que a veces, tiene función de almacenamiento. En muchas especies de dicotiledóneas, la parte central de la médula se destruye durante el crecimiento, resultando un tallo hueco. Esta destrucción sólo ocurre en los entrenudos, mientras que en los nudos se mantiene intacta.

Los **tallos de las monocotiledóneas** no presentan diferenciadas las zonas de corteza y médula. En ellas, el sistema fundamental está representado por parénquima y esclerénquima. El parénquima se presenta como un tejido de relleno en toda la sección del tallo y cuando se ubica por debajo de la epidermis contiene cloroplastos y se lo denomina clorénquima. Como tejido de sostén se encuentra sólo esclerénquima.

SISTEMA VASCULAR

Los tejidos vasculares primarios se forman a partir del procámbium. Son xilema y floema asociados entre sí, formando haces de conducción o haces vasculares variables en tamaño y grado de separación.

Tanto el xilema como el floema **constan de dos partes** que se forman una después de la otra: **protoxilema y metaxilema, protofloema y metafloema**.

Los haces vasculares se clasifican de la siguiente manera:

- **Haces colaterales abiertos** presentan cámbium entre xilema y floema. Común entre las dicotiledóneas (Fig 5.13A).
- **Haces colaterales cerrados** son típicos de monocotiledóneas y se caracterizan por no poseer cambium fascicular (Fig. 5.13.B)
- **Haces bicolaterales** presentan floema a ambos lados del xilema y el cámbium fascicular se encuentra entre el xilema y el floema externo (Fig. 5.13C).
- **Haces concéntricos anficribales:** el floema rodea al xilema (Fig. 5.13D)
- **Haces concéntricos anvasales:** el xilema rodea al floema (Fig. 5.13E).

Tipos de estela

El sistema formado por los tejidos vasculares en el eje de la planta (tallo y raíz) se denomina **estela**. Este concepto permite estudiar las relaciones en la estructura del vástago de los dos grupos de angiospermas (dicotiledóneas y monocotiledóneas).

Los tipos básicos de estelas, en relación a la distribución relativa del sistema vascular y el sistema fundamental de los ejes en estado primario de crecimiento son: **protostela, sifonostela, eustela y atactostela**.

- **Protostela:** el tejido vascular forma una columna sólida en la cual el floema puede rodear al xilema o pueden entremezclarse los tejidos en forma de cordones o placas, tal como ocurre en la raíz primaria (Fig. 5.14 A)
- **Sifonostela:** los tejidos vasculares forman una columna con la parte central ocupada por la medula. (Fig. 5.14 B).
- **Eustela:** formada por haces de conducción que presentan cambium y se encuentran organizados alrededor de la médula. Es la estela típica de las dicotiledóneas (Fig. 5.14 C y 5.15A),
- **Atactostela:** consta de un gran número de haces de conducción repartidos irregularmente en varios ciclos con haces más pequeños en la periferia del tallo y de mayor tamaño a medida que se ubican en el centro del tallo. No se distinguen los límites entre corteza y médula. Es la estela típica de las monocotiledóneas (Fig. 5.14 D y 5.15B).

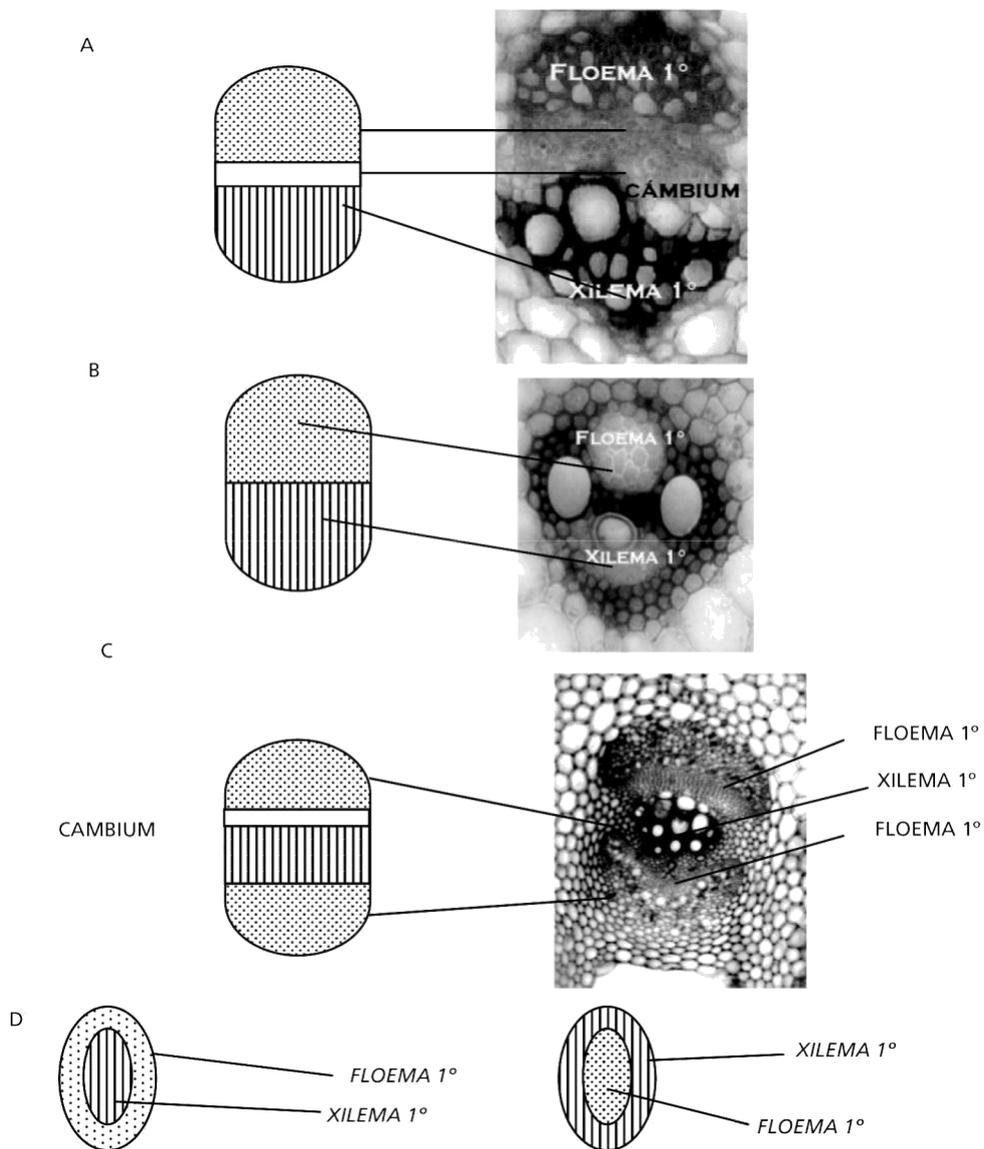


Fig. 5.13. Clasificación de hacillos vasculares

A: Hacillo colateral abierto en *Bidens* sp.

B: Hacillo colateral cerrado en *Panicum* sp.

C: Hacillo biclateral en *Cucurbita* sp.

D: Hacillo concéntrico perilemático

E: Hacillo concéntrico perifloemático

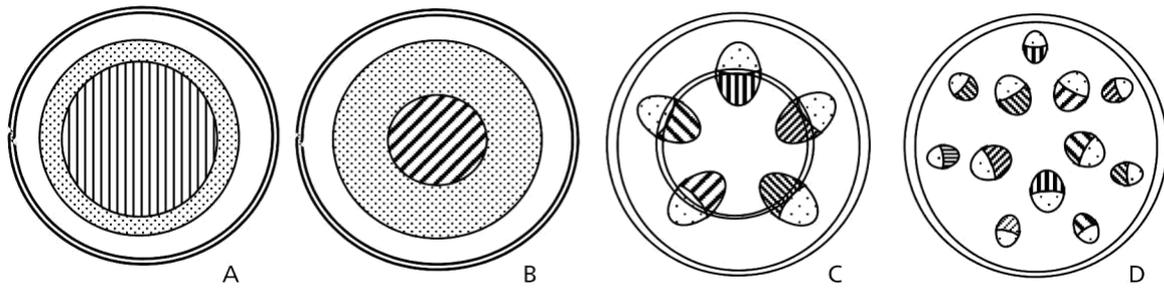


Fig. 5.14. Diagrama de los distintos tipos de estela de los tallos con estructura primaria.

- A: Protostela
- B: Sifonostela
- C: Eustela
- D: Atacostela

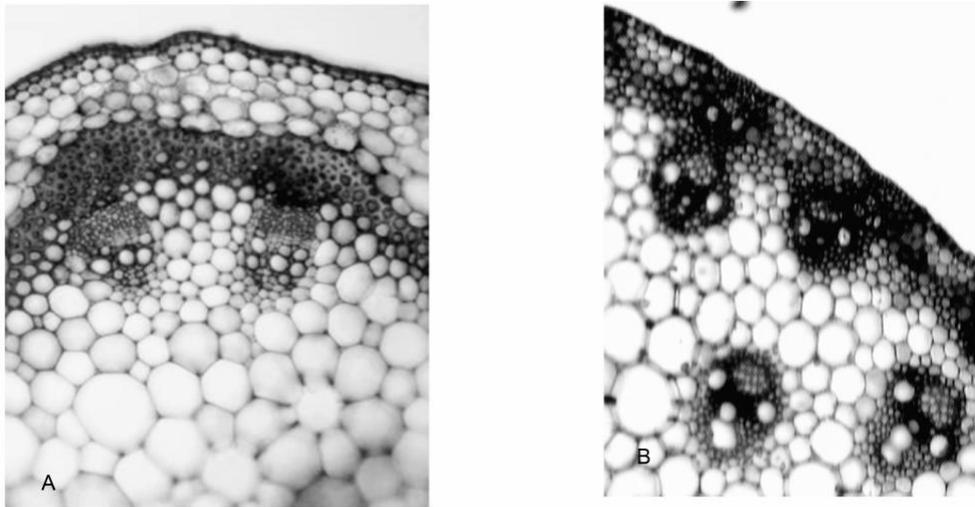


Fig. 5.15. Tipos de estelas.

- A: Eustela en *Grindelia cabrerae* Ariza "grindelia"
- B: Atactostela en *Panicum maximun* cv. gatton.

Crecimiento secundario

El crecimiento secundario ocurre en las dicotiledóneas y consiste en la formación de xilema y floema secundarios originados a partir del **cámbium** y peridermis, del **felógeno**. El crecimiento secundario implica el aumento en el grosor del tallo por la adición de nuevos tejidos, xilema secundario, floema secundario y según la especie, también peridermis. En la médula y la corteza del tallo ocurren divisiones periclinales y aumento del tamaño celular que acompañan el crecimiento del diámetro del órgano.

Cámbium

Una vez terminado el crecimiento primario de la planta, parte del procámbium que permanece en estado meristemático en los haces conductores se convierte en

cámbium. Éste se denomina **cámbium fascicular** porque se encuentra dentro de los haces vasculares primarios, entre xilema y floema. Los arcos del cámbium fascicular son luego conectados por el **cámbium interfascicular** que se forma a partir de la división de las células del parénquima interfascicular (Fig. 5.16).

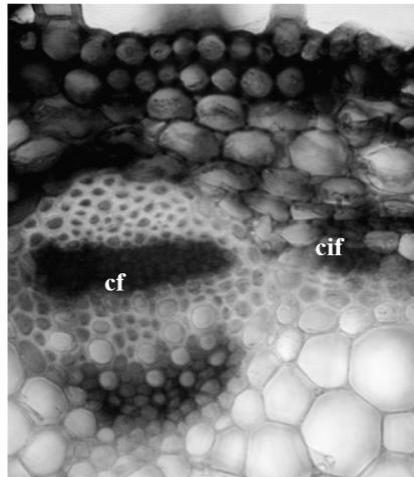


Fig 5.16. Hacesillo colateral abierto en *Gomphrena pulchella*.
Referencias: cf, cámbium fascicular; cif, cámbium interfascicular

Estructura del cámbium

Contiene dos tipos de células: **iniciales fusiformes** e **iniciales radiales** (Fig. 5.17):

Células Iniciales fusiformes: son alargadas, aplanadas tangencialmente, prismáticas en su parte media y en forma de cuña en los extremos. Originan todas las células del **sistema vertical** del xilema y floema. En el xilema originan miembros de vasos, traqueidas, fibras y parénquima xilemático. En el floema forman los miembros de tubos cribosos, células cribosas, fibras y parénquima floemático (Fig. 5.17A).

Células Iniciales radiales: son cortas, casi isodiamétricas y relativamente pequeñas. Originan las células parenquimáticas de los radios, que componen el **sistema horizontal** del xilema y floema (Fig. 5.17B).

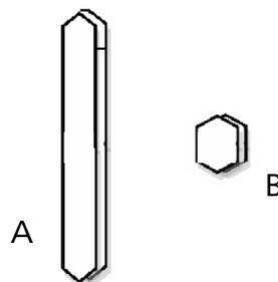


Fig. 5.17. Células iniciales del cámbium
A: Inicial Fusiforme
B: Inicial Radial

Las células iniciales del cámbium (Fig. 5.18A) sufren dos tipos de divisiones: las **periclinales** a lo largo del plano tangencial para formar células derivadas (Fig. .18B) que hacia adentro se diferenciarán en células del xilema y hacia fuera lo harán en células del floema y las **divisiones anticlinales** a lo largo de los planos radiales, y para aumentar la cantidad de células, como el xilema va creciendo en espesor, el cámbium debe aumentar de circunferencia (Fig. 5.18C-E y 5.19).

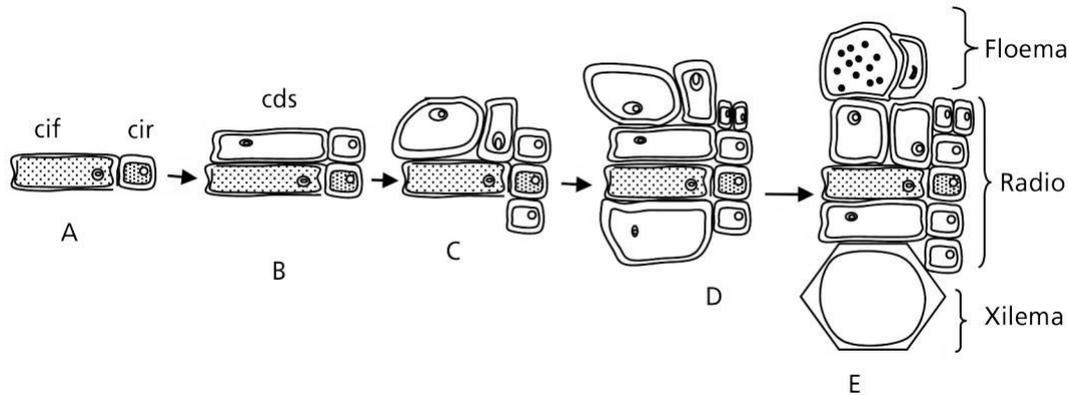


Fig. 5.18: Divisiones de las células iniciales fusiformes e iniciales radiales del cámbium en vista transversal

- A: Célula inicial fusiforme (cif) y célula inicial radial (cir)
- B: Primera división, cds (células derivadas)
- C: División anticlinal
- D: Divisiones periclinales y anticlinales
- E: Diferenciación en elemento de tubo criboso hacia arriba y miembro de vaso hacia abajo y formación de los radios xilemáticos y floemáticos

Modificado de Valla

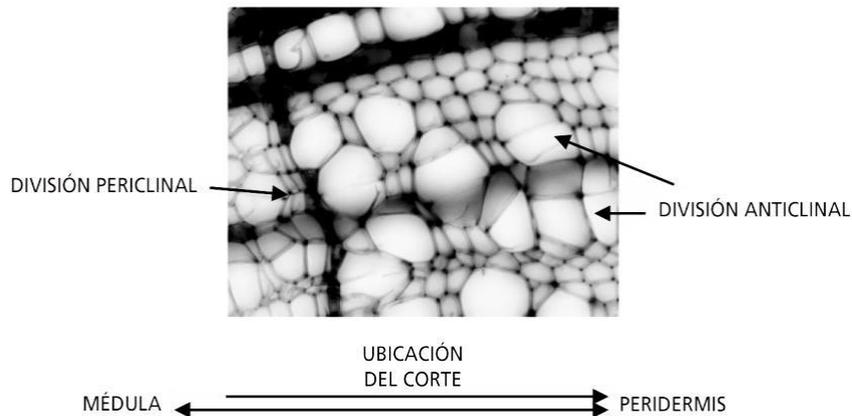


Fig. 5.19. Divisiones periclinales y anticlinales de las células del cámbium en corte transversal

La mayoría de las especies producen mucho más xilema que floema, en una proporción 3:1. Las células que se diferencian a partir de las células derivadas cambiales determinan la complejidad de la estructura del xilema y floema de cada especie. En las angiospermas

leñosas, se encuentran miembros de vaso, traqueidas, miembros de tubo cribosos, fibras y células parenquimáticas del xilema y del floema.

En la mayor parte de las especies existe una periodicidad en la división celular y es la diferenciación del cámbium lo que determina la aparición de anillos de crecimiento. Los mismos son consecuencia del reinicio del crecimiento del cámbium luego de una etapa de inactividad.

Durante el tiempo en el que el tallo leñoso crece en diámetro, las células del parénquima presentes en la médula, el xilema primario y los anillos más internos del xilema secundario mueren gradualmente. Los miembros de vaso y traqueidas de estas regiones dejan también de ser activas en el transporte de soluciones; en algunos casos se deposita taninos y varios tipos de cristales adquiriendo por lo general una coloración rojiza. La madera que ha sufrido estos cambios se denomina **duramen** y la parte funcional cercana al cámbium vascular se conoce como **albura**. La cantidad de duramen presente en la planta se incrementa con los años; algunas especies no poseen un duramen identificable como los sauces y álamos.

Felógeno

Es un meristema lateral que produce un tejido de protección que reemplaza a la epidermis cuando hay crecimiento secundario.

El felógeno es más tardío que el cámbium y se forma por desdiferenciación de células **parenquimáticas, colenquimáticas o rara vez de células epidérmicas**. En tallos leñosos, el felógeno puede originarse incluso a partir del floema secundario, más precisamente del parénquima de los radios. Las divisiones pueden iniciarse en células con cloroplastos, con almidón, con taninos e incluso con paredes primarias gruesas.

Está constituido por células meristemáticas que sufren divisiones periclinales y en ocasiones, divisiones anticlinales para aumentar la cantidad de células iniciales.

La actividad del felógeno origina **súber, corcho o felema** hacia afuera y **felodermis** hacia adentro. De esa manera se forma el tejido protector denominado **peridermis**.

Peridermis

Es el tejido de protección que reemplaza a la epidermis en tallos que tienen crecimiento secundario. También ocurre en dicotiledóneas herbáceas, en las partes más viejas de tallos y raíces.

La peridermis está conformada por el felógeno que origina súber o corcho o felema, hacia afuera y felodermis, hacia adentro de sí mismo.

El súber o felema está formado por células muertas de paredes impregnadas con suberina. Su función es la protección mecánica y el aislamiento térmico debido a que el interior de sus células contiene aire. La felodermis está formada por células parenquimáticas

El felógeno es sometido a fuerzas de tracción y compresión a medida que el tallo crece en grosor, por eso al cabo de un período, que depende de la especie, se forma una nueva capa de felógeno a partir de las células vivas de la corteza o incluso del floema y así a lo largo de la vida de la planta se van formando felógenos nuevos en capas celulares cada vez más profundas. Una vez que las paredes del nuevo súber se han impregnado de suberina que es una sustancia impermeable, las células vivas que se encuentran por fuera del súber, es decir las células de la corteza primaria, la epidermis o el floema no pueden continuar recibiendo nutrientes de la parte interior y, en consecuencia, mueren.

El conjunto de tejidos muertos que quedan por fuera del felógeno constituye el **ritidoma** (gr.: *ritis*: arruga), que confiere el aspecto característico del exterior de los troncos de los árboles.

La peridermis también puede presentarse en algunos frutos como manzanas verdes o en órganos de almacenamiento como las papas. En este último ejemplo, la cáscara se constituye la peridermis. A medida que el tiempo de almacenamiento transcurre, esta capa se va engrosando y su grado de suberización aumenta (Fig. 5.20A).

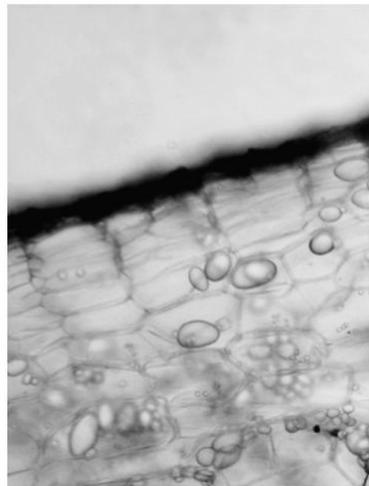


Fig. 5.20. Peridermis en *Solanum tuberosum* L. "papa"

Lenticelas

En la peridermis aparecen estructuras llamadas **lenticelas** que permiten el intercambio de gases entre los tejidos internos y el exterior. Se trata de aberturas que asemejan una lenteja de perfil, cuya cavidad está ocupada por un tejido de relleno con células que dejan muchos espacios intercelulares y que posibilitan el intercambio de gases. Las lenticelas están orientadas en sentido longitudinal o transversal.

ESTRUCTURA ANATÓMICA DE LA HOJA

EPIDERMIS

La epidermis, **unistrata** o **pluristrata**, se caracteriza por la disposición compacta de sus **células fundamentales** o **epidérmicas propiamente dichas** cubiertas por una cutícula, y por la presencia de **estomas**. Entre otros tipos de células especializadas pueden encontrarse distintas clases de **tricomas**, **células silíceas**, **suberosas** y **buliformes**. Por su posición, se diferencia una **epidermis superior**, **adaxial** o **epifilo** y una **inferior**, **abaxial** o **hipofilo**. Los estomas generalmente están presentes en ambas epidermis, en cuyo caso las hojas son **anfiestomáticas**. Lo más frecuente es que sean más numerosos en el hipofilo, sin embargo las gramíneas se caracterizan por presentar mayor densidad estomática en la epidermis adaxial. También pueden los estomas encontrarse sólo en la epidermis adaxial o en la abaxial. En el primer caso la hoja es **epiestomática**, y en el segundo, **hipoestomática**.

Los estomas, además, se ubican al mismo nivel, sobreelevados o bajo nivel respecto de las demás células epidérmicas, o reunidos en criptas estomáticas, dependiendo de las condiciones ambientales.

La superficie de la hoja es una interfase importante de interacción planta - medio ambiente. La supervivencia de las plantas en ambientes desfavorables puede depender de las características de la superficie foliar. Ceras cuticulares y epicuticulares reducen las pérdidas de agua por transpiración, al presentarse como una barrera hidrofóbica. Al mismo tiempo actúan como puntos de reflexión de la luz incidente, disminuyendo el calor absorbido por la hoja. Los tricomas actúan de forma similar, además de ofrecer una protección contra los patógenos. Finalmente puede afirmarse que la intensidad lumínica, el fotoperíodo, la temperatura y el déficit hídrico influyen sobre la cantidad y composición de ceras epicuticulares como también sobre la densidad de tricomas y estomas.

MESOFILO

Los cambios anatómicos más importantes registrados en las plantas superiores en el curso de la evolución, están referidos a la estructura de la hoja. El mesofilo está representado en su mayor parte por el clorénquima como tejido parenquimático especializado en la fotosíntesis, situado entre ambas epidermis. Sus células poseen cloroplastos y delimitan un sistema de espacios intercelulares que están conectados con la atmósfera exterior a través de los estomas. Los espacios intercelulares facilitan el rápido intercambio de gases (O_2 , CO_2 y vapor de agua), factor muy importante en la eficiencia fotosintética.

El mesofilo puede ser relativamente homogéneo o diferenciarse en parénquima en empalizada y esponjoso.

Las células del parénquima en empalizada son columnares, con su eje mayor orientado perpendicularmente a la epidermis, y con numerosos cloroplastos.

El parénquima esponjoso consiste en células de diferentes formas, frecuentemente irregulares, orientadas paralelamente a la epidermis, que se contactan entre sí por sus extremos, presentando el aspecto de una red y delimitando grandes espacios intercelulares. El número de cloroplastos es menor.

Aunque el parénquima en empalizada parece más compacto, la mayor parte de las paredes anticlinales de sus células están expuestas a espacios intercelulares, y el contacto entre ellas es puntual; por lo tanto, la superficie libre en contacto con el aire intercelular es 2 a 4 veces mayor que en el parénquima esponjoso. En éste, si bien los espacios son muy grandes, también lo es la superficie de unión entre sus células, resultando en una menor superficie libre.

Cumpliendo con la función de sostén, en las dicotiledóneas puede encontrarse colénquima a lo largo de los nervios mayores, y esclerénquima, en forma de casquetes de fibras o alrededor de los haces de conducción formando las denominadas vainas del haz. Extensiones de la vaina hacia una o ambas epidermis pueden estar formadas por fibras trabando los haces vasculares, y distribuidas en el mesofilo, es factible encontrar esclereidas.

Las hojas de monocotiledóneas tienen típicamente esclerénquima como tejido de sostén, relacionado o no con los haces vasculares. En algunas especies constituyen una importante fuente comercial de fibras textiles, como por ejemplo en el formio (*Phormium tenax*), en el cáñamo (*Cannabis sativa*) y en el hilo sisal (*Agave sisalana*). Hojas con esclerénquima muy desarrollado se observan en plantas de áreas xerofíticas. La presencia de fibras y esclereidas convierten además a las hojas, en impalatables para los herbívoros.

SISTEMA VASCULAR

El sistema vascular de la hoja es continuación del sistema vascular del tallo. Según el grupo de plantas, los haces en el tallo de angiospermas pueden ser colaterales o bicolaterales. Como los haces en las hojas son continuación de ellos, en el primer caso, el xilema se dispone hacia la cara adaxial y el floema hacia la cara abaxial. Con menor frecuencia pueden encontrarse haces concéntricos. Los haces más grandes tienen crecimiento primario y sólo en algunas hojas de dicotiledóneas la nervadura principal presenta crecimiento secundario, siendo traqueidas y miembros de vasos sus elementos conductores. Los haces pequeños son siempre primarios, y a nivel de las terminaciones tienen traqueidas en el xilema y sólo células parenquimáticas en el floema.

En dicotiledóneas, los tejidos vasculares rara vez están expuestos a los espacios intercelulares del mesofilo, sino que están rodeados por una o más capas de parénquima dispuestas en forma compacta y con escasos o ningún cloroplasto, constituyendo la denominada vaina del haz. Esta vaina se extiende a lo largo de toda la vena principal y asegura que las sustancias que entran y salen del sistema vascular pasen a través de ella.

De este modo se comporta de manera similar a la endodermis en raíz. En algunos taxones, tanto la vaina como las extensiones pueden estar formadas por células esclerenquimáticas.

En las poáceas o gramíneas (monocotiledóneas), las variaciones en la presencia o ausencia de vainas y sus características son significativas taxonómicamente e indicadoras del tipo de fotosíntesis. En la subfamilia pooideas (=festucoideas) hay dos vainas, una interna, la vaina mestomática de paredes engrosadas, y una externa, la vaina parenquimática, con células de mayor tamaño, paredes delgadas, sin cloroplastos o con cloroplastos de igual tamaño que los correspondientes al clorénquima del mesofilo. En las panicoideas, se presenta una única vaina parenquimática formada por células que contienen cloroplastos grandes especializados en la formación de almidón durante la fotosíntesis, pudiendo interponerse entre ésta y los elementos conductores otra vaina interna. La característica de este último grupo es que la única vaina parenquimática, o la externa, posee cloroplastos conspicuos, estando esto en relación con un tipo especial de asimilación del dióxido de carbono durante la fotosíntesis.

ESTRUCTURA DEL MESOFILO EN RELACIÓN CON EL HÁBITAT

De acuerdo a las características del parénquima en el mesofilo y a la presencia y tipo de vainas del haz, distinguimos cuatro tipos básicos de estructura foliar, las que a su vez están relacionadas con el hábitat en el que se desarrolla la planta:

Dorsiventral o bifacial: el parénquima en empalizada se ubica en la cara adaxial y el esponjoso se dispone hacia la cara abaxial. Es característico de plantas de **hábitat mesofítico** (ambientes en los cuales la disponibilidad de agua es óptima y las temperaturas y los niveles de irradiación son moderados). Se encuentra en la mayoría de las plantas silvestres y cultivadas como por ejemplo los perales (*Pyrus* spp.), cítricos (*Citrus* spp.), tréboles verdaderos (*Trifolium* spp.) (Fig. 5.21A).

El grosor del mesofilo puede verse modificado en mayor o menor medida en función de los factores que influyen en el ambiente. Hojas expuestas a mayor intensidad lumínica (hojas de sol) son generalmente más gruesas que las hojas de sombra, compensando estas últimas con una mayor relación área/volumen.

Isobilateral: el parénquima en empalizada se dispone hacia ambas caras de la hoja (Fig. 5.21B). Se halla en plantas de **hábitat xerofítico** y generalmente sus nomofilos permanecen péndulos o erectos, con orientación este-oeste. Ej.: eucaliptos (*Eucalyptus* spp.), sombra de toro (*Jodina rhombifolia*). La exposición a vientos persistentes, altas intensidades lumínicas, temperaturas extremas como también altas concentraciones de salinidad en el suelo, son factores que determinan condiciones xerofíticas.

Homogéneo o unifacial: no se encuentra diferenciado en parénquima en empalizada y en esponjoso, sino que el clorénquima consiste de células más o menos isodiamétricas, con pocos orgánulos. Se ha encontrado este tipo de estructura en lechuga

(*Lactuca sativa*), y en las familias crasuláceas, cactáceas y bromeliáceas relacionadas a hábitats muy xerofíticos (Fig. 5.21C).

Kranz: esta estructura se caracteriza por la presencia de una o dos vainas rodeando a los haces vasculares. Siempre la única vaina o la vaina externa contiene grandes cloroplastos, de mayor tamaño que los del mesofilo y de color verde intenso; pueden ocupar todo el volumen celular o estar desplazados hacia las paredes tangenciales externa o interna de las células que forman la vaina. Además, la separación entre los haces vasculares menores, no es mayor que el de dos a tres células. Asimismo, las células del clorénquima pueden o no estar dispuestas radialmente, rodeando a las vainas en forma de halo o corona. La denominación “kranz”, en la actualidad, sólo hace referencia a la vaina que posee los cloroplastos gigantes, y a la luz de las últimas investigaciones se prefiere recurrir al término síndrome Kranz, para designar al conjunto de caracteres estructurales, fisiológicos y bioquímicos relacionados. Este tipo de mesofilo corresponde a plantas de hábitat tropical y subtropical, encontrándose representantes tanto en las monocotiledóneas, como por ejemplo maíz (Fig. 5.22A), sorgo de Alepo y pasto bermuda (*Cynodon dactylon*), como en las dicotiledóneas. Ejemplos de este último grupo son la portulaca (*Portulaca oleracea*) y la quinoa (*Chenopodium album*). Especies de ambientes salinos como las del género *Atriplex* y *Salsola* presentan esta estructura.

ESTRUCTURA DEL MESOFILO EN RELACIÓN CON LOS MECANISMOS FOTOSINTÉTICOS

El dióxido de carbono presente en el aire llega al mesofilo por difusión a través de los estomas, y puede ser asimilado en el proceso de fotosíntesis según tres vías diferentes. De acuerdo a ello, las plantas se agrupan en tres categorías: **C₃**, **C₄** y **CAM**, existiendo una correlación entre la vía fotosintética, estructura anatómica y características ecológicas en las cuales se presentan.

PLANTAS C₃

El ciclo fotosintético más común es la vía **C₃** o de **Calvin-Benson**, caracterizado porque el primer producto de la fotosíntesis es un compuesto de 3 carbonos, el ácido 3-fosfoglicérico (P.G.A.). Este ciclo se lleva a cabo en el estroma de los cloroplastos de las células del mesofilo y se completa en las mismas células, acumulándose almidón durante el día. Las células de la vaina, si está presente, tienen pocos orgánulos. Las plantas que siguen esta vía fotosintética son las llamadas plantas C₃ y generalmente en las dicotiledóneas están relacionadas con una estructura isobilateral o dorsiventral (Fig. 5.21A y B). Las gramíneas C₃ se caracterizan por poseer el clorénquima distribuido en forma irregular, la presencia de dos vainas rodeando al haz vascular y una distancia entre los haces vasculares adyacentes mayor a cuatro células (referida también como estructura **No Kranz**, **pooidea** o **festucoidea**) (Fig. 5.22B). La vaina interna, de paredes engrosadas, es la vaina mestomática, y la externa es la vaina parenquimática, con células de paredes delgadas, sin cloroplastos o con cloroplastos de igual tamaño que los correspondientes

al clorénquima del mesofilo. Son ejemplos de plantas con esta estructura los cereales de invierno, trigo, avena, cebada, centeno. Las plantas C₃ se caracterizan por presentar **fotorrespiración**, proceso que ocurre cuando el sustrato que asimila el CO₂ puede unirse también con el O₂ presente en el mesofilo, con lo cual la fotosíntesis neta se ve disminuida.

PLANTAS C₄

Las especies denominadas C₄, involucran un proceso bioquímico que, con la concurrencia de algunas modificaciones anatómicas, asociadas a cambios ultraestructurales, concentran CO₂ en la vaina "Kranz". En el ciclo **C₄** o de **Hatch y Slack**, existe una separación espacial en el proceso fotosintético. En los estados iniciales de fijación del dióxido de carbono, se producen en el mesofilo ácidos de 4 carbonos (ácido aspártico o málico). Posteriormente, dichos compuestos difunden por los plasmodesmos a la vaina "Kranz", donde el dióxido de carbono es liberado y nuevamente fijado en el ciclo de Calvin. El almidón se acumula en la vaina (Fig. 5.22A). Este ciclo se ha encontrado tanto en plantas de ambientes tropicales, subtropicales como en plantas de ambientes salinos. Se pueden citar entre las dicotiledóneas, representantes de las familias asteráceas, euforbiáceas, quenopodiáceas, amarantáceas, y entre las monocotiledóneas, en ciperáceas y aproximadamente en el 50% de las poáceas. Se ha comprobado que las plantas C₄ se ven favorecidas en condiciones de altas temperaturas medias (20-35°C), elevados niveles de irradiación, y períodos intermitentes de disponibilidad de agua. En contraposición, las C₃ son más exitosas y predominan en ambientes más húmedos, sombríos y más fríos (8-15°C), donde las primeras no pueden competir. Esto se debe a un descenso brusco de los niveles de fotorrespiración en las plantas C₃, cuando las temperaturas oscilan entre los valores anteriormente mencionados.

La eficiencia en el uso del agua, es de aproximadamente un 50% mayor en las plantas C₄, ya que producen un gramo de biomasa cada 250-350 gramos de agua transpirada, mientras que las C₃ producen un gramo de biomasa por cada 650-800 gramos de agua transpirada. La alta eficiencia en el uso del agua coloca a las C₄ en ventaja competitiva en situaciones donde la sequía puede ser un factor intermitente.

PLANTAS CAM

El proceso fotosintético **CAM** (mecanismo ácido de las crasuláceas), es bioquímicamente similar al de las plantas C₄, pero con una diferencia temporal en la asimilación del CO₂. Dicho gas ingresa al mesofilo durante la noche, debido a que estas especies mantienen sus estomas cerrados en el transcurso del día para evitar la pérdida de agua. Se forma un compuesto de cuatro carbonos, el ácido málico, que se acumula en la vacuola de la célula fotosintética. Posteriormente se descompone durante el período luminoso, dando una molécula de dióxido de carbono que entra en el ciclo de Calvin. Se encuentra en plantas carnosas propias de zonas desérticas, como crasuláceas,

cactáceas y bromeliáceas. Ejemplos de importancia agronómica son el agave o pita (*Agave sisalana*) y la piña (*Ananas comosus*). El mesofilo está formado por parénquima homogéneo o unifacial y las células de la vaina son similares, con pocos orgánulos (Fig. 5.21C).

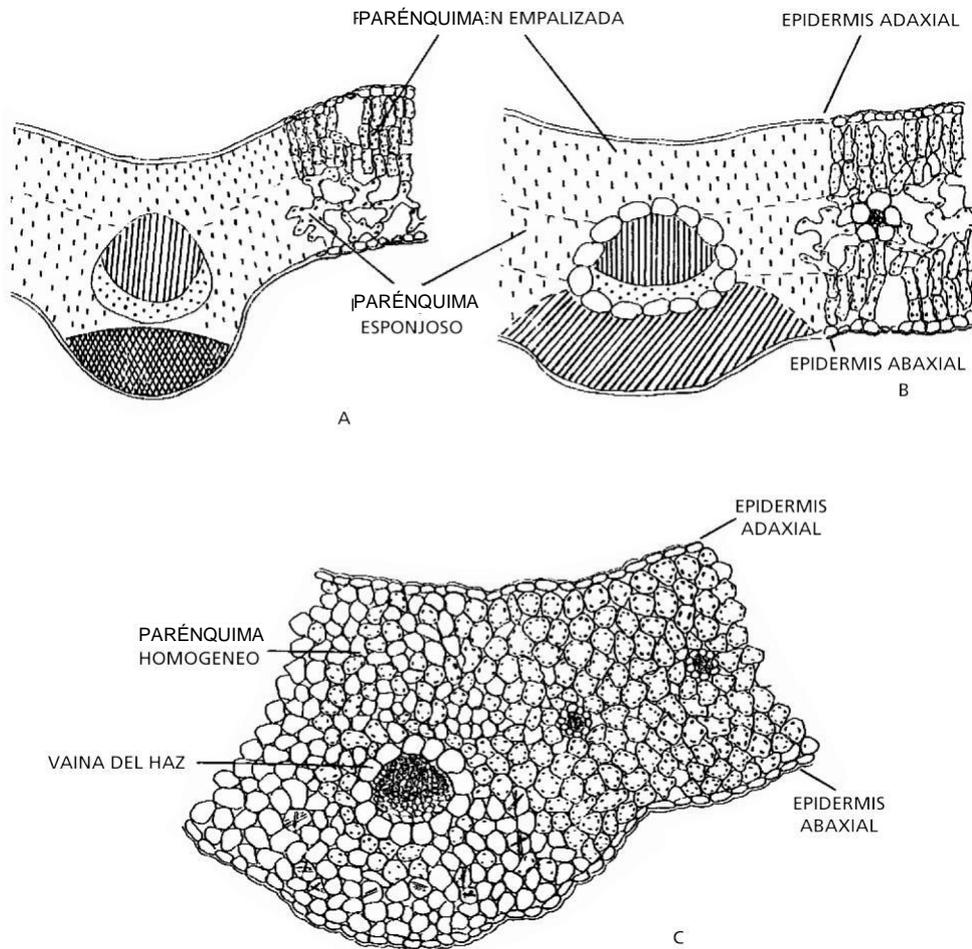


Fig. 5.21. Estructura del mesofilo

A: Estructura dorsiventral en *Medicago sativa* L. "alfalfa"

B: Estructura isobilateral en *Lupinus angustifolius* L. "lupino"

C: Estructura homogénea en *Mesembryanthemum* sp.

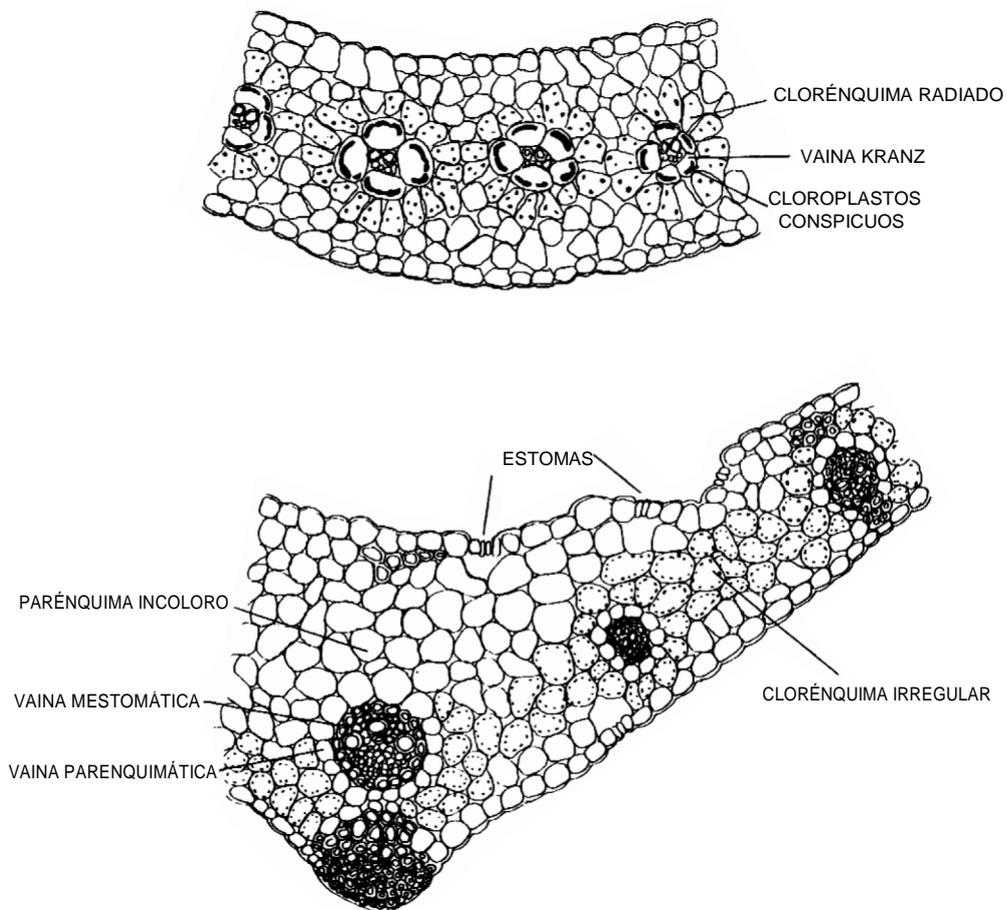


Fig. 5.22. Estructura del mesofilo en gramíneas

A: Estructura Kranz (panicoidea) en *Zea mays* L. "maíz"

B: Estructura no Kranz (pooidea = festucoidea)
en *Bromus catharticus* Vahl. "cebadilla criolla".

(Adaptado de Nicora, 1987)

RELACIÓN ENTRE LA ESTRUCTURA DE LA PLANTA Y LA ABSORCIÓN Y MOVIMIENTO DE AGUA Y MINERALES EN LA PLANTA

El agua y los minerales son absorbidos por las raíces jóvenes; una parte se introduce por los **pelos absorbentes**, y la restante lo hace atravesando las delgadas paredes de las células epidérmicas cercanas al ápice.

El área de contacto del sistema radical con el suelo es enorme. Las numerosas raicillas están constantemente alargándose y explorando nuevas áreas, y los pelos absorbentes, se están formando continuamente cerca del ápice de la raíz. Estos pelos absorbentes

jóvenes, de paredes delgadas, se aplanan y rodean las partículas de suelo, y así entran en contacto muy íntimo con la película de agua que rodea a las mismas. Para que la molécula de agua presente en el suelo alcance la vacuola de la célula, debe atravesar la pared del pelo absorbente, el plasmalema y una delgada capa de citoplasma (Fig. 5.23A).

El recorrido del agua desde el pelo absorbente hasta el xilema de la raíz, tejido especializado en la conducción, es a través de varias capas de células corticales de paredes delgadas, de la endodermis, y de una o más estratos de células del periciclo (Fig. 5.23A).

La **endodermis** es la capa de células más interna de la corteza. En la región absorbente, sus células presentan una banda de suberina alrededor de ellas, tanto en las paredes radiales como en las transversales denominada **banda de Caspary** (Fig. 5.24A). Esta banda no es un simple espesamiento de la pared primaria, sino parte constituyente de la misma, ya que el depósito de suberina se hace continuo a través de la laminilla media. El plasmalema, a este nivel, es más grueso, liso, y se adhiere fuertemente a la región de la banda, a tal punto que en células plasmolizadas, la membrana se contrae separándose de la pared en toda su extensión excepto en dicha región (Fig. 5.24B).

La presencia de la banda de Caspary y su fuerte adhesión al plasmalema, es de suma importancia en el traslado de la solución del suelo a través de la corteza y hacia el cilindro central. El transporte de agua y sales minerales por la corteza puede realizarse tanto por **vía apoplástica** (a través de las paredes celulares y espacios intercelulares) como por **vía simplástica** (a través de la membrana celular y citoplasma) (Fig. 5.23). Si el agua y solutos atraviesan la corteza por **vía apoplástica**, al llegar a la endodermis, la situación cambia, ya que esta vía es bloqueada por la presencia de la banda de Caspary, que por sus características de impermeabilidad, detiene el transporte de la solución y fuerza al soluto a pasar por los protoplastos de las células endodérmicas (**vía simplástica**). El agua penetra al interior de la célula por simple difusión, mientras que los solutos requieren de un transporte activo, con gasto de energía, porque se realiza en contra de un gradiente de concentración. En este momento es cuando el agua y los minerales absorbidos se independizan. De este modo, el ingreso de solutos al xilema está sujeto al control del plasmalema que actúa como barrera selectiva de las sustancias que ingresan al cilindro central. Allí se retoma la vía apoplástica hasta penetrar en los elementos traqueales.

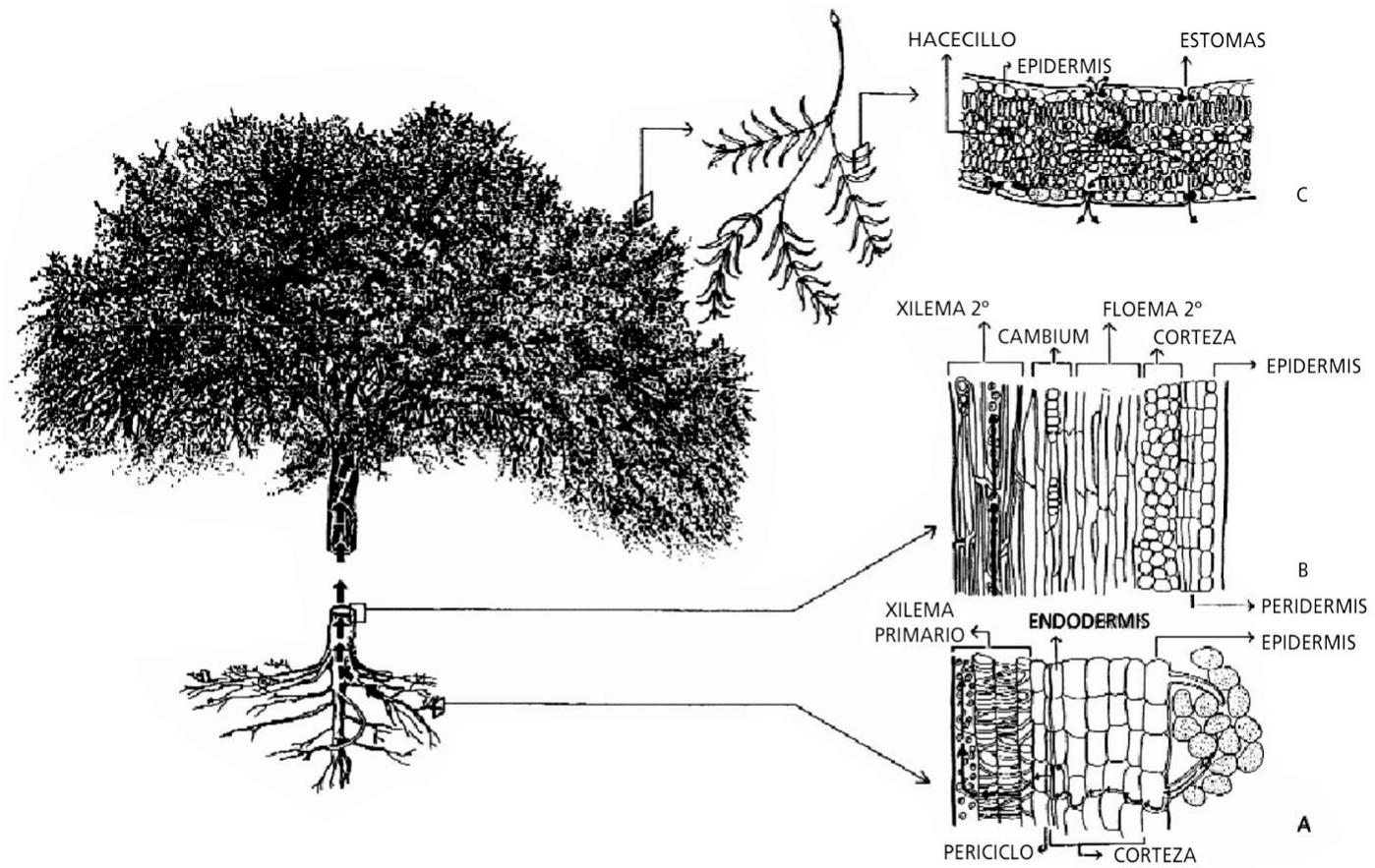


Fig. 5.23. Movimiento de agua en la planta

A: Absorción y conducción de agua en la raíz

B: Conducción de agua en el tallo

C: Movimiento y pérdida de agua a nivel de las hojas

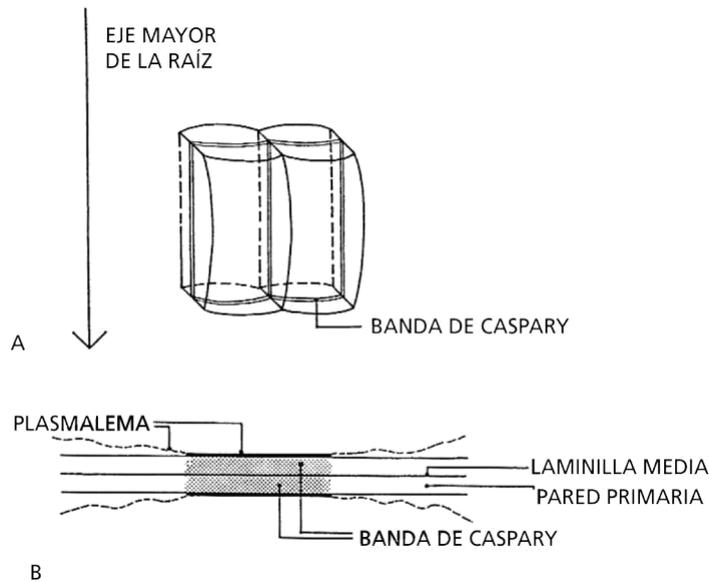


Fig. 5.24. Endodermis

- A: Células endodérmicas en las que se observa la banda de Caspary
- B: Adhesión del plasmalema a la banda de Caspary

Los iones que llegan a los elementos conductores del xilema, se suma a las finas columnas de agua que sin interrupción ascienden desde las raíces hasta las nervaduras foliares, circulando por el tallo (Fig. 5.23B). La velocidad del movimiento del agua y de los solutos en el xilema depende en gran medida de la velocidad de la transpiración.

La permanente pérdida de agua a nivel de las hojas por **transpiración**, ocasiona en las células del mesofilo, un déficit de agua que se compensa constantemente con el ascenso de la columna en los vasos de conducción como si fuera succionada hacia arriba (**tensión** o **bombeo**) (Fig. 5.23C). Este proceso, en los árboles, debe vencer considerables alturas, por lo que podría esperarse que estas columnas se rompieran. Sin embargo, esto no sucede, debido a las fuerzas de cohesión entre las moléculas de agua, y de adhesión a las paredes de los elementos traqueales. A su vez, contribuye a este proceso, aunque con poco aporte, la **presión radicular** (impulsión desde la raíz) dada por la diferencia de concentración de solutos entre una célula epidérmica y su vecina subepidérmica, y de ésta con respecto a otra más profunda, generando una corriente de célula a célula hasta llegar al cilindro central.

ELIMINACIÓN DE AGUA

Transpiración es el proceso por el cual la planta pierde agua en forma de vapor. Este proceso se produce cuando la presión de vapor de agua en el tejido es mayor que la presión de vapor en la atmósfera que lo rodea.

Las partes aéreas del vegetal ceden vapor de agua a la atmósfera a través de los **estomas** y de la **cutícula** de las células epidérmicas. La cutina que impermeabiliza la epidermis, no evita totalmente la pérdida de agua, pero la restringe a valores bajos. Esta

transpiración cuticular sólo representa el 5-10 % de la transpiración total, mientras que el 90% restante corresponde a la **transpiración estomática**. Una fracción pequeña, en órganos que presentan peridermis, corresponde a la **transpiración lenticelar**.

El calor disipado por la evaporación contrarresta el efecto del excesivo calentamiento que provoca la radiación solar incidente. La transpiración puede ser modificada por una gran cantidad de factores que pueden ser ambientales, anatómicos o fisiológicos.

- **Factores ambientales:** temperatura y humedad atmosférica, disponibilidad de agua en el suelo, velocidad del viento, etc.
- **Factores anatómicos y fisiológicos:** número y disposición de estomas, grado de apertura de los mismos, grosor de la cutícula, presencia de tricomas, filotaxis, ritmo de absorción de agua, actividad metabólica, entre otros.

Una de las principales formas de conservar el agua en una planta es mediante el cierre de los estomas, pero este cierre impide al mismo tiempo la entrada de dióxido de carbono. Así, en las plantas que viven en climas muy secos, la fotosíntesis a menudo se reduce a niveles bajos debido a la necesidad de retener agua, y como consecuencia, crecen muy lentamente.

En condiciones de alta humedad relativa ambiente y presión radicular es común que las plantas exuden agua líquida a través de estructuras especializadas denominadas **hidatodos**, ubicados en los márgenes o puntas de las hojas en relación directa con el xilema. El agua atraviesa un mesofilo más o menos modificado, el **epitema**, y sale por los **estomas acuíferos**, caracterizados por presentar células oclusivas grandes, sin engrosamientos alrededor del poro u ostíolo y con escasa o nula capacidad de efectuar los movimientos de apertura y cierre. A este proceso se lo denomina **gutación**.

CLASIFICACIÓN DE LAS PLANTAS DE ACUERDO A LA DISPONIBILIDAD DE AGUA

Los órganos vegetativos de las plantas a menudo se hallan modificados en su estructura externa y/o interna y en su fisiología, adaptándose a su modo de vida y a su ambiente.

Los factores ecológicos más importantes a los que deben adaptarse los cormófitos son el aprovisionamiento de agua, la temperatura, la radiación, y el abastecimiento de sales minerales.

Las posibilidades de vida en un medio determinado varían hereditariamente de una especie a otra en relación con procesos de adaptación desarrollados en el curso de la evolución bajo la influencia de la selección natural. De acuerdo con ello, cada especie posee una constitución morfológica y mecanismos fisiológicos que les permiten ocupar un ambiente particular, caracterizado por una combinación específica de factores tales como humedad, temperatura, luz y sales nutritivas.

Dependiendo de la disponibilidad de agua en el medio, las plantas pueden clasificarse ecológicamente en cuatro grandes grupos, los que presentan adaptaciones exomorfológicas y anatómicas que les permiten sobrevivir:

Hidrófitas (plantas acuáticas): son plantas adaptadas a vivir en el agua, total o parcialmente sumergidas. Entre las que viven sumergidas pueden citarse la gambarrusa (*Potamogeton striatus*), común en tanques australianos y las elodeas (*Elodea* spp.), frecuentes en acequias, lagunas, arroyos, ríos. Los camalotes (*Eichornia crassipes* y *E. azurea*) son hierbas flotantes libres o arraigadas, que se han convertido en malezas de los cursos de agua en regiones tropicales y subtropicales, dada la capacidad para multiplicarse vegetativamente. En las orillas de los ríos, arroyos y lagunas son frecuentes los juncos (*Scirpus* spp.). El irupé (*Victoria cruziana*) y los nenúfares o lotos (*Nymphaea* spp.), caracterizados por la belleza de sus flores y hojas flotantes, son utilizados como ornamentales. El arroz (*Oryza sativa*) constituye un ejemplo de planta cultivada de interés agronómico, que prospera en pantanos o zonas anegadas; no obstante, se han desarrollado variedades que se cultivan en condiciones de secano.

Las **plantas sumergidas** pueden absorber el agua, el anhídrido carbónico y las sales disueltas a lo largo de su cuerpo, ya que poseen cutícula muy delgada. Su epidermis carece de estomas y de pelos. Pueden carecer de xilema y tejidos de sostén. En algunas hojas de elodea puede faltar el mesofilo, siendo las células epidérmicas de ambas caras, en este caso con abundantes cloroplastos, las que cumplen la función fotosintética. En las **plantas flotantes** es muy frecuente la presencia de aerénquima, tejido con grandes espacios intercelulares que se llenan de aire facilitando la flotabilidad y la aireación. Gran parte del oxígeno liberado en la fotosíntesis es retenido en esos espacios y luego usado en la respiración.

Las **plantas arraigadas** en suelos anegados, presentan raíces con un aerénquima muy desarrollado en la corteza.

Higrófitas (plantas de ambientes húmedos): son plantas terrestres adaptadas a una alta humedad relativa ambiente y a una gran disponibilidad de agua en el suelo. Corresponden a este grupo las plantas de selvas y lugares umbríos como filodendros y guaembés (*Philodendron* spp.), oreja de elefante (*Alocasia odora*).

Presentan particularidades estructurales que favorecen la transpiración como por ejemplo: hojas grandes, tiernas y glabras; células epidérmicas de paredes delgadas con cutícula muy fina y estomas sobreelevados. El mesofilo presenta células grandes y es frecuente la presencia de hidatodos. En contraposición, el sistema radical y los vasos conductores del xilema están débilmente desarrollados.

Mesófitas (plantas de ambientes moderados): son plantas que viven en suelos con disponibilidad de agua y en climas sin un período seco prolongado. Constituyen este grupo la mayoría de los árboles y arbustos de hoja caduca, y muchas de las plantas de importancia económica (cereales, hortalizas, frutales). Tienen sistema radical y caulinar bien desarrollados, y son generalmente grandes y de crecimiento rápido en comparación con las hidrófitas y xerófitas. La epidermis posee cutícula delgada, y los estomas se hallan

al mismo nivel que las células epidérmicas fundamentales. Anatómicamente poseen todos los tejidos bien diferenciados, especialmente los de sostén y conducción.

Xerófitas (plantas adaptadas a climas secos): son vegetales que pueden soportar condiciones extremas de sequía. Suelen presentar una gran variedad de adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten la supervivencia en dichos ambientes. Sus caracteres estructurales y hábitos de crecimiento tienden a reducir la pérdida excesiva de agua, almacenarla e intensificar su absorción.

CARACTERES MORFOLÓGICOS DE ADAPTACIÓN EN XERÓFITAS

- Las plantas de hábitats secos, poseen con frecuencia raíces que pueden penetrar profundamente en el suelo hasta encontrar las napas freáticas, como ocurre en algarrobos (*Prosopis* spp.) o un sistema radical extendido lateralmente y muy cerca de la superficie, de manera de poder absorber con rapidez el agua de las escasas lluvias de primavera y verano. Ej.: cactáceas y algunas poáceas.
- La reducción de las hojas puede llegar a hacerlas hasta desaparecer, siendo los tallos los que cumplen la función fotosintética. Ej.: retama (*Spartium junceum*), cactáceas.
- Los limbos o láminas foliares varían la posición durante el día con respecto al sol para evitar el excesivo calentamiento. Ej.: eucaliptos (*Eucalyptus* spp.)
- Es frecuente la presencia de espinas, estructuras aleznadas, agudas, muy lignificadas, que poseen tejidos de sostén. Pueden originarse a partir de hojas o ramas modificadas a los fines de evitar la transpiración, y actúan al mismo tiempo como elemento de defensa contra los herbívoros. Ejemplos de **espinas estipulares** son las del aromito (*Acacia caven*) (Fig. 5.25A) y de la pezuña de vaca (*Bauhinia forficata*); **espinas caulinares** son las de acacia negra (*Gleditsia triacanthos*), de piquillín (*Condalia microphylla*) (Fig. 5.25B) y tienen **espinas foliares**, los calafates (*Berberis* spp.) (Fig. 5.25C) y la cina-cina (*Parkinsonia aculeata*).
- En algunas especies es común la presencia de **macroblastos** (ramas largas) y **braquiblastos**, ramas cortas con entrenudos no desarrollados. De esta manera disminuyen los requerimientos de agua. Ej.: aromito, algarrobos, piquillín (Fig. 5.25).
- Para evitar la excesiva transpiración, las hojas de las xerófitas son generalmente pequeñas y verdes todo el año, a menudo coriáceas y con cutículas gruesas. Algunas presentan abundantes tricomas, revestimientos céreos o resinosos. Los estomas están generalmente ubicados por debajo del nivel de las células epidérmicas fundamentales o incluso, en depresiones especiales, las **criptas estomáticas**. El mesofilo está constituido por células parenquimáticas de paredes gruesas que dejan pocos espacios intercelulares y con estructura isobilateral. Pueden encontrarse grupos dispersos de esclereidas o estratos de esclerenquima subepidérmico. Ej.: piquillín (Fig. 5.26A), quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*).
- Algunas poáceas xerofíticas, responden a la pérdida excesiva de agua durante las horas de mayor insolación, mediante movimientos de plegamiento e involución de sus limbos foliares a lo largo de los surcos intercostales. Ej.: pasto puna, flechillas (*Stipa* spp.). (Fig. 5.26B).

- La succulencia es otro modo de resistencia de las plantas. Numerosos xerófitos no sólo limitan la pérdida de agua, sino que presentan órganos con tejidos especiales caracterizados por la presencia de células grandes, de paredes delgadas, que tienen la capacidad de almacenar agua durante los cortos períodos de lluvia, y reservarla para las épocas desfavorables. Van acompañados generalmente por una epidermis cuya cutícula es densa e impermeable. Es frecuente en muchas familias de plantas: cactáceas, liliáceas, crasuláceas, etc. En las cactáceas, los tallos se modifican engrosándose, por lo cual la relación superficie/volumen es baja, si se la compara con un órgano similar no succulento. Este tipo de tallo se denomina cladodio. Las hojas son efímeras, están reducidas o se transforman en espinas, y en sus axilas se encuentran las **aréolas**, que son ramas laterales transformadas en fascículos de pelos punzantes y espinas que representan las hojas modificadas. En otras familias, las especies presentan hojas carnosas, acumulando agua en las células del mesofilo. Ej.: áloes (*Aloe* spp.), pita (*Agave americana*) y sisal (*Agave sisalana*), garra de león (*Mesembryanthemum chilense*). Esta adaptación está combinada generalmente con el mecanismo fotosintético CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas).

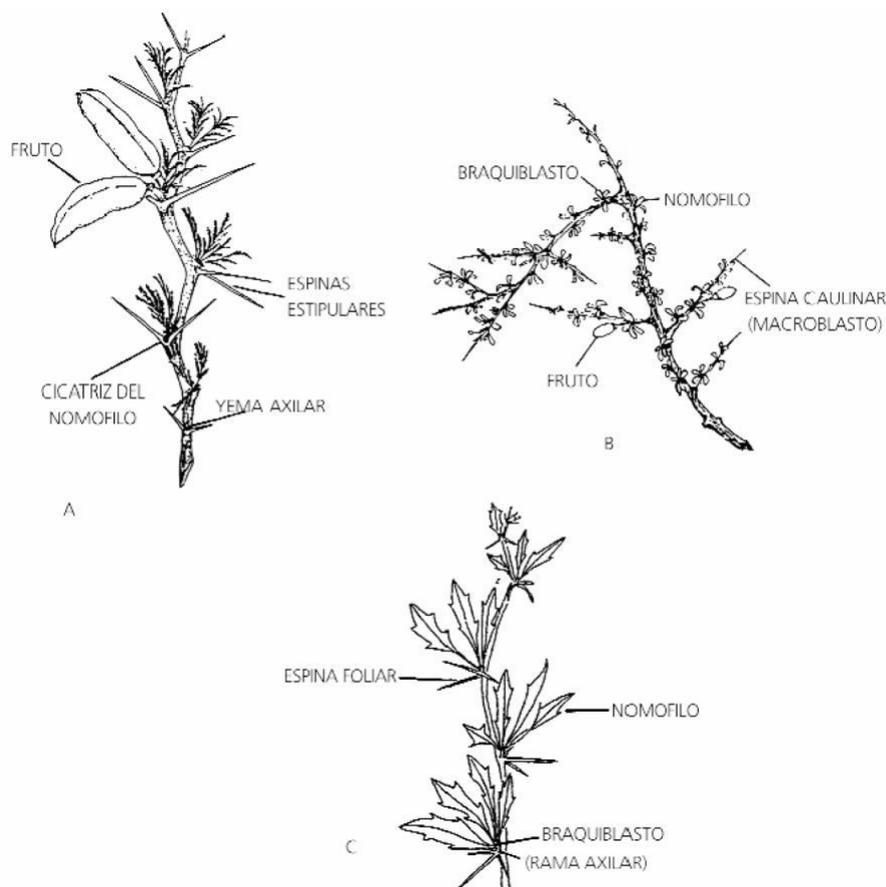


Fig. 5.25. Espinescencia

- A: Espinas estipulares de *Acacia caven* (Molina) Molina "espinillo"
 B: Espinas caulinares de *Condalia microphylla* C. v. "piquillín"
 C: Espinas foliares de *Berberis ruscifolia* L.

- Las plantas perennes no suculentas probablemente son las más sorprendentes ya que su tejido foliar puede perder hasta el 50% del agua, lo que sería fatal para otras especies, y no obstante, sobreviven. Ej.: jarillas (*Larrea* spp.), cuyas hojas presentan resinas o aceites para evitar la desecación. Bajo estas condiciones, las hojas se mantienen latentes y sólo retoman su actividad fisiológica normal cuando la provisión de agua vuelve a ser adecuada.
- Las plantas efímeras están caracterizadas por ser pequeñas, de crecimiento rápido y producción de semillas durante la época favorable a la que dedica todos sus esfuerzos. Cuando las condiciones no son aptas, no se desarrollan. Ej.: plantas de desiertos.

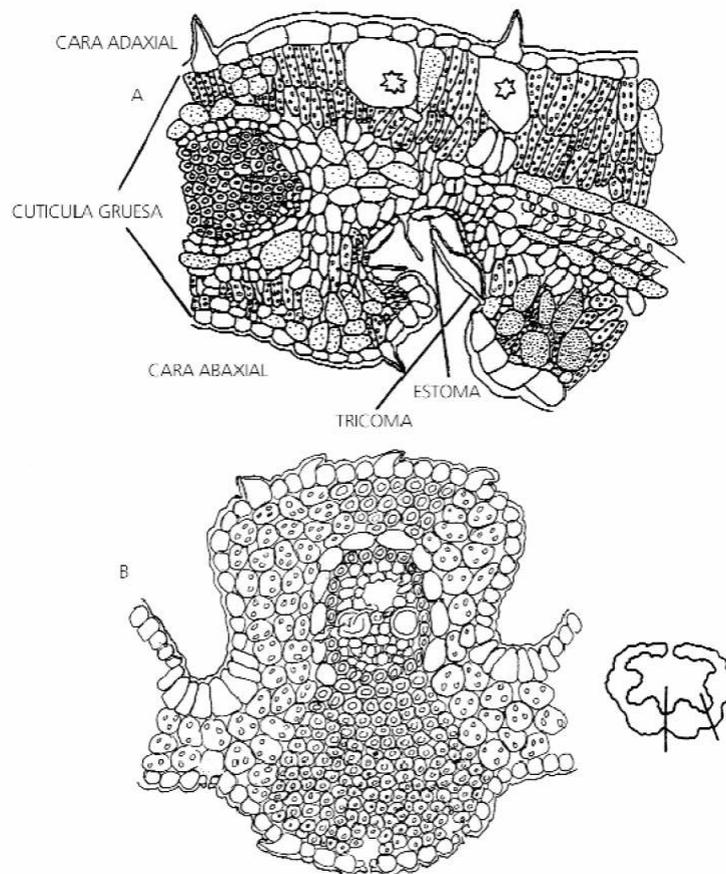


Fig. 5.26. Estructura de la lámina foliar

A: Corte transversal por hoja de *Condalia microphylla* Cav. "piquillín"

B: Plegamiento del limbo foliar de *Stipa brachychaeta* Godr. "pasto puna"

ADAPTACIONES DE LAS PLANTAS PARA LA ABSORCIÓN DE MINERALES

Dada la importancia de los minerales para el crecimiento y desarrollo de las plantas, numerosas especies presentan adaptaciones especiales que facilitan su absorción, como son los **nódulos radicales** y las **micorrizas**. Se trata de asociaciones simbióticas con bacterias u hongos, respectivamente.

NÓDULOS RADICALES

Todos los organismos necesitan nitrógeno para vivir, pero sólo ciertas bacterias y algas verde-azuladas son capaces de captar el nitrógeno del aire transformándolo en compuestos orgánicos.

Uno de los sistemas fijadores de nitrógeno más importante es la simbiosis *Rhizobium*-fabáceas (leguminosas), asociación no sólo importante por la cantidad de nitrógeno capaz de fijar, sino por la naturaleza de las plantas implicadas, que directa o indirectamente son la base de la alimentación humana.

Las **bacterias** presentes en el suelo penetran a través de los pelos radicales cuando las plántulas son pequeñas. La primera manifestación de la infección es la curvatura del pelo radical, en donde quedan englobadas dos o más bacterias, las cuales producen enzimas hidrolíticas que degradan la pared celular; de esta manera ingresan y se multiplican. La planta, como defensa, sintetiza celulosa para encerrar a las bacterias, formándose así el filamento de infección o túbulo de celulosa, a través del cual las bacterias se desplazan hacia las células corticales. Dentro de la corteza, los filamentos de infección se ramifican y se pueblan de bacterias en proceso de multiplicación; las células corticales responden a esta agresión multiplicándose activamente y se forman de este modo los nódulos radicales.

Las bacterias captan el nitrógeno libre del aire contenido en el suelo, y lo incorporan en compuestos orgánicos, empleando los carbohidratos que produce el hospedante. Serán posteriormente utilizados como fuente de energía para sus procesos metabólicos. A su vez, una parte de este nitrógeno fijado e incorporado es utilizado por la propia planta. Cuando dichas plantas mueren, un alto porcentaje pasa al suelo al igual que las bacterias, quedando disponible para otros vegetales que carecen de este mecanismo. Una práctica frecuente en agricultura es cultivar trigo después de soja, porque su rastrojo mejora las características del suelo.

También un procedimiento común es la inoculación de semillas de fabáceas con bacterias del Gén. *Rhizobium*, específicas para cada especie vegetal.

MICORRIZAS

Son asociaciones simbióticas que se desarrollan entre las raíces de plantas superiores y ciertos **hongos** del suelo (hongo-raíz). Es una asociación muy común ya que más del 90 % de las especies vegetales presentan micorrizas.

Según las características de la infección, las micorrizas se clasifican en:

Ectomicorrizas: las raíces laterales están rodeadas de un grueso manto de **hifas** que penetran en los espacios intercelulares. Disminuye el número de pelos radicales y se reducen los meristemas, por lo que las raíces son cortas y muy ramificadas. Los cuerpos fructíferos de los hongos son las **setas** en forma de sombrero que encontramos bajo los árboles de un bosque. Ej.: roble (*Quercus robur*), sauces (*Salix* spp.), álamos (*Populus* spp.), coníferas, etc.

Endomicorrizas: las hifas se localizan dentro y entre las células corticales de la raíz. Están presentes en casi el 40% de las especies de plantas vasculares entre las que podemos citar al maíz (*Zea mays*), la frutilla (*Fragaria chiloensis*), y muchas especies tropicales. Las semillas de orquídeas, por ejemplo, no germinan si no están infectadas por el hongo, ya que éste le provee los azúcares y la hormona de crecimiento, que en las primeras etapas de su desarrollo no puede producir en cantidades adecuadas.

En la interacción planta-hongo, el hongo aumenta la superficie y favorece la absorción de nutrientes, la conversión de los minerales y la descomposición del material orgánico a formas fácilmente disponibles para el hospedante; la planta como contrapartida, provee hidratos de carbono simples, de fácil aprovechamiento por el hongo. Promueve además, el transporte del agua en la raíz.

Las coníferas presentan micorrizas, lo que les permite horadar las rocas, preparando así su propio suelo en las plantaciones forestales.

CONCENTRACIÓN DE SALES COMO FACTORES LIMITANTES

La mayoría de las plantas no necesita sodio, y en general, no puede sobrevivir en suelos salinos. En esos ambientes, la solución que rodea las raíces a menudo posee una concentración de solutos más alta que las células de la planta, y por lo tanto, el agua tiende a salir de las raíces por ósmosis. Aun cuando la planta sea capaz de absorber agua, enfrenta problemas adicionales debido al elevado nivel de iones de sodio. Si la planta absorbe agua y excluye a los iones de sodio, la solución que rodea a las raíces se torna aún más salada, incrementando la posibilidad de pérdida de agua a través de las raíces.

Sin embargo, algunas plantas conocidas con el nombre de **halófitas**, pueden crecer en lugares salinos como desiertos, marismas y áreas costeras. Para ello, han desarrollado mecanismos variables de adaptación. Los principales son:

Plantas acumuladoras de sal: absorben cantidades considerables de sal que pasan al jugo celular sin dañar su protoplasma; son plantas **tolerantes**. Sin embargo, la velocidad de absorción es 100 veces menor que la velocidad de absorción de agua. Si no fuera así, sumada al agua que se pierde por transpiración, el protoplasma pronto se sobrecargaría. De todos modos, la concentración salina del suelo es mayor que la del jugo celular. Ej.: arbustos del género *Atriplex*, vulgarmente conocidos como cachiyuyos,

son comunes en las salinas y constituyen un recurso forrajero alternativo de muy alta palatabilidad para el ganado de la zona.

Plantas reguladoras de sal: pueden excretar cierta cantidad de sales a través de glándulas presentes en la superficie de las hojas, la que permanece allí hasta que la lluvia u otro mecanismo la remueva. Un grupo reducido de plantas como el tamarisco (*Tamarix gallica*), propio de las costas marinas, elimina el exceso de sales depositando cristales de cloruro de sodio en sus hojas. Se puede comprobar su presencia por el sabor de las hojas, y en algunos casos pueden visualizarse. Durante el día, las hojas aparecen cubiertas de un polvo gris formado por los cristales de sal, y por la noche se aprecian de color verde dando la impresión de estar cubiertas de rocío, porque a la sal exudada se le incorpora vapor de agua de la atmósfera por higroscopicidad. Este vapor de agua es absorbido por las hojas sin incorporar la sal, utilizando energía metabólica. En Argentina se utiliza dicha especie en la fijación de médanos, en cortinas rompevientos y como arbusto forestal en zonas salitrosas, empleando su madera dura y compacta para postes de cercos. El género *Atriplex* presenta también este sistema de excreción de sales por los pelos glandulares de la epidermis de la hoja, que no son más que tricomas vesiculares que eliminan activamente la sal del interior de la hoja hacia el exterior.

Suculencia: consiste en el desarrollo de tejido parenquimático especializado en la acumulación de agua, con grandes vacuolas que diluyen un poco la concentración de sales.

El significado ecológico de la succulencia de las halófitas en el almacenamiento de agua no es el mismo que el de los xerófitos, porque las plantas de los suelos salinos no han desarrollado dispositivo alguno para limitar la transpiración. Ej.: verdolaga salada (*Sarcocornia perennis*) y jume (*Suaeda divaricata*), en las salinas de Córdoba.

Actualmente las halófitas son de interés no sólo para comprender los mecanismos osmorreguladores de las plantas, sino por su potencial como plantas de cultivo. Cuando las tierras áridas se irrigan mucho, las sales del agua de riego se acumulan en el suelo. Esto ocurre porque durante la evaporación del suelo y la transpiración de las plantas, se pierde agua pura quedando los solutos. Con el paso del tiempo, aumenta la salinidad alcanzando finalmente niveles que no pueden ser tolerados por la mayoría de las plantas. De este modo, miles de hectáreas anualmente en el mundo, se tornan inexplorables.

Hay especies halófitas que son de una gran utilidad potencial para la alimentación del ganado como las del género *Atriplex*, y se está trabajando experimentalmente en la obtención de especies aptas para el consumo humano.

PRÁCTICAS AGRÍCOLAS RELACIONADAS CON LA NUTRICIÓN MINERAL

Fertilización: consiste en la aplicación de nutrientes al suelo para favorecer el crecimiento y desarrollo de diferentes cultivos. Los fertilizantes son solubles en agua, de tal manera que penetran y se traslocan en el vegetal, de la misma manera que el agua y las sales minerales.

Rotación: implica la alternancia en una misma parcela de cultivos de ciclos diferentes y de necesidades nutricias distintas, de modo que no se agote el suelo. Ej.: maíz, cultivo estival y centeno (*Secale cereale*), invernial.

Barbecho: tierra de cultivo en descanso, o sometida a cualquier tipo de labranza que destruya las malezas, procure las condiciones físicas para el mejor aprovechamiento del agua de lluvia y active los procesos que favorecen la fertilidad del suelo.

Abonos Verdes: son plantas que se cultivan con el fin de mejorar o mantener el contenido de materia orgánica y de nitrógeno en el suelo.

Hidroponia: es el cultivo de plantas sin suelo, es decir en soluciones nutritivas de composición química controlada. Esta práctica se emplea en jardinería y agricultura.

Nutrición Foliar: es una técnica que consiste en la aplicación de sustancias para solucionar los problemas de deficiencias de micronutrientes, y para suministrar complementos nutritivos en etapas críticas de crecimiento y desarrollo de las plantas. Constituye la base para otras prácticas agrícolas como la aplicación de fungicidas, herbicidas e insecticidas. Para utilizar eficientemente la nutrición foliar como práctica agrícola, es necesario un real conocimiento de la estructura de la planta a nivel de su vía de penetración.

Las sustancias pulverizadas sobre la superficie foliar deben atravesar, antes de incorporarse al citoplasma de las células epidérmicas, la barrera constituida por la cutícula, la pared primaria y el plasmalema (Fig. 5.27).

a- **Cutícula:** se deposita como película sobre la pared tangencial externa de las células epidérmicas. Está compuesta por una capa cerosa, lipofílica, muy difícil de atravesar, luego se alternan y entremezclan ceras y cutina y por último una capa de cutina, la cutícula propiamente dicha. Muchos herbicidas que se aplican al follaje, como los graminicidas en soja, deben mezclarse con aceites para facilitar su penetración.

b- **Pared primaria:** debajo de la cutícula está la pared primaria de las células epidérmicas, constituida por pectinas, de naturaleza hidrofílica, y celulosa, muy hidrofílica.

La pared celular presenta espacios donde la concentración de pectinas, hemicelulosa y celulosa es menor, lo que determina que la estructura fibrilar sea más laxa y abierta. Estos espacios se llaman **ectocítodos** o **teicodes** (antes ectodesmos), y por su naturaleza constituyen vías de penetración y excreción de soluciones acuosas.

Los teicodes son estructuras de naturaleza físico-química, y se encuentran preferentemente en mayor cantidad en las paredes celulares de las células estomáticas y en las de las células epidérmicas que limitan con las nervaduras.

La penetración de las sustancias es a través de los teicodes de los estomas y no a través del ostíolo, realizándose por simple difusión.

c- **Plasmalema:** la absorción foliar a través de la cutícula y pared celular de las células epidérmicas obedece a principios físicos a favor de un gradiente de concentración, mientras que el pasaje a través del plasmalema, ocurre mediante un proceso de incorporación activa que depende de la energía metabólica originada por fotosíntesis y respiración.

Como vemos, las plantas que crecen tanto en un medio natural como en un agroecosistema, llevan a cabo una actividad ininterrumpida. En ellas ocurren numerosas reacciones químicas, se transforma y se utiliza energía, las células se dividen, se agrandan y se especializan, y la planta crece y se reproduce. Para que se realicen estas actividades es necesario un considerable intercambio de materia y energía entre la planta y el medio. El hombre, como integrante y modificador de los ecosistemas, debe conocer estos procesos para poder proteger y conservar los recursos naturales, y aumentar y mejorar la producción en un momento de demanda creciente de alimentos.

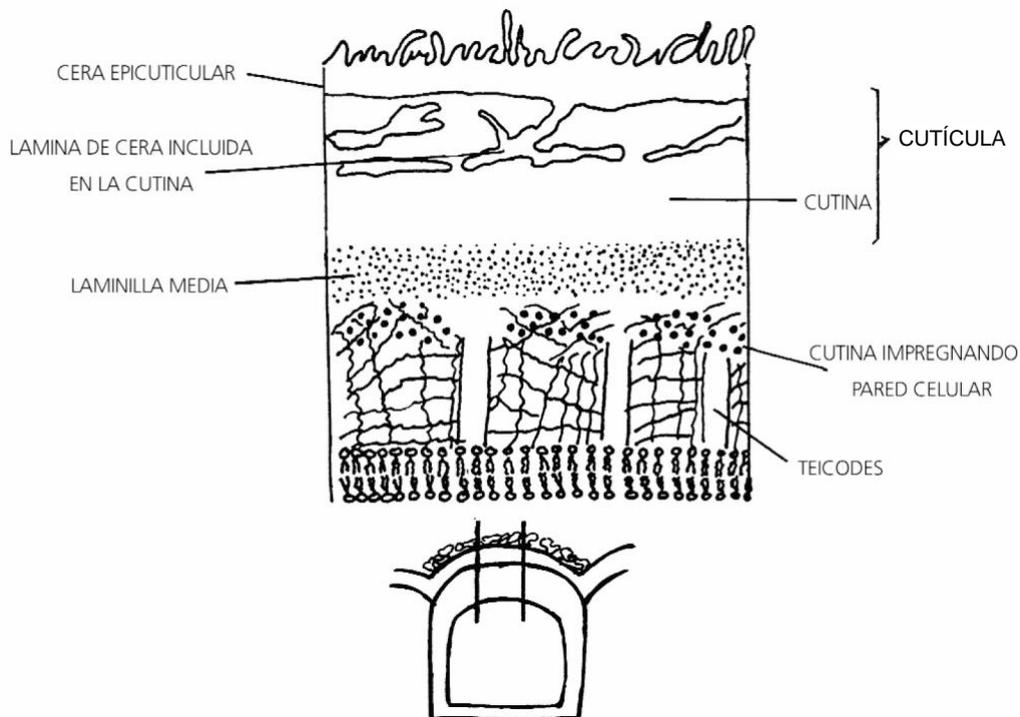


Fig. 5.27. Pared y plasmalema de las células epidérmicas

BIBLIOGRAFÍA

- AGRIOS, G.N. 1991. Fitopatología. Ed. Limusa. México.
- BARCELÓ COLL, J., G.N. RODRIGO, B. SABATER GARCÍA y R. SÁNCHEZ TAMES. 1984. Fisiología Vegetal. Ed. Pirámide S.A. Madrid.
- BOELCKE, O. y A. VIZINIS. 1986-1993. Plantas vasculares de la Argentina. Nativas y exóticas. Vol. 1-4. Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires.
- BURKART, A. 1969. Flora ilustrada de Entre Ríos. II: Gramíneas. Colección Científica I.N.T.A.
- CABRERA, A.L. 1963-1968. Flora de la Provincia de Buenos Aires. Colección Científica I.N.T.A.
- CARRERAS, M. y R. LOVEY. 2003. Los ciclos biológicos en las plantas vasculares. Serie didáctica, Botánica Agrícola II. Universidad Nacional de Córdoba.
- CAVAGNARO, J.B. 1988. Distribution of C3 and C4 grasses at different altitudes in a temperate arid region. *Oecologia* 76: 273-277.
- CHAFFEY, N.J. 1994. Structure and function of the membranous grass ligule: a comparative study. *Bot. Journ. Linn. Soc.* 116: 53-69.
- CHILDERS, N.F. 1982. Fruticultura moderna. Cultivo de frutales y arbustos frutales. Ed. Hemisferio Sur. Montevideo.
- CLARK, W.D. and K.R. STERN. 1995. Botany. Wm. C. Brown Communications Inc. U.S.A.
- COCUCCI, A.E. y A.T. HUNZIKER. 1994. Los ciclos biológicos en el reino vegetal. 2a. ed. aumentada y corregida por A.E. COCUCI. Academia Nacional de Ciencias. Córdoba.
- COCUCCI, A.E. 1995. El proceso sexual en las Angiospermas. 2a ed. Academia Nacional de Ciencias. Córdoba.
- CRESTI, M. y A. TIEZZI (eds.). 1992. Sexual plant reproduction. Springer-Verlag. Berlin.
- CRONQUIST, A. 1977. Introducción a la Botánica. Compañía Ed. Continental S.A. México.
- CURTIS, H. 1990. Biología. 4a. ed. Ed. Médica Panamericana S.A. México.
- CURTIS, H., N. SUE BARNES, A. SCHNEK and G. FLORES. 2000. Biología. Ed. Médica Panamericana. Madrid.
- DIMITRI, M.J. y E.N. ORFILA. 1985. Tratado de Morfología y Sistemática Vegetal. Ed. Acme. Buenos Aires.
- EHLERINGER, J.R. y R.K. MONSON. 1993. Evolutionary and ecological aspects of photosynthetic pathway. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 411-439.

- ELLIS, R.P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf-blade as view in transverse section. *Bothalia* (12) 1: 65-109. ESAU, K. 1982. Anatomía de las plantas con semilla. Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires. FAHN, A. 1985. Anatomía Vegetal. Ed. Pirámide S.A. Madrid.
- FACULTAD DE CIENCIAS AGROPECUARIAS. 1997. Técnicas de autofecundación y cruzamiento. Complemento teórico de Mejoramiento Genético Vegetal. Córdoba.
- FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES. 2001. Morfología Vegetal. Complemento teórico. Córdoba.
- FAEGRI, K. and L. VAN DER PIJL. 1971. The principles of pollination ecology. Pergamon Press Ltd. Germany.
- FAHN, A. 1978. Anatomía Vegetal. Ed. Blume. Madrid.
- FAHN, A. 1985. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. *Ann. Bot.* 57: 631-637.
- FONT QUER, P. 1982. Diccionario de Botánica. Ed. Labor. Barcelona.
- FREE, J.B. 1993. Insect pollination of crops. 2nd ed. Academic Press limited. London.
- GOLA, G., G. NEGRI y C. CAPPELLETTI. 1961. Tratado de Botánica. 2a. ed. Ed. Labor S.A. Barcelona.
- GREULACH, V.A. y J.E. ADAMS. 1970. Las plantas. Ed. Limusa-Wiley S.A. México.
- HARTMANN, H.T. y D.E. KESTER. 1987. Propagación de plantas. Compañía Ed. Continental S.A. de C.V. México.
- HATTERSLEY, P. y L. WATSON. 1992. Diversification of photosynthesis. En: Grass evolution and domestication. Ed. G.P. Chapman, Cambridge University Press. Cambridge, U.K.
- HAYWARD, H.E. 1953. Estructura de las plantas útiles. Ed. Acme. S.A. Buenos Aires.
- HEYWOOD, V.H. (ed.). 1978. Flowering plants of the world. Mayflowers Books. New York.
- HILL, A. 1965. Botánica Económica. Ed. Omega. Barcelona.
- INGROUILLE, M. 1992. Diversity and evolution of land plants. Chapman and Hall. Londres.
- ISHIKAWA, R. 1986. Enciclopedia Argentina de plantas y flores. Vol. I y II. Ed. Lires S.R.L. Buenos Aires.
- JENSEN, W.A. y F.B. SALISBURY. 1988. Botánica. Ed. Mc. Graw Hill. México.
- JOHRI, B.M., K.B. AMBEGAOKAR and P.S. SRIVASTAVA. 1992. Comparative Embryology of Angiosperms. Springer-Verlag. New York.

- JUDD, W.S. 1985. A revised traditional/descriptive classification of fruits for use in floristics and teaching. *Phytologia* 58: 233-241.
- JUDD, W.S., CH.S. CAMPBELL, E.A. KELLOGG and P.F. STEVENS. 1999. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts
- KIGEL, J. and G. GALILI (eds.). 1995. *Seed development and germination*. Marcel Dekker, Inc. U.S.A.
- LUTI, R., M. BELTRÁN, F. GALERA, N. MÜLLER, M. BERZAL, M. NORES, M. HERRERA y J. BARRERA. 1979. Vegetación: 297-367. En: *Geografía física de la Provincia de Córdoba* (J. Vázquez, R. Miatello, M. Roqué, eds.). Ed. Boldt. Argentina.
- LLOYD, D.G. and S.C.H. BARRETT (eds.) 1996. *Floral biology studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. Chapman and Hall. U.S.A.
- MARZOCCA, A. 1994. *Manual de malezas*. 4a ed. Ed. Hemisferio Sur.
- METCALFE, C.R. 1989. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. 2. Wood structure and conclusion of the general introduction. 2a ed. Clarendon, Oxford. Univ. Press.
- METCALFE, C.R. y L. CHALK. 1957. *Anatomy of the dicotyledons*. Clarendon Press. Oxford.
- NÍCORA, G.E. y Z.E. RÚGOLO. 1987. *Los géneros de gramíneas de América Austral*. Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires.
- NULTSCH, W. 1966. *Botánica General*. Ed. Norma. Cali, Colombia.
- PARODI, L.R. 1978-1980. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. 3a ed. (Rev. M.J. DIMITRI) 2 vol. Ed. Acme S.A.C.I. Buenos Aires.
- PETETÍN, C.A. y E.A. MOLINARI. 1977. *Clave ilustrada para el reconocimiento de malezas en el campo al estado vegetativo*. Colección Científica INTA. Tomo XIV.
- PERISSÉ, P. 2002. *Semillas. Un punto de vista agronómico*. ebook www.semilla.cyta.com.ar.
- PROCTOR, M., P. YEO and A. LACK. 1996. *The natural history of pollination*. Timber Press, Inc. Portland, Oregon. U.S.A.
- RAVEN, P.H. y H. CURTIS. 1976. *Biología Vegetal*. Ed. Omega. Barcelona.
- RAVEN, P.H. y R.F. EVERT. 1991. *Biología de las plantas*. Tomo 1. Ed. Reverté S.A. Eichorn. Barcelona.
- RAVEN, P.H., R.F. EVERT y H. CURTIS. 1976. *Biology of plants*. Ed. Worth Publishers Inc. New York.
- ROBBINS, W.W., T.E. WEIR y C.R. STOCKING. 1974. *Botánica*. Ed. Limusa. México.
- ROBBINS, W.W., T.E. WEIR y C.R. STOCKING. 1974. *Botánica*. Ed. Limusa. México.

- RUTISHAUSER, A. 1982. Introducción a la embriología y biología de la reproducción de las Angiospermas. Ed. Hemisferio Sur. Bs.As.
- SALISBURY, F.B. y R.V. PARKE. 1968. Las plantas vasculares: forma y función. Ed. Herrero. México.
- SINNOT, W. y K.S. WILSON. 1973. Botánica: principios y problemas. Compañía Editorial Continental. S. A. México.
- SÍVORI, E.M., E.R. MONTALDI y O.H. CASO. 1980. Fisiología Vegetal. Ed. Hemisferio Sur.
- STRASBURGER, E. 1990. Tratado de Botánica. Ed. Omega. Barcelona.
- STRASBURGER, E. 1994. Tratado de Botánica. 8a ed. Ed. Omega. Barcelona.
- VALLA, J.J. 1987. Botánica. Morfología de las plantas superiores. Ed. Hemisferio Sur S.A. Buenos Aires.
- VALLA, J.J. 1995. Botánica. Morfología de las plantas superiores. 9a reimpresión. Ed. Hemisferio Sur S.A. Buenos Aires.
- VIGLIOLA, M.I. 1991. Manual de Horticultura. 2a ed. Ed. Hemisferio Sur. Buenos Aires.
- VOGEL, S. 1990. Radiación adaptativa del síndrome floral en las familias neotropicales. Bol. Acad. Nac. Ci. Córdoba 59: 5-30.
- WEBERLING, F. 1992. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge University Press.
- WILLEMSTEIN, S.C. 1987. An evolutionary basis for pollination ecology. Brill/Leiden University Press, Leiden.
- ZOMLEFER, W.B. 1994. Guide to flowering plant families. The University of North Carolina Press. Chapel Hill & London
- ZULOAGA, F.O. y O. MORRONE. 1989. Exomorphological, anatomical and cytological studies in *Panicum validum* (Poaceae:Panicoideae:Paniceae). Its systematic position within the genus. Syst. Bot. 14(2): 220-230.
- ZULOAGA, F.O. y O. MORRONE (Eds.). 1996-1999. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. Missouri Bot. Garden.
- ZULOAGA, F.O., E.G. NÍCORRA, Z.E. RÚGOLO DE AGRASAR, O. MORRONE, J. PENSIERO y A.M. CIALDELLA. 1994. Catálogo de la Familia Poaceae en la República Argentina. Missouri Bot. Garden.