

Apuntes de Botánica

AGL101 — Sección 1

Semestre 2023-2

Pablo González Calderón

Arquitectura de plantas leñosas

07 de agosto de 2023

Glosario

| | |
|---|--|
| Plantas perennes Presentan crecimiento ilimitado, debido a la mantención de tejido embrionario o meristemático en las yemas. | Yema axilar Se encuentran en la posición (nudo) de la hoja. Su número <i>se aproxima</i> al número de hojas de la planta. |
| Módulo Es todo lo que proviene de una yema (i.e. tallos con hojas y flores). | Yema apical Se encuentran al final del tallo. |
| Módulo vegetativo Tallos con hojas. | Nudos Zonas donde están las hojas en un tallo. |
| Módulo reproductivo Flor o inflorescencia. | Entrenudos Distancia entre los nudos. |
| Yema Estructuras morfológicas que tienen por función proteger una zona responsable del crecimiento de la planta: el meristema. | Brácteas Son hojas modificadas que protegen a la yema. |
| | Tallo Posee un solo eje. |
| | Rama Es una composición de tallos |
| | Afolios Tallos sin hojas. |
| | Hojas filiformes Hojas muy delgadas, con forma de aguja (e.g. las hojas de pino). |

Las plantas tienen una diversidad de formas de crecer. En general, en un ambiente determinado encontramos distintas formas de paisaje debido a las adaptaciones evolutivas que las plantas del entorno han sufrido (**selección natural**) para *sobrevivir* y *reproducirse*. Usualmente las presiones evolutivas que sufren las plantas se manifiestan en (a) las formas de las plantas y (b) las características morfológicas y fisiológicas de estas.

Ejemplo / Caso

Ejemplos de adaptaciones, son resistencia a los fuertes vientos, la máxima conservación y utilización del agua, o la supervivencia a climas nevados.

En este sentido, es importante entender que la supervivencia de una planta se maximiza con la fotosíntesis (mayor luz solar y mayor intercambio gaseoso favorecerán la supervivencia).

A pesar de que las especies de plantas son todas diferentes y han evolucionado de manera diferente, es posible identificar **patrones anatómicos generales** entre ellas.

Ejemplo / Caso

A grandes rasgos, se sabe que las plantas han evolucionado desde (1) plantas vasculares sin semillas, a (2) gimnospermas y, finalmente, a (3) angiospermas. Dentro de este proceso, además, es relevante considerar que ocurrió la deriva continental, incidiendo en la evolución de las plantas.

Las plantas perennes son aquellas que poseen un crecimiento ilimitado debido a que conservan tejido meristemático en sus yemas. Estas, además, se pueden clasificar en **vegetativas** (ramas con hojas) y **reproductivas** (flores). En este contexto, además, entenderemos las ramas como un conjunto de tallo + hojas + yemas, siendo estas últimas capaces de originar una nueva rama.

Al producto del desarrollo de una yema lo denominaremos **módulo arquitectónico**. Cuando una yema genera una flor o una espina, deja de haber meristema y, por tanto, desde ese módulo no podrá seguir el crecimiento vegetativo.

Cuando se estudia la «arquitectura» de una planta, en realidad se estudia la *forma* que adquieren las plantas. Las diferencias que se hallan en esta *forma* se deben a la manera en la que crecen las plantas mismas: periódicamente se van formando **módulos**. De esta forma, **las plantas son entidades modulares**. Cada módulo tiene su origen en una **yema**.

Las yemas se pueden clasificar según su función en **vegetativas** (crecimiento ilimitado - *perenne*), **reproductivas** (crecimiento limitado) o **mixtas** (contiene tanto partes con funciones vegetativas como partes con funciones reproductivas); y según su localización en **axilares** o **apicales**.

1. Yemas vegetativas («de renuevo»)

Por dentro, se encuentran los **primordios foliares** que formarán las futuras hojas, usualmente encerrados por las brácteas. Dan origen a los **módulos vegetativos**.

1.1. Módulos vegetativos

Son tallos con hojas, los cuales se pueden subdividir en **dolicoblastos** y **braquiblastos**. La principal fuente para diferenciar ambos es su *morfología y su función*; siempre serán distintas en la misma planta.

1.1.1. Dolicoblastos

Son tallos con hojas largos, con entrenudos alejados y visibles a simple vista. Es la rama responsable de la arquitectura basal de la planta y de mantener su crecimiento ilimitado. Pueden tener hojas alternadas, opuestas o verticiladas.

Clasificación de las hojas según su distribución

Si hay solo una hoja por nudo, se denominan **alternas**. Cuando hay dos hojas por nudo, se llaman **opuestas**. Y cuando hay tres o más hojas por nudo, se denominan **verticiladas**.

Ejemplo / Caso

Una planta trepadora se caracteriza por crecer ilimitadamente por su meristema apical o yema terminal.

1.1.2. Braquiblasto

Son tallos con hojas cortos, con entrenudos estrechos que no son visibles a simple vista. Dentro de los braquiblastos se hallan los **braquiblastos absolutos** (no pueden volver a crecer, pues agotan todo su meristema) y los **braquiblastos temporales** (pueden volver a crecer en la siguiente temporada).

Braquiblastos temporales

Pueden originar otro braquiblasto como él (**mesoblasto**), una flor sin usar todas sus yemas, un dolicoblasto en su yema apical, o extender sus entrenudos y pasar a ser un dolicoblasto.

Braquiblastos absolutos

Sus yemas pueden dar origen a espinas (**braquiblasto absoluto espinoso**) o pueden dar origen a flores o inflorescencias (**braquiblasto absoluto folioso** – consultar Sección 2.1).

Ejemplo / Caso

Una espina es un braquiblasto absoluto. Sabemos que una espina puede ser un **tallo** cuando viene de una yema axilar; y que puede ser una **hoja modificada** si sobre ella hay una yema. Existen casos especiales, empero, donde la espina no proviene de la yema ni tampoco es una hoja modificada (e.g. las espinas de la rosa).

En el caso de las cactáceas, las espinas son hojas modificadas, permitiendo que las yemas puedan dedicarse a otras funciones.

2. Yemas reproductivas

Por dentro tienen los **primordios florales**, junto con todos los componentes internos de una flor. Dan origen a los **módulos reproductivos**.

2.1. Módulos reproductivos

Las flores son, esencialmente, ramas que han sido modificadas para poder maximizar la reproducción sexual (a través de polinizadores como las abejas). Se pueden producir dos situaciones: el crecimiento de una flor solitaria (simplemente **flor**), o el crecimiento de varias flores a partir de la misma yema (**inflorescencia**).

A su vez, las inflorescencias se dividen en **inflorescencias cimosas** (a.k.a. determinadas; las flores crecen *basípetamente* –desde el ápice hacia la base) e **inflorescencias racemosas** (a.k.a. indeterminadas; las flores crecen *acrópetamente* –desde la base hacia el ápice).

Además, las inflorescencias cimosas pueden subdividirse en 3 situaciones generales:

1. **Monocasio:** El eje principal termina en una flor y desarrolla una sola ramificación florífera lateral (comportamiento que se repite en esta última, al igual que en las nuevas ramas que genere).
2. **Dicasio:** El eje principal termina en una flor y desarrolla dos ramas laterales floríferas (comportamiento que se repite en estas últimas, al igual que en las nuevas ramas que generen).
3. **Pleocasio:** El eje principal termina en una flor y desarrolla tres o más ramas laterales floríferas, las cuales, presentan este mismo comportamiento.

3. Yemas mixtas

Originan tallos cuyas yemas axilares y/o apical producen flores durante **la misma** temporada de crecimiento.

4. Origen de un módulo

Cuando hablamos del origen de un módulo, podemos aludir a:

1. La yema que lo origina: apical o axilar
2. El módulo que lo origina: dolicoblasto (edad), o braquiblasto (edad).

5. Protección de las yemas

Para proteger una yema, existen al menos 4 mecanismos:

1. Mediante **escamas** o **brácteas**.
2. A través de las hojas mismas.
3. Con espinas.
4. Mediante **estípulas**.

6. Clasificación de leñosas según la vida de las hojas

La vida de las hojas usualmente presenta dos tipos de comportamiento, causando que las leñosas puedan clasificarse como:

- **Deciduos o caducos:** Las hojas viven menos de un año (se caen).
- **Siempreverdes:** Las hojas viven más de un año y luego se caen.

6.1. Morfología de ramas de árboles deciduos

Existen dos situaciones particulares que marcan la morfología de las ramas de los árboles deciduos:

1. **Cuando las hojas se caen**, aún se conserva la yema axilar, pero queda una **cicatriz foliar** (donde estaba la hoja –más específicamente su *peciolo*) y una **cicatriz vascular** (donde estaban las vascularizaciones –xilema y floema– que iban hacia la hoja).
2. **Cuando la yema apical se desarrolla**, quedan **cicatrices bracteales**, «anillos» perpendiculares alrededor del tallo.

Glosario

Tallo acaule a (sin) + *caule* (tallo). Se usa para mencionar plantas con tallos muy cortos, como si prácticamente no existiesen.

Variedad vegetal Representa a un grupo de plantas definido con mayor precisión, seleccionado dentro de la especie, que presenta una serie de características comunes.

Tallo suculento Tipo de tallo que almacena una gran cantidad de agua o nutrientes en su interior como método de supervivencia.

Mucilago Sustancia vegetal viscosa. Es una solución acuosa espesa de una goma o dextrina utilizada para suspender sus-

tancias insolubles y para aumentar la viscosidad.

Raíces adventicias Raíces que no se forman del embrión de la semilla.

Raíz contráctil Raíz adventicia cuya función es desplazar el brote hasta una ubicación cercana a la superficie del suelo.

Tallo plagiótropo Tallo de crecimiento horizontal.

Tallo ortótropo Tallo de crecimiento vertical

Brotes epígeos Brote que saldrá a la superficie, dando origen a un tallo aéreo.

Nervio medio foliar Vascularización central en la lámina de la hoja.

Las yemas de renuevo siempre van en el tallo

Hoy vamos a estudiar todo lo que es «hierba», las plantas que muchas veces cocinamos en nuestras casas (hortalizas). Las plantas herbáceas se diferencian de las plantas leñosas en que

- (a) Tienen más **células parenquimáticas** que **vasos xilemáticos** y **fibras esclerenquimáticas**
- (b) Desarrollan menor cantidad de tejido con paredes lignificadas

A pesar de ello, tienen en común con las plantas leñosas en que también son estructuras modulares.

Se pueden dividir en tres grupos, según su tiempo de crecimiento: limitado (anuales y bianuales –todas sus yemas florecen) e ilimitado (perennes –quedan yemas vegetativas en el tallo).

1. Plantas anuales

Crecen durante una **única estación de crecimiento**, la cual puede ser un conjunto de meses. En este lapso, hacen tanto crecimiento vegetativo como reproductivo, donde todas sus yemas terminan transformándose en flor (i.e. **no dejan yemas de renuevo**).

El único lugar donde queda un yema de renuevo de la planta es en la **semilla**.

2. Plantas bianuales

Crecen durante **dos períodos de crecimiento**, siendo **uno vegetativo y el otro de florecimiento**. Al igual que con las plantas anuales, todas sus yemas terminan transformándose en flor y la únicas yemas de renuevo quedan en la semilla.

También se caracterizan por tener **tallo acaule**.

2.1. Hortalizas

La gran mayoría son plantas modificadas genéticamente (no confundir con transgénicos). Usualmente se presentan en un gran número de **variedades** y corresponden, en general, a **plantas acaules con ciclo más corto, pero agradables al paladar**. Hay tanto anuales como bianuales.

Ejemplo / Caso

Un ejemplo de familia que presenta varias variedades es la familia *Brassica oleracea*, a la cual pertenecen la coliflor, el brócoli, las coles de bruselas, colirrábano, etc.

Muchas veces, las diferencias más notables entre variedades puede ser el color (su pigmentación). En este sentido, es importante recordar que los **pigmentos antocianos** (que dan color) siempre van ubicados en las vacuolas de las células

2.2. Plantas transgénicas

Por otro lado, a diferencia de una planta modificada genéticamente, una **planta transgénica** es una planta cuyo genoma ha sido modificado mediante ingeniería genética. Como consecuencia, la planta transgénica muestra una nueva característica.

En Chile está prohibida la venta de alimentos transgénicos. Únicamente está permitida la exportación de semillas a mercados del hemisferio norte. A nivel mundial, el 99% de los productos transgénicos producidos son algodón, maíz, soya, canola y arroz.

3. Plantas perennes

Dejan **yemas de renuevo** en órganos que almacenan mucho material nutritivo para rebrotar en la «época favorable».

4. Diferenciación morfológica por la variabilidad en la estructura foliar

Morfológicamente, la **base** de la hoja es la encargada de unir el **pecíolo** al tallo. A su vez, el pecíolo se encarga de unir la **lámina** a la base.

La variabilidad en forma y tamaño de estas estructuras da origen a distintos tipos de plantas.

Así, por ejemplo, las cebollas poseen más desarrollada la base y la lámina que el pecíolo, el cual no existe (**hoja sésil**); o el apio posee más desarrollado su pecíolo.

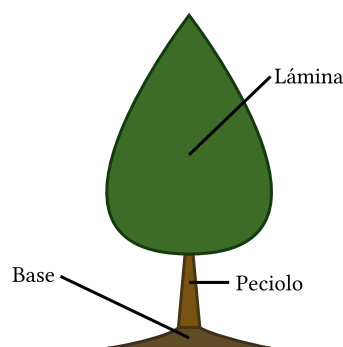


Figura 1: Estructura básica de la hoja

5. Morfología de tallos herbáceos

Son aquellos que no tienen adición de madera, debido a que viven menos de un año (condición para que no sea una planta leñosa). Los tallos pueden clasificarse de la siguiente manera:

| Aéreos | | Subterráneos |
|--|--|---|
| <ul style="list-style-type: none">• Dolicoblastos• Braquiblastos• Volubles (plantas trepadoras)• Espinas• Zarcillos (caulomáticos y filomáticos) | <ul style="list-style-type: none">• Filóclados• Cladodios• Estolones• Comprimidos (plantas acaules) | <ul style="list-style-type: none">• Tubérculos• Rizomas• Cormos• Bulbos<ul style="list-style-type: none">i. Tunicadosii. Lobuladosiii. Escamosos |

Los tallos aéreos se caracterizan por tener hojas «normales» (para hacer fotosíntesis), y también contener a los órganos reproductivos (flores o inflorescencias); mientras que los subterráneos tienen hojas modificadas, y, usualmente, almacenan nutrientes para que la planta pueda sobrevivir en un periodo desfavorable.

De esta manera, si una planta tiene tallos subterráneos y aéreos, ante malas condiciones ambientales, pueden morir los tallos aéreos, quedando solo los tallos subterráneos. Y estos permitirán que la planta vuelva a crecer cuando las condiciones vuelvan a ser favorables.

Se debe hacer la distinción, no obstante, de que **los tallos aéreos en las herbáceas son los que no viven más de un año., pero no así los tallos subterráneos.**

5.1. Tallos volubles

Este tipo de tallos se caracteriza por

- (a) Tienen escasa lignificación
- (b) No pueden mantenerse erguidos por sí solos (les falta **lignina** o fibra)
- (c) Engrosan parejamente
- (d) Portan hojas y yemas
- (e) Tienen un xilema escasamente desarrollado

Además, estos tallos se caracterizan porque evolucionaron su manera de crecer en forma helicoidal, con la ayuda de un «tutor» natural o entregado por un agricultor. Por lo anterior, pueden crecer o enrollarse en sentido horario (**dextrógiro**) o antihorario (**levógiro**), dependiendo de la especie. Además, este tallo voluble puede, eventualmente, transformarse en un tallo leñoso **si dura más de un año**, convirtiéndose en una **liana**.

Observación. A fin de cuentas, el crecimiento helicoidal es un mero mecanismo para trepar. También pueden emplear **espinas retrorsas** («miran» hacia abajo), **raíces aéreas** o **zarcillos** (caulomáticos y filomáticos).

5.2. Zarcillos

Mientras que el tallo voluble es un tallo «normal» que se enrolla, un zarcillo es una estructura independiente (un tallo especializado o una hoja especializada –zarcillo caulomático y filomático, respectivamente) para enrollarse y trepar.

El zarcillo será herbáceo o leñoso dependiendo de la planta. Por ejemplo, será herbáceo en plantas como el zapallo y todas las *cucurbitaceas*; pero será leñoso en plantas como la vid (*vitaceae*).

5.2.1. Zarcillos caulomáticos

Estos zarcillos provienen del tallo de la planta, y poseen las siguientes características:

- (a) Proviene de yemas axilares
- (b) Pueden ser simples o ramificados
- (c) **No** portan ni hojas ni yemas
- (d) Permiten asirse a la planta

Como no tienen ni hojas ni yemas tienen un **crecimiento limitado**. Por lo tanto, se pueden clasificar como un tipo de braquiblasto absoluto.

5.2.2. Zarcillo filomático

Estos zarcillos provienen de una hoja (del **nervio medio** de la hoja –son una hoja modificada). Su diferencia con el caulomático es que no proviene de una yema axilar.

Observación. Para que el zarcillo filomático sea leñoso, la planta tiene que ser siemprevive (vivir más de un año).

5.3. Filóclados

Esencialmente, son tallos con forma de hoja. Usualmente se halla en plantas en ambientes fríos y sombríos, por eso su forma busca maximizar la fotosíntesis. Poseen las siguientes características:

- (a) Portan una hoja modificada (escama o bráctea) con una yema reproductiva
- (b) Los tallos normales también presentan escamas o brácteas con yemas vegetativas, que luego generarán un tallo modificado (filóclado)
- (c) Los tallos normales se generan desde un **rizoma**

Ejemplo / Caso

Ruscus sp. es una planta que posee tres tipos de tallos: normales, filóclados y rizomas.

5.4. Cladodios

Es un tallo fotosintetizador almacenador de agua (posee un parénquima acuífero –en su interior, el **mucilago** es la sustancia que absorbe y retiene el agua en la vacuola). Poseen las siguientes características:

- (a) Tallos suculentos almacenadores de agua
- (b) Portan hojas transformadas en espinas
- (c) Las espinas (hojas) se disponen en braquiblastos temporales llamado **areolas**
- (d) Los braquiblastos temporales pueden originar un nuevo dolicoblasto, o flores

5.5. Tallos aéreos comprimidos (plantas acaules)

Son tallos con entrenudos muy cortos. Estos tallos dan origen a las plantas acaules y poseen las siguientes características generales:

- (a) Los poseen las plantas herbáceas bianuales con un solo tallo, o también las herbáceas perennes
- (b) Es un tallo comprimido con hojas dispuestas en una **roseta basal**
- (c) Poseen una yema apical reproductiva que origina una inflorescencia en la segunda estación de crecimiento en la *mayoría* de las veces. (e.g. de excepción es la frutilla)
- (d) Tienen hojas normales u hojas modificadas
- (e) Pueden ser aéreos o subterráneos
- (f) Pueden tener **raíces adventicias** o raíces no adventicias

Las **hemicriptófitas** («semi - escondidas») son las plantas acaules con tallo (comprimido) aéreo. Las **criptófitas** («escondidas») son las plantas acaules con tallo (comprimido) subterráneo.

5.6. Estolones

Sirven para el proceso de reproducción *asexual* de ciertas plantas, también denominado **reproducción vegetativa**, donde se producen clones genéticos de una planta madre. Poseen las siguientes características:

- (a) Tienen **tallo plagiótropo**
- (b) Se generan de las yemas axilares de una planta acaule
- (c) Portan hojas transformadas en escamas o brácteas (su función principal **no** es la fotosíntesis)
- (d) Generan **brote**s de la planta madre desde sus yemas axilares o apicales
- (e) Los brotes pueden generar raíces adventicias y, con esto, independizarse de la planta madre
- (f) La planta madre porta hojas normales y produce flores

Si una planta que puede reproducirse por estolones proviene de un cigoto (producto de una flor fecundada –reproducción sexual), entonces se le denomina **genet**. Si esta planta, a través de los estolones, se reproduce asexualmente, entonces sus **clones** se llaman **ramet**.

5.7. Rizomas

Sus principales características son:

- (a) Son tallos plagiótropos subterráneos
- (b) Son tallos engrosados que almacenan nutrientes
- (c) Sus hojas corresponden a escamas o brácteas
- (d) Poseen crecimiento ilimitado
- (e) Generan raíces adventicias de los rizomas nuevos
- (f) De sus yemas se generan dos tipos de tallos: (1) aéreos con hojas y flores, y (2) subterráneos (otros rizomas)

Pueden presentar dos formas de crecimiento: **simpodial** o **monopodial**.

5.7.1. Crecimiento simpodial

Se da cuando de las yemas axilares crece un nuevo rizoma y, en el nuevo rizoma, su yema apical generará el brote aéreo que florecerá.

5.7.2. Crecimiento monopodial

Se da cuando el rizoma siempre crece por las yemas apicales, mientras que las yemas axilares solo generan **brotes epigeos**.

5.8. Tubérculos

Poseen las siguientes características:

- (a) Son tallos donde se almacenan sustancias de reserva
- (b) **Solo tienen yemas axilares**
- (c) Las yemas axilares generan tallos aéreos, que, en sus bases, generarán raíces adventicias
- (d) Desde la base de los tallos aéreos saldrán tallos plagiótropos subterráneos, los cuales **agotan su yema apical**. Al agotarse, el extremo más alejado del tallo dará origen a un nuevo tubérculo
- (e) En el nuevo tubérculo, el extremo más cercano a la planta es el **extremo proximal**, mientras que el más lejano es el **extremo distal**
- (f) En el extremo proximal se haya la **cicatriz de desprendimiento** del tallo plagiótropo

5.9. Cormos

Poseen las siguientes características:

- (a) Son tallos subterráneos
- (b) Están engrosados para almacenar nutrientes
- (c) Presentan hojas que corresponden a escamas
- (d) Poseen crecimiento limitado
- (e) Generan raíces adventicias
- (f) De sus yemas se generan dos tipos de tallos: (1) aéreos con hojas y flores de la yema apical, y (2) subterráneos (cormos) de las yemas axilares

5.10. Bulbos tunicados

Poseen las siguientes características:

- (a) Almacenan nutrientes en la parte basal de sus hojas (hojas modificadas llamadas **catáfilos**)

- (b) Los catáfilos pueden ser **reservantes** o suculentos si sirven para almacenar nutrientes, o **protectores** o fibrosos si se encuentran en la parte externa del bulbo
- (c) Tienen crecimiento limitado
- (d) En la base hay un tallo comprimido, del cual se desarrollan las raíces adventicias
- (e) Su yema apical es reproductiva
- (f) Desarrollan raíces adventicias

Ejemplo / Caso

Un conocido ejemplo de bulbo tunicado es la cebolla, donde lo que comemos corresponde, efectivamente al bulbo, desechando cualquier tallo aéreo que pueda salir de él.

5.11. Bulbo lobulado

Se caracterizan por:

- (a) Almacenar sustancias de reserva en yemas axilares desarrolladas («diente» o lóbulo)
- (b) Cada yema axilar tiene sus propios catáfilos almacenadores y protectores. Y todos están protegidos por fuera por otros catáfilos protectores
- (c) Al centro de los catáfilos almacenadores se hayan los catáfilos fotosintetizadores, que pueden dar origen a una nueva planta
- (d) Tener crecimiento ilimitado
- (e) En la base hay un tallo comprimido, del cual se desarrollan las raíces adventicias
- (f) Desarrollar raíces adventicias

Ejemplo / Caso

Un conocido ejemplo de bulbo lobulado es el ajo, donde la parte que comemos es, efectivamente, una yema axilar.

5.12. Bulbo escamoso

Se caracteriza por:

- (a) Almacenar nutrientes en la parte basal de sus hojas (catáfilos de reserva)
- (b) Estar dispuestos como tejas, a diferencia de los tunicados que están simplemente superpuestos
- (c) No presentan catáfilos protectores

6. Hipocotilo

A veces, consumimos otras partes de la planta. Los hipocotilos son una mezcla entre la raíz y el tallo, es decir, a la **parte basal del tallo**. Así, en estas especies hay un engrosamiento del tallo y, en mayor o menor medida, también un engrosamiento de la raíz.

Cuando el engrosamiento se da más hacia la raíz, decimos que estamos antes un **tubérculo radical o raíz tuberosa**.

Recordemos que la célula vegetal debe ser considerada como un sistema de membranas lipoprotéicas. El modelo de Singer dice que las membranas están compuestas por bicapas de fosfolípidos con proteínas que atraviesan la membrana (proteínas integrales) y proteínas periféricas adheridas a la membrana, que no cruzan la membrana completamente.

Además, dentro de la célula, las membranas son fundamentales, porque dentro van las enzimas que son imprescindibles para el desarrollo celular. Las vesículas son esenciales para mover moléculas sintetizadas en el **dictiosoma** a su área de consumo.

Observación. El Aparato de Golgi se denomina Dictiosoma en las células vegetales.

En una célula, cuando se desee unir dos moléculas para formar un enlace, se requerirá de energía. Esa energía puede ser recuperada luego, al romper ese enlace. A este proceso de síntesis y degradación se le llama **metabolismo**, el cual ocurre, principalmente, con **moléculas orgánicas** (aquellas que poseen átomos de carbono en su estructura).

Dentro de las plantas, diremos que las **células parenquimáticas** son las células con contenido vivo, que todavía **no están especializadas**. ¿Y de donde se obtiene el material para «armar» estas células? De la fotosíntesis, la cual transforma energía lumínica en energía química (que queda **contenida en moléculas de glucosa** – $C_6H_{12}O_6$) a través de los cloroplastos.

La glucosa puede transformarse en **almidón** o **celulosa** al agruparse con otras glucosas. Estas agrupaciones reciben la denominación de **macromoléculas**. El almidón se caracterizará por ser soluble en agua, mientras que la celulosa no.

1. Almidón

Se puede formar de **amilosa** (cadena lineal de glucosas unidas por enlaces α **hidrolizables** entre los carbonos 1 y 4), o **amilopectina** (cadenas ramificadas de glucosas, donde la cadena principal es una amilosa, a la cual se le unen otras amilosas con enlaces α entre los carbonos 1 y 6).

La amilosa posee menor cantidad de glucosa que la amilopectina, y esta última es responsable de formar 75% de los almidones comunes.

Plantas como la papa, el camote o la betarraga tienen un 20% de almidón.

2. Celulosa

Forma entre el 40% al 60% de la pared celular, pudiendo presentarse de forma pura. Una sola molécula de celulosa consiste de 100 a 15.000 unidades de glucosa, y más de 1000 moléculas forman una **microfibrilla de celulosa**.

Las macromoléculas de celulosa se unen mediante enlaces de **punto de hidrógeno**.

Las características más relevantes de la celulosa son:

1. Es un polisacárido
2. Se denomina como **glucano** (i.e. polímero de glucosa)
3. Es un polímero lineal de resistencia – Todas las moléculas constituyentes son iguales
4. Es una biomolécula orgánica que se produce *naturalmente* en la planta
5. Posee enlaces β glucosídicos **no hidrolizables** entre el C_1 y el C_4

6. Es muy permeable

Observación. Que sea un enlace no hidrolizables implica que solo se puede romper con una enzima (**celulasa**)

2.1. Microfibrillas de celulosa

Como se mencionó, polisacáridos lineales formados por monómeros de glucosa unidos por enlaces β (1-4) forman la celulosa. Las largas moléculas de celulosa se asocian entre sí por enlaces de puente de hidrógeno y forman la estructura denominada **microfibrilla de celulosa**, la cual contiene alrededor de 50 moléculas de este polisacárido, siendo muy resistentes.

3. Pared celular

La **pared primaria** es una estructura mecánicamente dinámica que rodea ala célula durante su proceso de rápida expansión o elongación celular –proceso que sigue a la división celular. Crece hacia afuera de la membrana plasmática.

La **pared secundaria** es una estructura mecánicamente estática que determina la forma y tamaño de la célula en su máxima diferenciación. Crece entre la pared primaria y la membrana plasmática.

3.1. Capas

1. Lamina media
2. Pared primaria
3. Pared secundaria (solo si necesita –e.g. las células que deben transportar agua)

3.2. Lámina media

Se encuentra **entre dos células adyacentes** y está constituida de **2 pectinas** (polímeros muy ramificados):

- (1) Arabinogalactano (Arabinosa + Galactosa) Pectina neutra
- (2) Ramnogalacturonano (Ramnosa + Ácido Galacturónico) Pectina ácida

Estas pectinas tienen un papel importante en la **flexibilidad de la pared celular para el crecimiento**. Pueden hidratarse (forman geles), aportando plasticidad a la pared celular.

Es la responsable de **cementar y mantener unidas las células**. Además, se adicionan iones de calcio (Ca^{++}) para formar **Pectatos de Calcio**, los cuales son menos susceptibles de romperse, y corresponden a pectinas muy unidas.

3.3. Pared Primaria

Corresponde a la primera capa claramente visible de la pared celular. Se localiza entre las membrana plasmática y la lámina media, siendo responsable de la forma y tamaño inicial de la célula vegetal y su posterior desarrollo.

Esta pared celular aparece en *todas las células vegetales*, originándose en la división celular y se sintetiza durante todo el crecimiento de las células metabólicamente activas (e.g. parenquimáticas, secretoras, etc.).

Está formada por los siguientes elementos:

- (1) Microfibrillas de celulosa (70%) **laxa y desordenada**
- (2) **Xiloglucano** o hemicelulosa (Xilosa + Glucosa)
- (3) Arabinogalactano y Ramnogalacturonano
- (4) Glicoproteínas

3.4. Plasmodesmos

Pese a que la pared celular es permeable, existen conductos denominados **plasmodesmos** que conectan los citoplasmas de células adyacentes, formando el **simplasto**. Por los plasmodesmos pasan membranas de ambas células que, si corresponden a membranas de retículo endoplasmático, se denominan **desmotúbulos** al atravesar la pared primaria.

Los plasmodesmos pueden ser primarios o secundarios, según si se formaron en la división celular, o en una etapa más avanzada de la vida de la célula, respectivamente. Además, pueden cerrarse si la planta así lo requiere (e.g. ante la presencia de un virus).

La contraparte de la vía simplástica, es la vía **apoplástica**, la cual es más rápida y pasa por fuera de paredes celulares de las células.

3.5. Pared secundaria

Aparece una vez que la célula ya se especializó y no va a crecer más. Presenta un **grado de polimerización de la celulosa mayor que la pared primaria**, teniendo *más tipos* de polímeros que esta. Además, la disposición de las microfibrillas de celulosa es más **ordenada y compacta**.

Usualmente aparece en células que tienen la misión de dar soporte o conducir sustancias. Cuando se va construyendo, se van depositando sucesivas capas de microfibrillas de celulosa (**aposición**). Así, una vez terminada, **la célula muere por apoptosis**.

Además, es el componente principal de la madera, teniendo muy **pocas pectinas y glicoproteínas**.

Está constituida principalmente por:

- (1) Celulosa + Lignina (Xilema, Fibras esclerenquimáticas)
- (2) Celulosa + Cutina (Epidermis y Anexos –e.g. las manzanas con epidermis cutinizada, tienen «cera» por fuera.)
- (3) Celulosa + Suberina (Peridermis)
- (4) Celulosa + Silicatos (Pastos)

Aquí, destaca la relevancia de la lignina, pues es bastante común encontrarla.

3.5.1. Lignina

Presenta un elevado peso molecular que resulta de la unión de varios ácidos y alcoholes fenilpropílicos. Es un polímero natural muy complejo.

Además, está presente en células conductoras en el xilema (células traqueideas y traqueas) y en células que aportan a la resistencia estructural de las plantas (fibras y células pétreas).

4. Formación de la pared celular

A grandes rasgos, la pared celular se forma de la siguiente manera:

1. Fragmoplasto (fragmosomas): Son vesículas en la zona del fragmoplasto de la célula en división.
2. Placa celular: Es la fusión de vesículas de fragmosomas.
3. Lámina media: Contacta paredes laterales de células hijas.
4. Pared primaria
5. Pared secundaria (no siempre presente)

La formación del fragmoplasto ocurre en la telofase. Es importante recordar que las etapas de la mitosis son profase, pro metafase, metafase, anafase y telofase

Todos los materiales vienen del Dictiosoma, pues sintetiza las pectinas

5. Células, organelos, estructuras y compuestos celulares observables a través del microscopio óptico

5.1. Microscopio óptico

En los próximos laboratorios ocuparemos un microscopio binocular con 4 objetivos: 4X, 10X, 40X y 100X (**no** usaremos 100X); una Platina («mesita de trabajo donde va la muestra»), una fuente de luz, un condensador o diafragma (permite controlar la entrada de luz), un tornillo macrométrico (sube y baja la platina) y un tornillo micrométrico (permite un mayor enfoque).

¡Importante! Al terminar de ocupar el microscopio, se baja la platina, se deja la muestra sobre el me-són y se apaga la luz.

5.2. Colorantes

La **safranina** siempre tiñe de rojo la lignina (indica la presencia de pared secundaria).

Por su parte, el **fast green** se une a la celulosa (pared primaria), adquiriendo una coloración azul clara/verde.

Observación. Una célula es **isodiamétrica** cuando en el plano longitudinal y en el plano trans-versal tienen la misma forma. Por su parte, cuando se ven distintas en dos planos, se llaman **diamétricas**.

6. Células vivas y muertas

Se diferencian en la tinción y el tipo de pared. Las células vivas serán todas aquellas que tengan pared primaria y organelos, mientras que las células muertas poseen pared secundaria (e.g. el xilema: por apoptosis, la célula saca todo los organelos en su interior para dar paso al agua, manteniendo su forma solo por la pared secundaria).

7. Vacuola

Organelo celular rodeado por una **membrana denominada tonoplasto**. Generalmente de gran vo-lumen replegando el citoplasma a la periferia. Almacena agua y otras sustancias, está relacionada con la **turgencia celular**.

Puede almacenar **taninos** o **cristales** (sustancias de desecho), para que la planta, luego, se encargue de deshacerse de ellos. Se ven fácilmente bajo el microscopio.

Es capaz de absorber mucha agua debido a que concentra gran cantidad de sales (**hipertónico**), mien-tras que el citoplasma es **hipotónico**. Y no «estalla» debido a que la pared celular es muy resistente.

La vacuola se puede ver bajo el microscopio cuando tiene pigmentos hidrosolubles, como los antocia-nos.

Si el medio exterior es más hipertónico que la vacuola, entonces el agua de la vacuola sale de la célula y ocurre la **plasmólisis**. Ahí, la célula «se chupa», a excepción de la pared celular, solo quedando sujetas a esta última a través de los plasmodesmos.

8. Plastidios

Organelos de distinta forma y tamaño, con doble unidad de membrana. Pueden ser coloreados o inco-loros, provienen de **proplastidios** (ancestro común) de células meristemáticas. De acuerdo a si tienen pigmentos o no, se pueden clasificar en dos:

(a) Con pigmentos

1. Cloroplastos: tienen clorofila, pigmento verdoso
2. Cromoplastos: pigmentos de tonos rojos y naranjos
 - Globulosos
 - Fibrilares o tubulosos
 - Cristalinos
 - Membranosos

(b) Sin pigmentos

1. Leucoplastos
 - Amiloplastos: plastidios no pigmentados que almacenan almidón
 - Elaioplastos: almacenan aceites
 - Aleuoplastos: almacenan proteínas

8.1. Cloroplastos

Organelos de doble membrana con forma de disco de color verde con presencia de clorofila. Se encuentran en órganos que presentan una epidermis como tejido externo, principalmente en hojas.

En la epidermis, **solamente las células oclusivas presentan cloroplastos** (partes del estoma). El centro del estoma se llama **ostiolo**.

8.2. Cromoplastos

Organelos con pigmentos carotenos (color amarillo, naranja), licopenos (color rojo), xantofilas (color amarillo).

Se originan a partir de proplastidios o de cloroplastos que han perdido la clorofila. Se encuentran en diversos órganos a los que le otorgan su color característico como pétalos (atrae polinizadores), frutos o raíces (atrae dispersores).

8.3. Leucoplastos

Organelos *no* pigmentados que almacenan productos celulares: almidón (amiloplastos), lípidos (elaioplastos) y proteínas (aleuoplastos). Se encuentran principalmente en tejidos reservantes.

Amiloplastos

Almacenan almidón, corresponden, netamente, a los granos de almidón. El almidón se almacena en **capas concéntricas o excéntricas** en torno a un punto denominado **hilo**. Se utiliza lugol (tintura de yodo) para su reconocimiento.

9. Cristales

Productos de desecho de las plantas que se acumulan en la vacuola en forma de cristales. Los más comunes son cristales de oxalato de calcio y los menos comunes son los de carbonato de calcio.

Usualmente están en vacuolas de las hojas, pues ellas se terminarán cayendo, deshaciéndose de los desechos.

Oxalato de calcio

Pueden tener distinta forma

- Drusa: agregado de cristales prismáticos.
- Cristal prismático
- Rafidio: cristales con forma de aguja

Carbonato de calcio

Están en forma de **cistolito**, cristales agregados sobre una invaginación celulósica de la pared primaria.

Un **litocisto** es una célula que tiene un cistolito en su interior.

Recordemos que todas las células parten indiferenciadas.

Recordemos que las yemas son **áreas meristemáticas**, donde se hayan los meristemas. Y, precisamente, en los meristemas es donde ocurre la mitosis, donde una célula madre da origen a dos células hijas.

Una de las células hijas seguirá siendo meristemática, mientras que la otra, luego de elongarse, **se diferencia**. Esta célula diferenciada se denomina como **célula derivada**.

Todos los tejidos están formados por células derivadas.

Otro lugar donde se pueden encontrar meristemas, además de las yemas, son las raíces, específicamente en los **ápices radicales** (las puntas de las raíces).

Los anteriores meristemas localizados sirven para la elongación de la planta, pero para el engrosamiento se tienen los **meristemas laterales**, los cuales se hayan en tallos y raíces y sirven para el engrosamiento de estas estructuras.

Las células formadas a partir de los meristemas están conectadas entre sí, formando el **simplasto**, permitiendo que las células interactúen entre sí y **formen tejidos**. Y, a su vez, los tejidos pueden interactuar entre sí y formar **sistemas de tejidos**.

Los tejidos, en botánica, suelen clasificarse en **simples** o **complejos**, dependiendo de si están formados por un solo tipo de células o varios, respectivamente.

Ejemplo / Caso

Ejemplos de células son las traqueidas, las células oclusivas, o las esclereídas.

Ejemplos de tejidos son el xilema, la epidermis o el parénquima.

Ejemplos de sistemas, son el dérmico (de cubierta), el fundamental (de relleno) y vascular (de transporte).

Las plantas pueden dividirse en **briófitas** (no vasculares como el musgo) y **traqueófitas** (plantas vasculares).

Las briófitas, entre otras cosas, se caracterizan porque no poseen tejidos diferenciados o especializados.

1. Sistema dérmico

Se encuentra formado por dos tejidos, ambos con función de cubrir estructuras aéreas y subterráneas: **epidermis** y **rizodermis**, respectivamente.

La epidermis cubre hojas, tallos herbáceos, frutos y flores. Por su parte la rizodermis cubre las estructuras subterráneas más viejas, y la epidermis las más nuevas.

1.1. Epidermis

Está formada por 4 células:

1. Células de cubierta

2. Células oclusivas de los estomas.
3. Células anexas de los estomas.
4. Tricomas

Estas células **suelen ser isodiamétricas**.

La epidermis puede tener más de una capa de células (monoestratificada), pudiendo ser biestratificada, triestratificada, etc.

Es importante saber que la epidermis estará presente desde períodos tempranos de la vida de la planta y que, posteriormente conforme esta vaya creciendo, la epidermis será «reemplazada» por una capa aún más superior: la **peridermis**.

Los pigmentos de la vacuola son hidrosolubles, mientras que los pigmentos de los cloroplastos y cromoplastos son liposolubles.

1.1.1. Células de cubierta

Pueden (y suelen) ser transparentes e incoloras (pueden o no tener pigmentos en la vacuola o cromoplastos y cloroplastos). Poseen una pared externa en la cual se encuentra una cera denominada **cutina**, entregando protección e impermeabilidad al agua.

La capa de cera sobre la epidermis se denomina **cutícula**, la cual se fija en la **pared tangencial externa** y, en parte, en las **paredes radiales**.

Además, sobre la cutícula suele ubicarse otra capa adicional de cera llamada **cera epicuticular**, la cual agrega todavía más protección a la estructura. Esta cera suele ser de color blanco, las cuales se denominan ceras **pruinosas**.

Como la cera es impermeable, se necesitan poros para dejar pasar agua de vez en cuando.

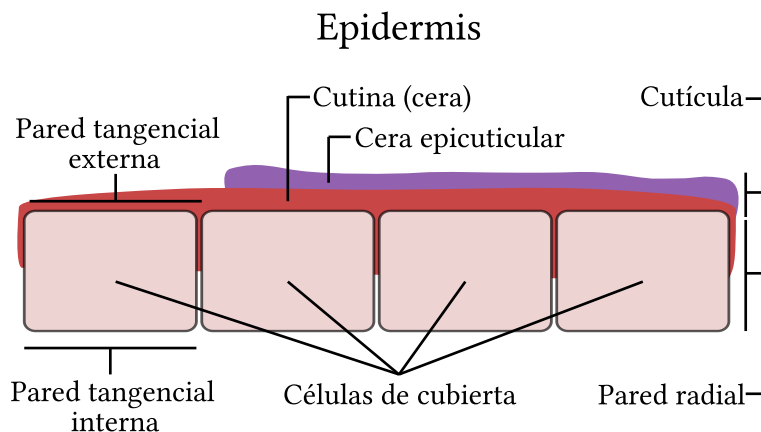


Figura 2: Epidermis compuesta de células de cubierta con cutícula sobre ellas

1.1.2. Estomas

Son los poros a través de los cuales la planta intercambia CO_2 y O_2 con el exterior. Forman el **complejo estomático** (células oclusivas, ostiolo, células anexas y cavidad subestomática).

Dos **células oclusivas** forman una estructura similar a dos riñones, las cuales *poseen cloroplastos*, y forman un orificio llamado **ostiolo**. La pared al interior del orificio es la **pared ventral**, mientras que la pared externa es la **pared dorsal**.

Adicionalmente, alrededor de las células oclusivas están las **células anexas** (aka subsidiarias, de guarda, acompañantes) que son otras células de la epidermis.

Sobre las células oclusivas, además, también hay (y a veces más) cutícula; mientras que debajo de ellas hay un parénquima con espacios intercelulares muy grandes, denominado **cavidad subestomática**

Cuando las células subsidiarias no están presentes, el complejo estomático recibe el nombre de **complejo estomático anomocítico**.

1.1.3. Tricomas

Son evaginaciones de las células epidérmicas (también cubiertas con cutina), con formas de vellosidades (filamentosos).

Los tricomas pueden ser no glandulares (**unicelulares filamentosos**, **pluricelulares filamentosos**), o **glandulares**. Todos sirven para dar protección de la radiación del medio externo y evitar la pérdida de agua. En particular, el globular posee sustancias que pueden ser aromáticas o de defensa.

Los estomas y los tricomas pueden estar en ambas caras de la hoja, pero usualmente están en la inferior

1.2. Rizodermis

Es «la epidermis de las raíces» con la única diferencia de que no hay estomas, sí tricomas, pero que son llamados como **pelos radicales** cuya función es la absorción de agua y sales. Crecen a no más de 1 cm del ápice de la raíz (raíces nuevas), en la **zona de diferenciación**.

Estos tricomas se originan a partir de células de la rizodermis llamadas **tricoblastos**, y su función es aumentar la superficie de absorción de la raíz. Sin embargo, viven poco tiempo, siendo reemplazados de forma continua.

Cuando los pelos radicales mueren, la rizodermis es reemplazada por una **exodermis**, la cual está constituida por *células sub-rizodérmicas* del parénquima cortical, las cuales suberifican sus paredes celulares.

2. Sistema fundamental

Se encuentra formado por tres tejidos: **parénquima**, **colénquima** y **esclerenquima**. Con ellos estructura todos los órganos de la planta (tallos, raíces, etc.)

2.1. Parénquima

Es un tejido formado con células de paredes primarias celulósicas (i.e. células vivas, teñidas con *fast green*) que cumplen una función particular (e.g. fotosíntesis, almacenamiento, intercambios gaseosos, metabolismo hormonal o enzimático, transporte simplástico). De esta manera, es fundamental para la planta contar con este tipo de células. De hecho, en este tejido hay un mayor porcentaje de células vivas. Tienen distintas formas y distintas ubicaciones.

Cuando el **parénquima es fotosintetizador**, se denomina **clorénquima**, el cual es verde y se halla en las hojas, en tallos herbáceos, en las flores (en sus estructuras verdes) y en los frutos.

También puede ser un **parénquima almacenador**, el cual puede aparecer con células de distinto tamaño y color, y se halla en:

- **Tallos:** Se encuentran en el centro del tallo o en su periferia, y se denominan **parénquima medular** o **parénquima cortical**, respectivamente
- **Raíces:** Se encuentran usualmente en la periferia, y se denomina **parénquima cortical**
- **Frutos:** Se encuentra en la parte media del fruto y se denomina **mesocardio**.

- **Semillas:** Se encuentra en el **endosperma**

Si el parénquima se encarga de almacenar agua, entonces se le denomina **parénquima acuífero** o **hidrénquima**

El parénquima también podría ser un parénquima con **muchos espacios intercelulares**, denominándose **aerénquima**. Este parénquima sirve esencialmente para el intercambio gaseoso, pues lo hace más eficiente. También sirve para darle flotabilidad a los tejidos, por lo que se pueden hallar en plantas acuáticas.

En las hojas también hay aerénquima y clorénquima, pero reciben otros nombres. En la parte superior de la hoja está el *clorénquima*, el cual se denomina **parénquima empalizado**, mientras que en la parte inferior de la hoja está el *aerénquima*, el cual se llama **parénquima esponjoso**.

2.2. Colénquima

Es un tejido formado por células vivas con pared primaria. Su función es mecánica, en el sentido de tener relación con el **refuerzo de la estructura de la planta**, permitiendo que la planta se mueva y se doble, pero que vuelva a su posición.

Para cumplir su función la célula presenta una **pared primaria desigualmente engrosada**: se engrosa en ángulo parietales (asociados a la pared → ángulos de la pared) a base solamente de celulosa. Este engrosamiento en los ángulos se denomina **colénquima angular**.

Se agrupa en ciertos sectores donde puede producir mayor refuerzo: en tallos, hojas, frutos, semillas y tallos herbáceos. Algunos tallos que presentan forma cuadrada poseen **bandas de colénquima** en sus esquinas.

El colénquima es **diamétrico**, pues es alargado en un corte longitudinal, y pequeño en un corte transversal

2.3. Esclerénquima

Es un tejido formado por células muertas, con paredes secundarias lignificadas. Por lo anterior, *se tiñe de rojo con safranina*.

Las células del esclerénquima no poseen contenido celular, y su **función es netamente mecánica**. Las plantas perennes lo presentan en mayor medida junto con el colénquima, ya que es energéticamente más costoso, por lo que las plantas de vida corta no lo presentarán tanto.

Si la célula es larga o diamétrica, se llama **fibra esclerenquimática**; si la célula es isodiamétrica, se denomina **esclereidas** o **células pétreas**. Ambas se presentan en todas las estructuras vegetales (quizás no en las frutas) siempre agrupadas.

Las fibras esclerenquimáticas se agrupan en **bandas** y se caracterizan por comenzar y terminar en puntas.

Al interior de las células del esclerénquima está el **lumen**, que es lo que queda dentro de la célula luego de que esta haya muerto. Además, donde estaban las conexiones con las demás células (plasmodesmos) quedan los orificios, denominados **puntuaciones** (hay una o dos en las fibras esclerenquimáticas, mientras que hay más en las esclereidas).

El límite parietal externo de las células esclerenquimáticas es **angular**, mientras que el límite interno es **circular**.

Glosario

Meristema Tejido de la planta en una zona determinada, compuesto por células embrionarias (se pueden dividir), con al-

ta actividad mitótica, un núcleo activo de gran tamaño, pared primaria celulósica, vacuolas pequeñas y forma isodiamétrica

Cuando hablamos de crecimiento primario, hablamos de la forma en la que primero crecen las plantas. **Todas las plantas tienen crecimiento primario.**

Esencialmente, el crecimiento primario permite el crecimiento en **longitud** de tallos y raíces (y la expansión *indirecta* de hojas y frutos). Mientras que el crecimiento secundario permite el crecimiento en **grosor**.

Aunque suene redundante, es importante mencionar que el crecimiento primario está asociado a **meristemas primarios**, los cuales surgen del meristema apical y corresponden, fundamentalmente, a la protodermis, el meristema fundamental y el procámbium.

De esta forma, se infiere que el crecimiento secundario no ocurrirá en todas las plantas y las células adultas serán las que, en algunos casos, serán las que se dividen al recuperar parte de sus propiedades meristemáticas.

De esta forma, recordemos que las células no viven aisladas, forman tejidos que conforman sistemas de tejidos que, finalmente, constituyen órganos.

Ejemplo / Caso

Por ejemplo, una hoja (órgano) tiene 3 sistemas de tejidos: dérmico, vascular y fundamental.

Recordemos, también, que las yemas resguardan el tejido meristemático (células embrionarias, isodiamétricas con forma cúbica que *pueden hacer mitosis*). En él, las células meristemáticas producen, al dividirse, una célula meristemática y una célula derivada, **ambas con núcleo grande** (en comparación con el tamaño de la célula).

Posterior a la división celular, la célula derivada, con núcleo grande, comienza a **elongarse** porque **la vacuola comienza a llenarse de agua**. De esta manera, cuando llegue a su tamaño esperado, comienza el proceso de diferenciación.

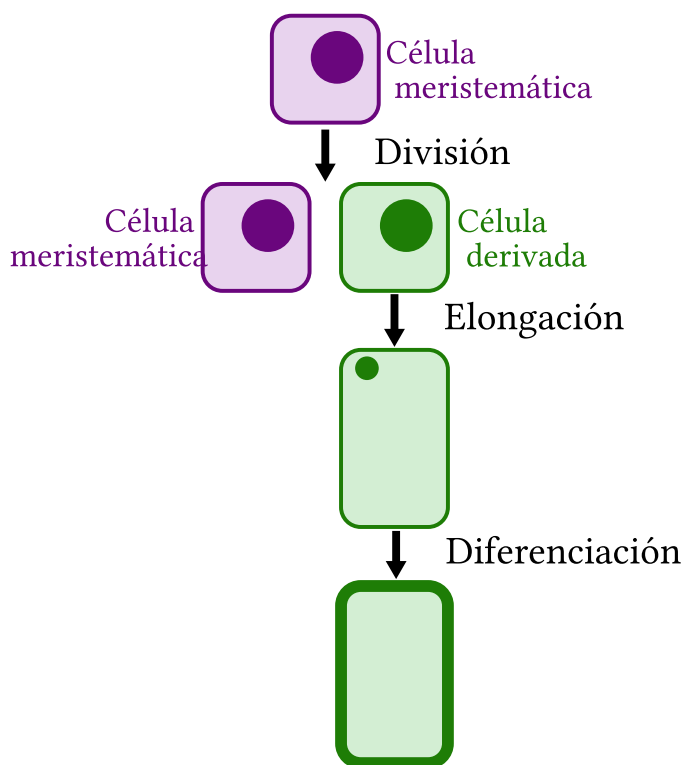


Figura 3: Etapas del crecimiento primario

Las células adultas no son capaces de dividirse (en la mayoría de los casos).

1. Meristemas apicales

Siempre han estado presentes, desde la semilla; más específicamente desde el embrión. El meristema que dará origen al tallo, se llama **meristema apical caulinar**, mientras que el meristema que dará origen a la raíz se denomina **meristema apical radicular**

Independientemente de si está en una yema apical o axilar, el meristema primario se denomina **meristema apical**, el cual posee distintas zonas, las cuales pueden verse en la Figura 4.

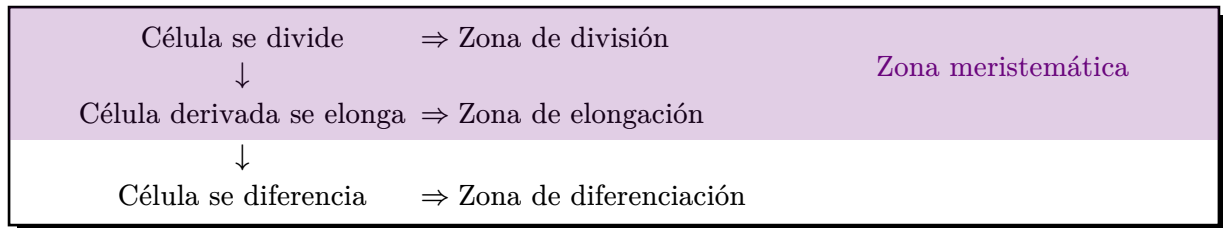


Figura 4: Zonas del meristema apical

Es importante observar que **solo en la zona de división y elongación hay células meristemáticas.**

1.1. Otros meristemas primarios

También existen otros meristemas primarios, como el **meristema intercalar** (encargado de alargar los entrenudos, ubicándose en su base) y el **meristema marginal** (encargado del crecimiento de la lámina de la hoja).

Estos meristemas **en algún momento se agotan** (i.e. las dos células hijas del meristema se vuelven en derivadas).

2. Etapas del crecimiento primario

2.1. División celular

Se clasifica de acuerdo a una *superficie*, habiendo dos tipos de divisiones distintas:

1. **División periclinal:** División paralela a la superficie que va a generar una célula derivada (abajo) y embrionaria (arriba).
2. **División anticlinal:** División perpendicular a la superficie. La célula derivada y embrionaria no poseen un «punto de salida» por defecto.

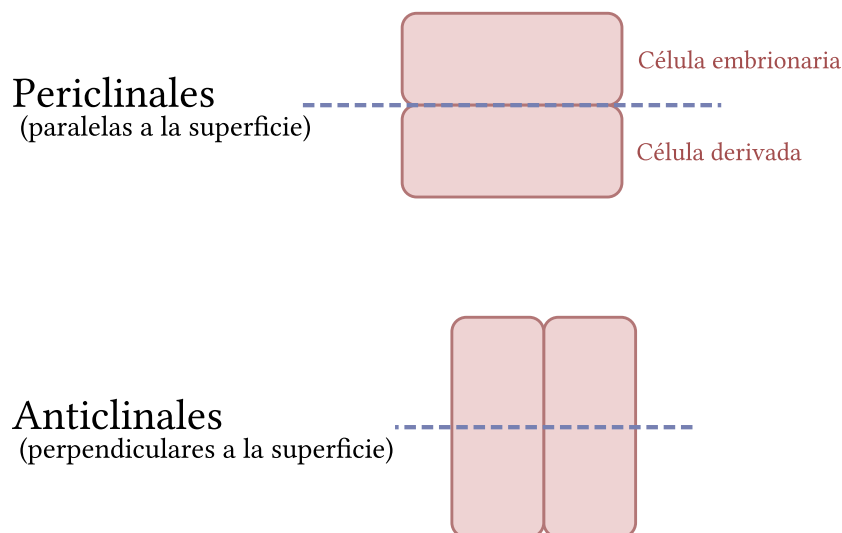


Figura 5: División celular de meristemas primarios

2.2. Elongación celular

Las células vegetales derivadas...

- (1) Comienzan a aumentar su volumen
- (2) Ingresan agua a la célula (a la vacuola)
- (3) Extienden las paredes celulares primarias celulósicas

La presión que ejerce la vacuola en la pared celular se denomina **presión de «turgor» o turgencia**, lo que fomenta el aumento del tamaño celular.

La vacuola debe tener solutos en el interior para permitir el paso de agua por ósmosis.

2.3. Diferenciación celular

Las células vegetales derivadas...

- (1) Dejan de elongarse
- (2) Adquieren su forma y tamaño definitivo
- (3) Adquieren la función para la cual están determinadas

3. Meristema apical caulinar

Meristema primario compuesto de una zona de división, una zona de elongación y una zona de diferenciación.

En la zona más apical (división), se haya la **túnica** y el **corpus**, zonas con células meristemáticas que darán origen a varias estructuras, y que usualmente lucen de un color más oscurecido al teñirse. En la zona de elongación se haya el **procámbium** y la **protodermis**, tejidos meristemáticos que darán origen al sistema vascular y dérmico, respectivamente. Ambos tejidos se encuentran rodeados de **meristema fundamental**, el cual dará origen a células del sistema fundamental (parénquima cortical, médula —en algunas plantas— y endodermis —en las raíces—).

El modelo de desarrollo del meristema apical descrito anteriormente se conoce como *teoría túnica-cuerpo*, existiendo, además de ella otra teoría que sirve para explicar lo mismo, pero de otra manera: la *teoría de zonación*.

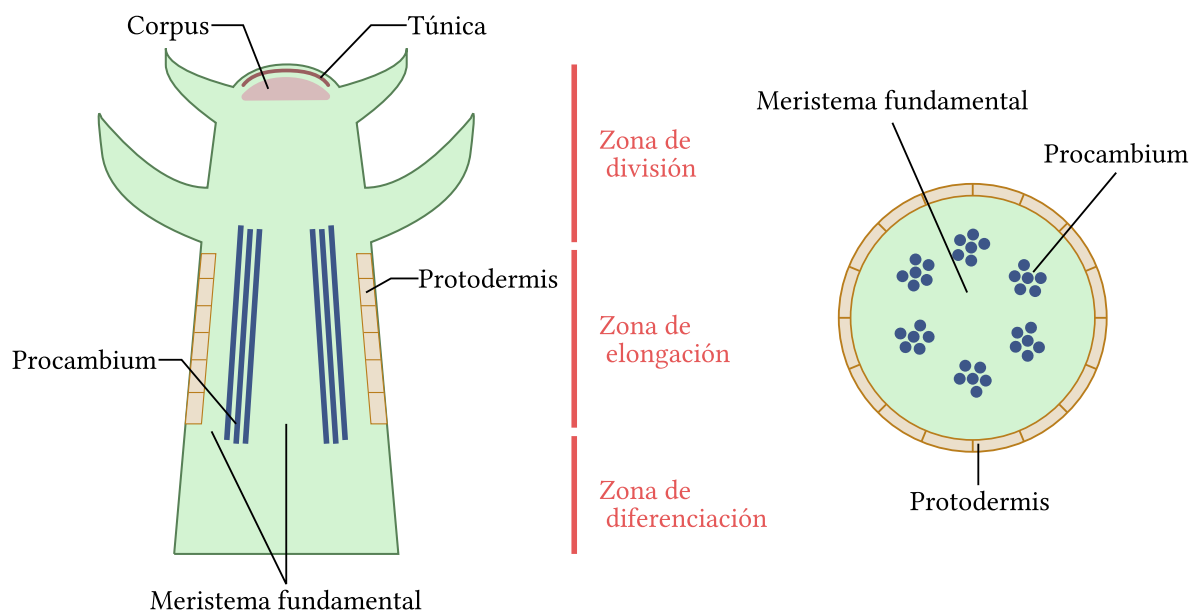


Figura 6: Corte longitudinal (izquierda) y transversal (derecha) de un meristema apical caulinar

3.1. Túnica

Son células muy pequeñas, en más o menos dos hileras, que solo se dividen anticlinalmente (hacia los lados). Dará origen a la protodermis en la zona de elongación, y a la epidermis en la zona de diferenciación.

3.2. Corpus

Son células, debajo de la túnica, que se dividen en forma anticlinal y periclinar, pues va a «generar el cuerpo» de la planta.

Dará origen al meristema fundamental en la zona de elongación, y al parénquima cortical y parénquima medular en la zona de diferenciación.

Además, también dará origen al procámbium en la zona de elongación, el cual producirá el **protoxilema** y el **protofloema**. Luego, en la zona de diferenciación, originará el **cambium fascicular** para dar origen al **xilema primario** y al **floema primario**.

4. Haces vasculares del meristema apical caulinar

4.1.1. Xilema

Sus células tienen una pared secundaria lignificada, con lumen amplio sin contenido vivo, y que realiza *transporte de agua y solutos*.

Sus tipos celulares se subdividen en **tráqueas** con placas de perforación en sus extremos para que pase el agua, sin pared primaria y sin lámina media; y **traqueideas** sin disolución de pared primaria ni lámina media. Hay zonas específicas en las traqueideas en las que solamente hay pared primaria, existiendo una abertura hacia el exterior de la célula. Estas zonas se denominan **punteaduras areoladas**, y a través de ellas, las alargadas traqueideas pueden transportarse agua y solutos. Las punteaduras también están presentes en las tráqueas.

En algunos casos, cuando se forma el metaxilema, durante la conformación del xilema primario, se puede generar un espacio sin células, conocido como **isla**.

A la tráquea a veces también se le puede denominar **elementos del vaso**, que, en su totalidad (todas las tráqueas unidas) forman el **vaso**, conducto continuo con el mayor diámetro existente en toda la planta.

Las traqueideas son más comunes que las tráqueas en las plantas. De hecho, son las únicas conductoras de agua en las coníferas, helechos y plantas vascularizadas sin flores en general. Las tráqueas, por su parte, están en las plantas con flores y en unas pocas gimnospermas.

4.1.2. Floema

Su función es *transportar y repartir por toda la planta las sustancias carbonadas producidas durante la fotosíntesis*, aquellas ubicadas en los lugares de almacenamiento, u hormonas vegetales.

Sus células tienen una pared primaria y contenido vivo.

Sus tipos celulares se subdividen en **tubos cribosos** (células anucleadas): membranas plasmáticas continuas con proteínas periféricas y placa cribosa (pared celular con poros que bordean la membrana y permiten que los materiales pasen de una célula a otra sin cruzar la membrana plasmática ni la pared celular) con calosa; y **células acompañantes**, con núcleo, citoplasma, conexión plasmodésmica y abundantes mitocondrias.

En las plantas sin flores, como los helechos o las coníferas, el floema consta de un tipo de célula conductora más primitiva, denominada **célula cribosa**, cuyo equivalente a célula acompañante se llama **célula albuminosa**.

Al conjunto de sustancias que son transportadas por el xilema y el floema se les denomina **savia**.

4.2. Formación de los haces vasculares en tallos

Recordemos que a partir del procámbium se origina el protoxilema y el protofloema. El **protoxilema** crece «hacia adentro» (**centrípetamente**) y el **protofloema** crece «hacia afuera» (**centrifugamente**). Ambos se empiezan a formar a partir de *divisiones periclinales* del procámbium.

En las dicotiledóneas, los haces vasculares tienden a formar un anillo, dejando una clara separación entre el parénquima cortical y el parénquima medular. Por su parte, en las monocotiledóneas esto no sucede tan a menudo.

Posteriormente, en la zona de diferenciación, el procámbium se convertirá en el **cambium fascicular**, dando origen al **metafloema** y al **metaxilema**, los cuales, se encuentran entre el protofloema y protoxilema, respectivamente, y el cambium, como se ilustra en la Figura 7.

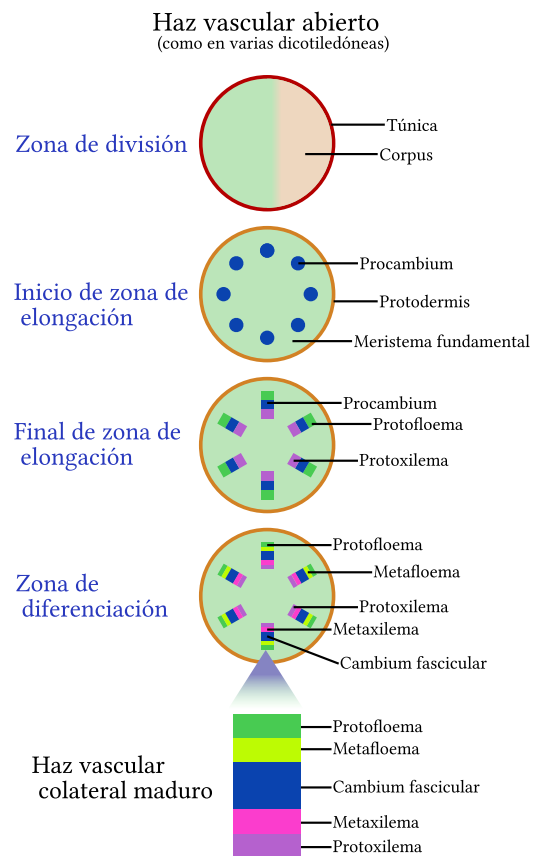


Figura 7: Desarrollo de haces vasculares, y su posterior conformación en haces vasculares abiertos (con cambium fascicular).

Como el xilema y el floema están **enfrentados**, decimos que estamos ante un **haz vascular colateral**. No todas las plantas tienen haces vasculares con cambium fascicular que les permita seguir creciendo. Cuando un haz vascular lo presente, decimos que son **abiertos**, si no, decimos que son **cerrados**.

Ejemplo / Caso

Las monocotiledóneas se caracterizan por no poseer cambium fascicular, pues se ha agotado. Un ejemplo se haya en la Figura 8

La unión del protoxilema y el metaxilema recibe el nombre de **xilema primario**. Mientras que la unión del protofloema y el metafloema recibe el nombre de **floema primario**.

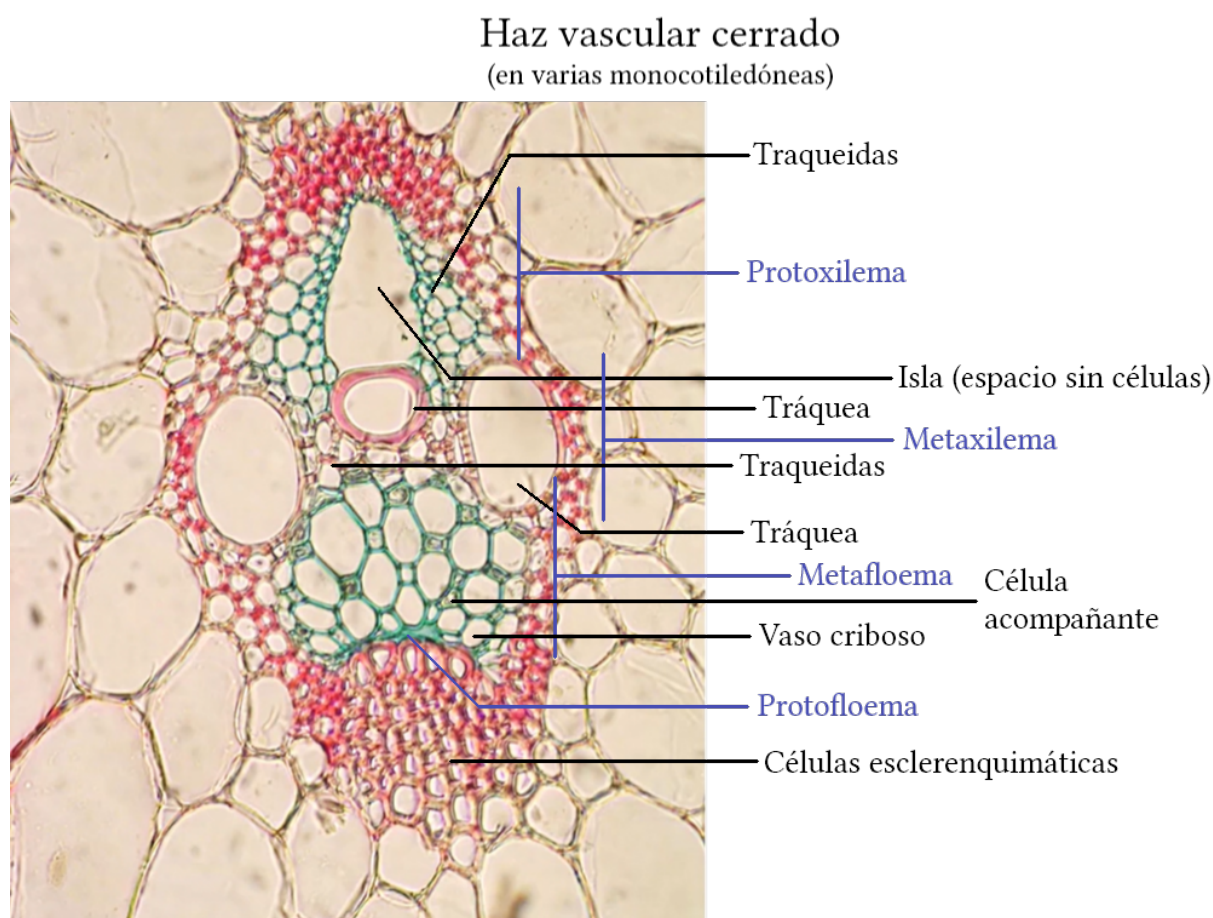


Figura 8: Haz vascular de una monocotiledónea (cerrado)

Imagen extraída de las cápsulas de clase de los profesores Miguel Gómez y Gabriela Cordovez, para el curso AGL101, "Botánica"

Las células «más viejas» de un haz vascular se hallan más alejadas del cambium fascicular (i.e. del centro del haz).

El haz vascular de las monocotiledóneas se encuentra rodeado de fibras esclerenquimáticas, mientras que en las dicotiledóneas no.

4.3. Características celulares de los haces vasculares de los tallos

1. En el **cambium fascicular**, las células se caracterizan por ser rectangulares, de paredes delgadas y estar ordenadas en filas y columnas radiales.

2. En el **metafloema**, las células poseen una **diferenciación centripeta** o **diferenciación exarca**, pues las células viejas siempre están más «hacia afuera».
3. En el **protofloema**, las células comienzan a «perderse», pues se transforman en otros tejidos como colénquima o parénquima cortical.
4. En el **protoxilema**, las células poseen lignificación escasa, la cual puede ser *anular* o *espiral*, sin cubrir toda la pared.
5. En el **metaxilema**, las células poseen una **diferenciación centrífuga** o **diferenciación endarca**, pues las células se van diferenciando desde el parénquima medular hacia el parénquima cortical. Las células diferenciadas, además, se caracterizan por poseer una pared secundaria lignificada, ya sea de forma *escaleriforme*, *reticulada* o *punteada*.

4.4. Haz vascular maduro

Posee las siguientes estructuras:

1. **Protoxilema**: Divisiones periclinales del procámbium (zona de elongación).
2. **Metaxilema**: Divisiones periclinales del cambium fascicular.
3. **Metafloema**: Divisiones periclinales del cambium fascicular.
4. **Protofloema**: Divisiones periclinales del procámbium (zona de elongación).

1. Meristema apical radical o radicular

En esencia, podemos decir que este meristema es un meristema subapical, siendo el encargado de formar las raíces primarias.

Recordemos que la raíz es la encargada de la producción de hormonas y otras sustancias que regulan el desarrollo y estructura vegetal, además de la absorción de agua y minerales del suelo. Otras raíces modificadas (aéreas como los epífitos, tabulares o contrafuertes, de reserva, entre otras) cumplen funciones más diversas. También pueden existir relaciones de cooperación entre raíces y hongos (endomicorizas y ectomicorizas), y raíces y bacterias (para la obtención vegetal de amoníaco).

A grandes rasgos, se puede clasificar como **cerrado** si se diferencia claramente el origen de las células derivadas, o **abierto** si no se puede diferenciar claramente este origen.

También, posee una estructura adicional, denominada **caliptra**, formada por células adultas. Su función es proteger el meristema apical (de paredes delgadas) de las presiones mecánicas del suelo.

A diferencia del meristema apical caulinar, cuyo sentido de formación de tejido celular adulto es hacia abajo, en el meristema apical radical **el tejido adulto se forma en ambos sentidos**, hacia abajo (*gravitropismo positivo*, en la formación de la caliptra) y hacia arriba (*gravitropismo negativo*, en la formación de la raíz misma). Además, otra diferencia con el meristema apical caulinar es que este meristema **no posee primordios foliares**.

Finalmente, es importante mencionar que la raíz **también tiene zona de división, de elongación y de diferenciación**.

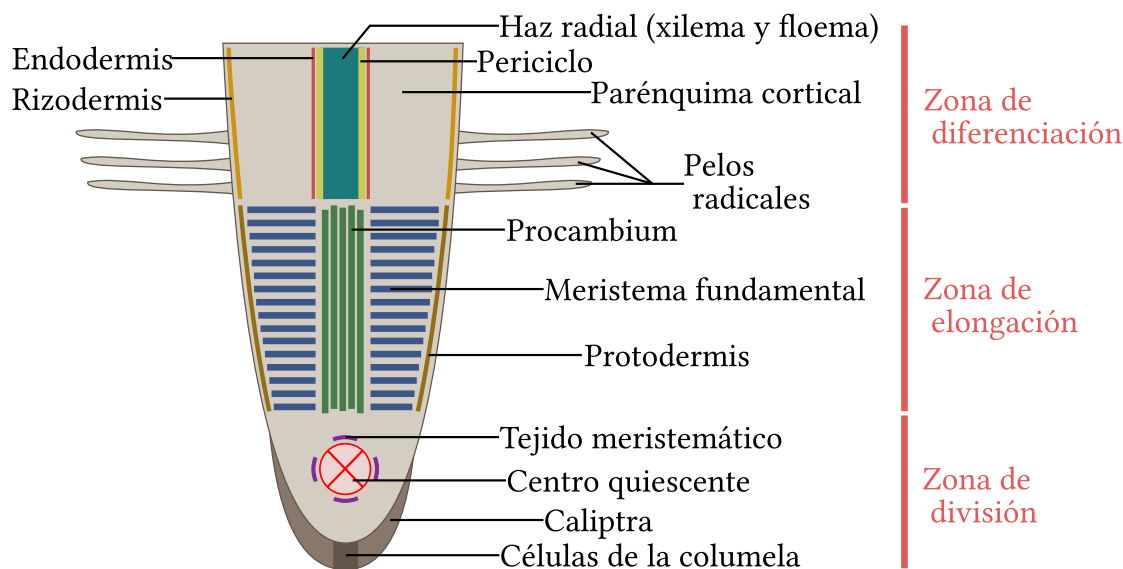


Figura 9: Corte longitudinal del meristema apical radicular

1.1. Zona de diferenciación

En la zona de diferenciación se hallan los **pelos radicales**, los cuales aumentan la superficie de absorción de la raíz; el **parénquima cortical (o córtex)**, y el **haz vascular radical**.

1.2. Zona de elongación

En la zona de elongación hallamos 3 regiones: el meristema fundamental, la protodermis y el procámbium.

1.2.1. Meristema fundamental

Solamente se encuentra en la periferia, por lo que, al generar el sistema fundamental, **sólo habrá parénquima cortical**. Adicionalmente, también se formará un tejido denominado **endodermis** cerca del centro de la raíz.

¡OJO! Aunque no hay parénquima medular en la mayoría de las raíces, en algunos casos sí lo hay. Habrá parénquima medular cuando la raíz no se origina de la radícula.

¿Cuándo sucede esto? Recordemos que en el embrión está la radícula, de la cual saldrá la raíz. Sin embargo, a veces la raíz puede originarse a partir de los tallos, siendo una raíz adventicia, teniendo, finalmente, parénquima medular, pues los tallos también tienen parénquima medular.

Ejemplo / Caso

Como en la monocotiledóneas las raíces tienen parénquima medular, sus raíces vienen de los tallos. Esto sucede porque su raíz proveniente de la radícula luego de un par de meses muere, quedando solo raíces adventicias.

1.2.2. Protodermis

Generará el sistema dérmico, el cual estará compuesto por los pelos radicales y la rizodermis (epidermis de la raíz).

1.2.3. Procámbium

En el caso de las raíces, el procámbium **es central**, y generará el sistema vascular (xilema primario, floema primario y **periciclo**).

1.3. Zona de división

En la zona de división hallamos un grupo de células que está en la «punta» del meristema, las cuales son de mayor tamaño que el resto de las células meristemáticas. **El ritmo de división de estas células es bajo**, por lo que «se las separa de las demás» y se les denomina **centro quiescente** (*quietud*), cuya función es estructural o de reserva. También sirve como un «punto de división» para diferenciar las funciones del meristema a su alrededor: las células a los lados generarán la protodermis y meristema fundamental; las que están debajo generarán la caliptra; y las que están arriba generarán el procámbium y el meristema fundamental.

1.3.1. Caliptra

Como se mencionó, la caliptra es **formada por las células meristemáticas debajo del centro quiescente**. Estas células deben madurar muy rápido para poder reemplazar la caliptra vieja, pues esta tiene una vida corta debido a que debe penetrar en un medio sólido. Así, sus funciones se pueden concentrar como:

- Protección apical
- Ayuda al crecimiento apical, gracias a la secreción de **mucílago apical**, un polisacárido que contiene ciertas enzimas que facilitan el crecimiento de los ápices, formando una capa viscosa denominada **mucigel**.
- Gravitropismo positivo de la raíz (hace que la raíz crezca hacia el centro de la Tierra). Las principales encargadas de esto son las células en el centro de la caliptra, denominadas como **células**

de la **columela** («columela» → «columnita»), las cuales son células alargadas verticalmente y ricas en amiloplastos, y que se denominan como **estatocitos**.

1.4. Haces vasculares del meristema apical radicular

Son haces característicos de raíces con crecimiento primario tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas. En estos haces, el **xilema se ordena como los radios de un círculo**, mientras que el **floema se encuentra en medio de los radios**.

Por fuera del haz radial está el **periciclo** y, más afuera del periciclo, se encuentra la **endodermis**. Fuera de la endodermis encontramos el **parénquima cortical** y, finalmente, la **rizodermis** con los pelos radicales.

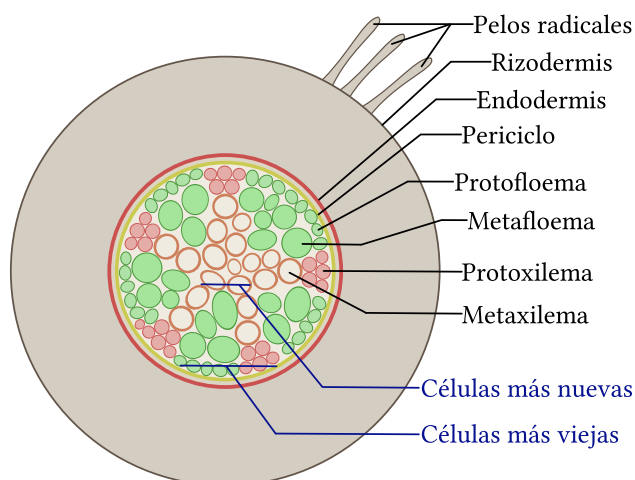


Figura 10: Corte transversal de un haz vascular radical

El periciclo **sí** es parte del haz vascular radial, pues tienen el **mismo origen**: el procámbium.

En cada radio de xilema, en la zona más interna, se haya el **metaxilema**, con células menos desarrolladas, mientras que hacia afuera se haya el **protoxilema** con células más desarrolladas (diferenciadas). De esta forma, las células más viejas están hacia afuera, y las más nuevas hacia adentro, concluyendo que el **xilema tiene desarrollo exarco** o centrípeto.

Las raíces con más de 5 arcos o radios de xilema son características de las monocotiledóneas, y se denominan poliarcas.

Raíces con menos cantidad de radios se denominan monarcas, diarcas, etc.

Por su parte, en el floema hay células más pequeñas de floema en la zona más exterior, y células más nuevas y grandes en la zona más interior, habiendo un desarrollo centrípeto al igual que en el xilema. De esta manera, el **floema tiene desarrollo exarco** también.

1.4.1. Periciclo

Corresponde a una sola capa de células, originada desde el procámbium, siendo parte del sistema vascular. Esencialmente, corresponde a un **tejido meristemático**, por lo que se le puede catalogar como **meristema primario**. Además, es el **responsable de la formación de las raíces laterales**, y se encuentra implicado en el crecimiento secundario de la raíz.

Podemos inferir que las raíces laterales no salen desde el exterior de la raíz madre, sino que desde el interior de ella, específicamente desde el periciclo.

1.5. Endodermis

El parénquima cortical de las raíces es un parénquima netamente almacenador. La endodermis corresponde a una **capa monoestratificada de células modificadas de la capa más interna de este parénquima cortical, rodeando el periciclo**.

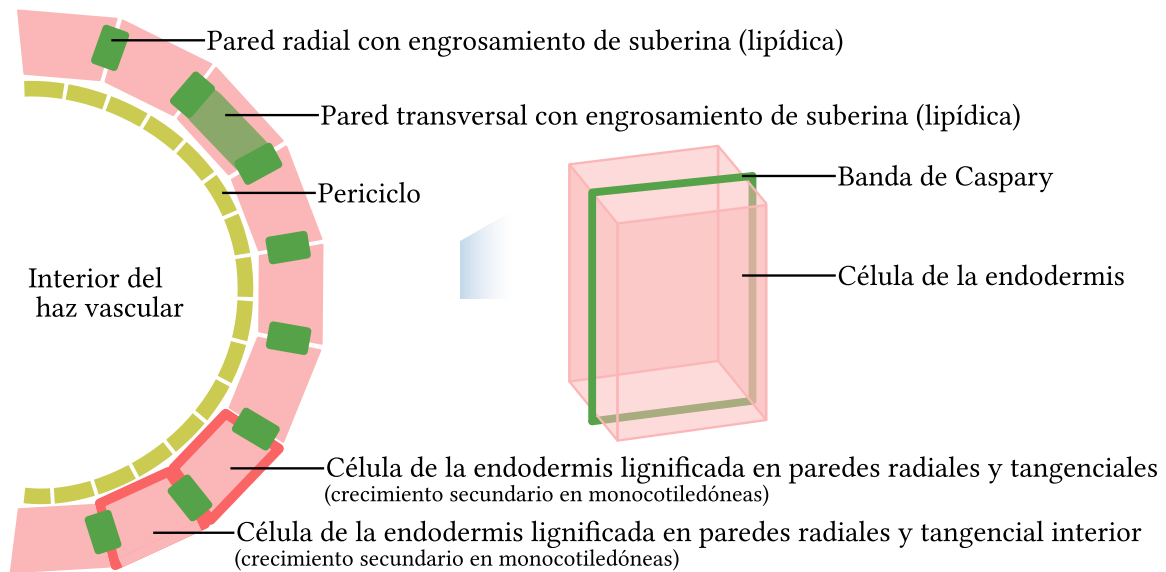


Figura 11: Células de la endodermis, con banda de Caspary

Estas células de la endodermis, poseen en sus paredes radiales y transversales un mayor engrosamiento con *suberina*, formando una banda que rodea la célula, llamada **banda de Caspary**.

De esta manera, el agua que entra a la raíz (**apoplásticamente**), deberá entrar al sistema vascular atravesando la pared tangencial de la célula de la endodermis, es decir, **simplásticamente**.

En las monocotiledóneas la endodermis no desaparece, pues no tienen crecimiento secundario. Sin embargo, aunque perdure, va a modificarse. Cuando la raíz primaria envejezca, la endodermis adquirirá lignina en las paredes radiales y en la pared tangencial interna (y a veces en la externa).

En las dicotiledóneas, por su parte, sí desaparecerá y será reemplazada por el xilema central.

1.6. Sistemas radiculares

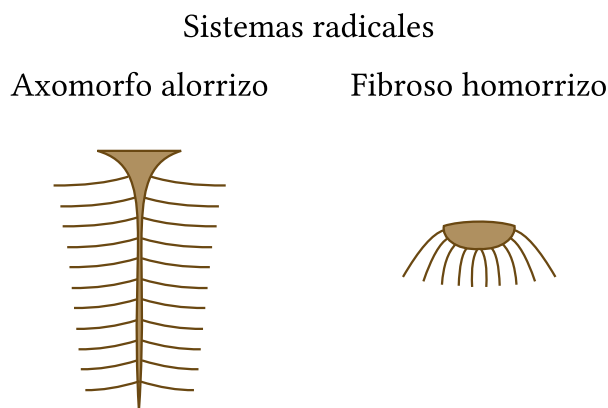


Figura 12: Sistemas radiculares visualmente

Existen dos sistemas radiculares o radicales, los cuales se diferencian por la forma de crecimiento de las raíces: el **axomorfo alorrizo** y el **fibroso homorrizo**. Ambos sistemas pueden entenderse como dos «estrategias» diferentes para obtener agua.

Los vegetales que se dan en ambientes más secos y desérticos se conocen con el nombre de **xe-rófitos** (*xeros* «seco» — *phyton* «vegetal»)

1.6.1. Axomorfo alorrizo (o primario)

- (a) Origen en la radícula del embrión.
- (b) Sin médula (parénquima medular).
- (c) Presente en la mayoría de las dicotiledóneas y gimnospermas
- (d) Se caracteriza por tener una raíz principal o *raíz axonomorfa*, acompañada por raíces laterales o secundarias.

1.6.2. Fibroso homorrizo (o fasciculado)

- (a) Origen en el tallo, pues son raíces adventicias.
- (b) Tienen parénquima medular.
- (c) Presente en monocotiledóneas, en plantas sin semillas y, en *menor medida*, en dicotiledóneas.

Estos pares de clasificaciones no son mutuamente excluyentes en ciertos niveles, pudiendo, además, tener la cualidad de ser **reservantes**. Por ello, es importante conocer el significado de estos términos clasificatorios:

Axomorfo Presencia de una raíz principal de la que se ramifican otras más delgadas.

Alorrizo Con crecimiento «hacia abajo».

Fibroso Raíz sin un eje principal, con todas sus ramificaciones de igual importancia.

Homorriza Con crecimiento horizontal.

2. Formación, histología y morfología de las hojas

Las hojas son unos de los órganos más modificables de las plantas, pudiendo presentarse en varias formas distintas a su constitución «normal», las cuales usualmente se asocian con la realización de fotosíntesis.

En este contexto, para la formación de la hojas intervienen tres meristemas, los cuales se encuentran listados en la Figura 13

| |
|--|
| Apical → Crecimiento longitudinal |
| Intercalar → Crecimiento longitudinal |
| Marginal → Crecimiento de la lámina en expansión |

Figura 13: Meristemas que intervienen en la formación de la hoja

2.1. Tipos de hojas según su función

Como se mencionó, las hojas son órganos altamente modificables, hallándose en varias formas posibles, las cuales son listadas a continuación:

1. **Nomófilos:** Son las hojas «normales», las que usualmente todos conocemos y las que realizan fotosíntesis.
2. **Catáfils:** Son hojas de tallos subterráneos con funciones de protección o almacenamiento.
3. **Antófilos:** Son las hojas que componen las flores.
4. **Hipsófilos:** Son hojas encargadas de proteger a las flores.
5. **Cotiledones o embriófilos:** Son las hojas embrionarias que aparecen una vez que germina la semilla.
6. **Hojas como espinas:** Son hojas que tienen usualmente la función de dar protección a la planta o, a veces, agarre.
7. **Hojas suculentas:** Son hojas almacenadoras de principalmente de agua, pudiendo también almacenar nutrientes.

8. **Hojas como espatas:** Son hojas que reemplazan o ayudan a las hojas de la flor en su labor de atraer a los polinizadores con sus colores vistosos y llamativos.
9. **Hojas como escamas:** Son hojas de menor tamaño cuya función principal deja de ser la fotosíntesis y pasa a ser la protección de tejidos, como los meristemas.
10. **Hojas esclerófilas:** Son hojas duras y robustas con textura similar a la del cuero. Poseen estas características para durar y sobrevivir largas épocas de sequía.

2.2. Tipos de hojas según su estructura

Las hojas se dividen en dos grandes grupos según su estructura: **megáflos** y **micróflos**.

2.2.1. Micróflos

Carecen de venación, o esta se encuentra reducida a un solo nervio, sin interrupción del haz vascular caulinar (esto es, no posee un «*espacio foliar*»¹ entre el haz vascular de la rama principal, y el haz vascular suyo propio). Se dice que los micróflos son **hojas no verdaderas o reducidas**.

Origen

Los micróflos probablemente se originaron a partir de una prolongación espinosa.

2.2.2. Megáflos

Presentan una venación compleja, presentando una interrupción respecto al haz vascular caulinar. Se dice que los megáflos son **hojas verdaderas**.

Origen

Los megáflos probablemente se originaron de una modificación de un grupo de ramas.

2.3. Formación de la hoja

2.3.1. Iniciación

El proceso de formación de las hojas inicia con la **formación de una protuberancia en un flanco del meristema apical caulinar**, aportando el primer indicio de que aparecerá una nueva hoja. La protuberancia se forma gracias a divisiones anticlinales de células de la túnica, y divisiones periclinales del grupo de células del corpus.

2.3.2. Desarrollo del eje foliar

Conforme el meristema apical crece, alejándose de esta protuberancia, esta última **se alarga hasta que se forma un primordio foliar plano**. Luego, el ápice dejará de dividirse y sus células madurarán. A partir de entonces, el aumento en longitud de la hoja se debe a elongaciones y divisiones de células distantes del ápice (**crecimiento intercalar**).

2.3.3. Desarrollo de la lámina o limbo de la hoja

Como se mencionó, el primordio foliar plano se expande mediante división y crecimientos celulares, dando origen a un **peciolo delgado**. Pero, además de lo anterior, también dará origen a un **limbo** (parte plana de la hoja).

En la región del primordio que dará lugar al limbo, surgirán protuberancias longitudinales de células divisibles que se desarrollarán a cada lado del primordio (estas protuberancias se denominan comúnmente como **meristemas intercalares o marginales**). Si estas protuberancias producen células de forma pareja, el borde del limbo, denominado como **margen**, será liso y uniforme. Por el contrario, si hay varios grados de división celular en diferentes partes de ambos lados, el resultado será un margen foliar desigual.

¹Término inexacto, acuñado para explicar mejor esta situación.

Con frecuencia, los peciolo presentan dos pequeñas laminillas de aspecto foliar llamadas **estípulas**, que están unidas al nudo.

Algunas hojas, denominadas **sésiles**, carecen de peciolo y están directamente unidas al tallo. Este tipo de hojas es muy común en las monocotiledóneas, donde la base de la hoja rodea al tallo, formando una *vaina*.

2.4. Histología de la hoja

Dos epidermis forman las hojas: una epidermis superior y una epidermis inferior. La epidermis superior se encuentra en la **cara adaxial** (por lo que también se le llama **epidermis adaxial**), mientras que la epidermis inferior se encuentra en la **cara abaxial** (por lo que también se llama **epidermis abaxial**).

Si la hoja presenta **hipodermis** («debajo de la piel o epidermis»), esta se origina a partir de divisiones periclinales del meristema fundamental

Tanto en la cara abaxial como adaxial se encuentran estomas; sin embargo, lo más común es hallarlos en la cara abaxial. Cuando solo hay estomas en la cara inferior de la hoja, se llama **hipostomática**, mientras que cuando solo hay estomas en la cara superior se llama **epistomática**, y, si hay en ambas caras, se llama **anfiestomática**. Adicional a lo anterior, también pueden haber tricomas en ambas caras.

Recordemos, además, que en el interior de la hoja está, cerca de la zona superior, el **parénquima empalizado** (clorénquima), y en la zona inferior está el **parénquima esponjoso** (aerénquima). En medio de los parénquimas anteriores pasan los haces vasculares. El xilema pasa cerca de la zona superior, mientras que el floema pasa cerca de la zona inferior, formando la **nervadura**.

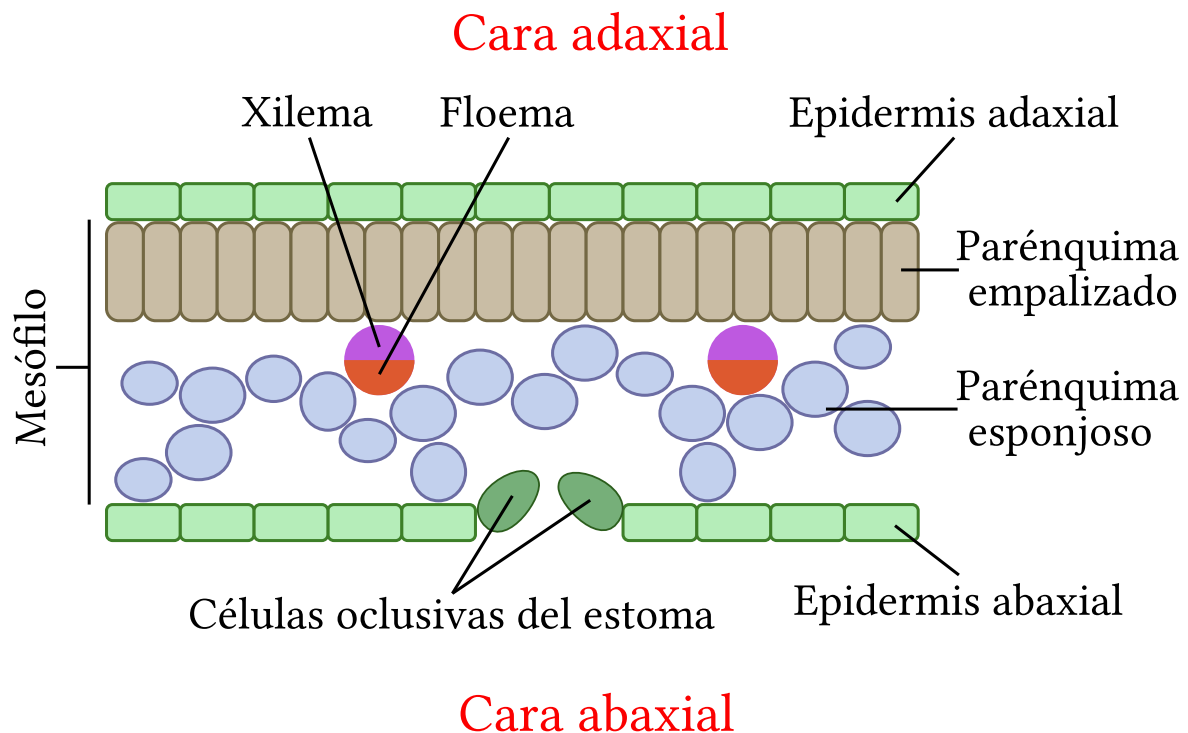


Figura 14: Corte transversal de una hoja común. Aunque no esté ilustrado, es importante recordar que **sobre la epidermis hay cutina y tricomas**

De manera general, el parénquima empalizado corresponde a *una* sola capa de células. Sin embargo, pueden darse situaciones en las que hay más de una capa, con el fin de proteger mejor a la hoja frente a los rayos del Sol.

La nervadura da sostén a la hoja, y, a veces, está envuelta por **células envolventes del haz** para incrementar la fuerza y la protección.

La nervadura, como es lógico, se encuentra conectada al tejido vascular del tallo, en el cual hay dos o más haces vasculares que «lo abandonan» para «irse» a la hoja. Estos haces se denominan **rastros foliares**, y su nombre cambia al estar, finalmente, en el limbo, llamándose **nervios foliares**. Últimamente, los nervios foliares poseen dos distribuciones típicas en las hojas: como **nervadura reticulada**, o como **nervadura paralela** (o *estriada*).

Por otro lado, el parénquima empalizado y el parénquima esponjoso, junto con la nervadura, forman el **mesófilo**, el cual no incluye el sistema dérmico.

En este contexto, si la hoja posee ambas zonas de su mesófilo con parénquimas distintos (una parte con clorénquima y otra con aerénquima), se denomina **bifacial**. Si, por otro lado, posee las mismas estructuras a ambos lados, se denomina **equifacial**.

También, generalmente en vegetales donde el limbo es vertical, existen situaciones donde el mesófilo posee parénquima empalizado en ambas caras, y, en medio de ellos, aparece (o no) un parénquima esponjoso.

La mayor parte del proceso fotosintético se produce en el parénquima empalizado.

La epidermis de la hoja *suele* ser monoestratificada. Si tiene más de una capa, diremos que es pluriestratificada.

Finalmente, es importante recordar que sobre la epidermis de la hoja hay una capa de cutina que permite evitar la pérdida de agua de las hojas.

2.5. Morfología de la hoja

La forma, tamaño y disposición de las hojas en todas las plantas responde siempre a causas medioambientales. Las diversas formas y estructuras que poseen las hojas están *determinadas genéticamente*, reflejando las características que les han permitido a determinadas plantas sobrevivir en diferentes medios.

Existen varios criterios para poder clasificar morfológicamente: la forma de su base, la forma de su lámina, la forma de su ápice, la forma de su margen, entre otros.

2.5.1. Tipos de hojas según la forma del limbo

Según la forma y desarrollo del limbo foliar, las hojas pueden clasificarse en **hojas simples** y **hojas compuestas**.

1. **Hojas simples:** Consisten en un limbo con el margen entero o, en su defecto, más o menos dividido en lóbulos o dientes.
2. **Hojas compuestas:** Consisten en hojas donde el limbo o lámina foliar queda dividido en partes, denominadas **foliolos**, los cuales están unidos a un peciolo más alargado denominado **raquis**. Los foliolos parecen hojas verdaderas, pero no lo son, pues *no poseen yemas en sus axilas*.

Tipos de hojas simples según la forma de su limbo

Existen diversas formas en las que el limbo o lámina foliar puede desarrollarse. Las más comunes son **lanceolada** (forma de lanza), **triangular**, **ovalada**, **cordada** (en forma de corazón o acorazonada), entre otras.

Tipos de hojas compuestas según la distribución de los foliolos

Las hojas compuestas pueden dividirse en dos grupos, dependiendo de cómo se distribuyen los foliolos:

1. **Hojas palmadas:** Los foliolos se encuentran unidos a un punto común en la punta del pecíolo, desplegándose como una mano abierta.
2. **Hojas pinnadas:** Los foliolos se distribuyen en dos filas en los lados opuestos del eje, similar a una pluma. Si en la punta la hoja termina en un par opuesto de foliolos se llaman **paripinnadas**, si terminan en un único foliolo, se denominan **imparipinnadas**.

A veces, los foliolos de una hoja pinnada pueden dividirse, nuevamente, en otros foliolos, formando **hojas bipinnadas**.

2.5.2. Tipos de hojas según su margen

A grandes rasgos, los márgenes foliares pueden clasificarse en:

1. **Enteros:** Si el margen se extiende de manera lisa, sin interrupciones, desde el pecíolo hasta el ápice foliar.
2. **Sinuado:** Si se forman senos y lóbulos redondeados.
3. **Aserrados:** Si poseen dientes simples o dobles (**doblemente aserrados**) que se inclinan hacia el ápice de la hoja.
4. **Dentados:** Si tienen dientes derechos.
5. **Crenados:** Si tienen dientes redondeados.

Antes de entrar de lleno con el crecimiento secundario, es necesario visualizar la serie de diferencias que existen entre este crecimiento con el crecimiento primario:

1. El crecimiento secundario **no está presente en todas las plantas**, a diferencia del crecimiento primario (el cual es *necesario* para todas las plantas). **Únicamente se encuentra presente en las plantas leñosas.**
2. Los **meristemas** del crecimiento secundario, a diferencia del crecimiento primario, **no vienen en el embrión de la planta**, sino que se generan en «la vida» de la planta, a partir de células adultas.
3. Además, mientras que el crecimiento primario era un crecimiento en longitud, el crecimiento secundario es un **crecimiento en grosor, radial o transversal.**
4. Así como en el crecimiento primario el meristema apical radicular, el meristema apical caulinar, el meristema intercalar y el meristema marginal eran los meristemas primarios. El **cambium vascular** y el **cambium suberoso** son los meristemas secundarios.

Los meristemas secundarios ya no necesitan estar en las zonas apicales, sino que ahora **estarán en la periferia de los troncos**, por lo que también se les denomina **meristemas laterales.**

Mientras que en el crecimiento primario los meristemas apicales eran persistentes (excepto cuando forman flores), y los meristemas intercalares y marginales eran transitorios; en el crecimiento secundario todos **los meristemas laterales son persistentes o permanentes.**

El cambium vascular, comparado con el cambium suberoso, es más interno en el tallo y las raíces. Además, diremos que el **producto del cambium vascular es la madera.** Botánicamente, entenderemos la madera como xilema secundario. Por su parte, el cambium suberoso o *felógeno* **generará corteza**, lo cual corresponde a peridermis o felema.

1. Cambium vascular

Se forma a partir de los haces vasculares colaterales *abiertos*, pues estos están «ordenados», permitiendo que se forme un anillo de haces vasculares. **Solamente se formará, entonces, en las dicotiledóneas**, debido a que solo en estas hay haces vasculares ordenados en forma de anillo.

Recordemos que en las dicotiledóneas, en medio del xilema primario y el floema primario está el **meristema del cambium fascicular.** Y, entre medio de cambiums fasciculares adyacentes, en el *parénquima interfascicular*, hay células adultas que se «desdiferencian», volviendo a ser meristemáticas (forman el **cambium interfascicular**), permitiendo conectar los meristemas de los cambiums fasciculares, formando un **anillo completo de tejido meristemático**, el cual, en última instancia **corresponde al cambium vascular.**

El cambium vascular tiene un **origen mixto**, pues parte de su meristema viene del crecimiento primario (cambium fascicular) y otra parte proviene del crecimiento secundario (cambium interfascicular).

Para que el cambium pueda hacer crecer al tronco, las células del cambium vascular deben crecer tanto periclinalmente como anticlinalmente. En las divisiones periclinales, si la célula derivada va hacia el interior del tronco, produce **xilema secundario**, mientras que si la célula derivada va hacia el exterior del tronco, produce **floema secundario.** Por su parte, en las divisiones anticlinales, lo único que se genera es más meristemas del cambium vascular, debido a que el tamaño del tronco aumenta. Más adelante, detallaremos más cuáles son estas divisiones y qué genera, finalmente, cada una.

1.1. Planos de estudio de tejidos secundarios y células vegetales

La madera, a diferencia de otros tejidos, no se elimina, pues da dureza y resistencia al árbol, permitiéndole seguir normalmente su crecimiento. En este contexto, resulta útil estudiar internamente los troncos de madera, para lo cual se cuenta con distintos planos de corte para poder visualizarlos mejor en ciertos aspectos. Los planos en los que se puede estudiar este tejido son:

1. **Plano transversal:** Aquel plano que se ubica perpendicular al eje vertical.
2. **Plano longitudinal radial:** Aquel plano que pasa por el centro del tronco. Existen infinitos de estos planos.
3. **Plano longitudinal tangencial:** Aquel plano que pasa tangente a una de las circunferencias del tronco, sin pasar por su centro.

1.1.1. Plano transversal

En este plano se pueden ver anillos concéntricos (**anillos anuales de crecimiento**), los cuales representan la edad de esa parte del árbol. En el centro de estos anillos se encuentra la **médula** y a su alrededor están los anillos *más viejos*, mientras que en la periferia están los anillos *más nuevos*.

Los anillos son diferenciables gracias a distintas tonalidades de la madera, las cuales se deben a los distintos tamaños de las células en las diferentes estaciones. Al comienzo de una temporada —en primavera—, las células tienen un mayor tamaño (**leño temprano** o **leño de primavera**), mientras que, conforme esta avanza —llega el verano—, su tamaño va disminuyendo progresivamente (**leño tardío** o **leño de verano**), comportamiento que se prolonga hasta avanzadas las épocas frías.

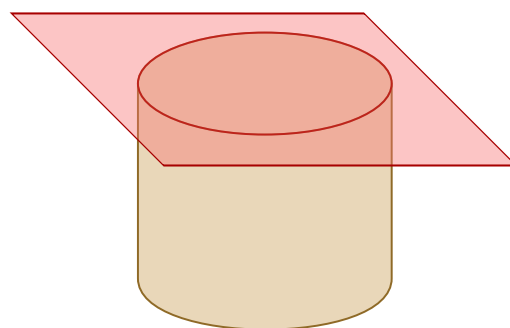


Figura 15: Plano transversal de un tronco

En aquellas plantas que viven en ambientes muy templados o muy benignos, donde las temperaturas no cambian tanto, los anillos no serán tan marcados.

Además, podemos notar que los anillos de la periferia (**albura**) poseen, en conjunto, una tonalidad más clara, comparada con los anillos más internos (**duramen**). La diferencia de tonalidad se debe a que el duramen ya no transporta agua, pues las tráqueas se han tapado con compuestos secundarios (**tílido** o **tilosa**, células parenquimáticas invaginadas dentro del elemento del vaso), para disminuir su posibilidad de pudrirse y hacer que solo sirva de soporte para la planta. Por su parte, la albura seguirá transportando agua y solutos. Finalmente, el duramen puede tener distinta coloración, dependiendo de si hay ciertos tintes o no.

Anillos de crecimiento excéntrico

La médula no siempre se encuentra en el centro del tronco. Esto sucede debido a que, en una sección del anillo del cambium vascular hay un mayor grosor que en otras partes, desplazando la médula. Usualmente, esto ocurre por efecto de fuerzas externas que generan una presión sobre el crecimiento del árbol (e.g. la gravedad, el viento, etc.).

La madera que se forma como respuesta a estas fuerzas externas se denomina **madera de reacción**, donde, además de que la médula no está en el centro, los anillos no poseen el mismo grosor.

Como cualquier parte del tallo puede estar expuesta a fuerzas externas, la madera de reacción no solo estará presente en el tronco principal de la planta, sino que también estará, por ejemplo, en las ramas laterales (que sufren de la fuerza de gravedad).

Las Gimnospermas no responden de la misma forma que las dicotiledóneas a las presiones externas del medio:

- En las **Gimnospermas** (como las Coníferas) se genera un **leño de compresión**, pues la madera de reacción se genera en la *zona donde se ejerce la fuerza*. Aquí se puede evidenciar un color más rojizo en la madera, además de una mayor proporción de leño tardío y lignina, y una menor proporción de celulosa.
- En las **Dicotiledóneas** se genera un **leño de tensión** o **leño de tracción**, pues la madera de reacción se genera en la *zona opuesta a donde se ejerce la fuerza*. Aquí, hay una mayor proporción de celulosa y menor de lignina, y existe un color más claro en la madera, comparado con lo normal.

Los rastros de las ramas también serán visibles en el plano transversal (*Véase la Sección 1.1.2 para saber qué son los rastros de las ramas*).

1.1.2. Plano longitudinal radial

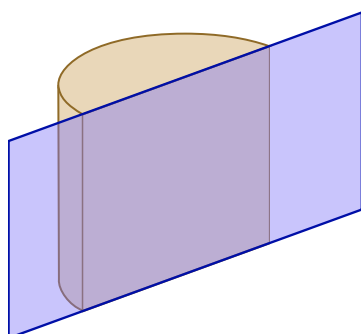


Figura 16: Plano radial de un tronco

En este corte pueden verse los anillos anuales de crecimiento como **franjas paralelas**, las cuales están alrededor de la médula, la que está *generalmente* en el centro. Además, se puede distinguir tanto el duramen como la albura.

A veces, puede aparecer una marca horizontal que atraviesa todos los anillos. Esta marca se debe a la presencia de un tallo lateral que fue cubierto por el crecimiento del tronco. Denominaremos esta marca como **rastro de la rama**.

La rama lateral del tronco podrá o no desprenderse dependiendo de si el nudo es un **nudo vivo** (tallo no se desprende) o **nudo muerto** (tallo se desprende). Muchas veces, incluso, es posible ver ramas muertas que aún están aparentemente conectadas con el tallo, pero en realidad sus xilemas ya no están unidos, por lo que solo factores externos mantienen unida la rama al tronco principal.

1.1.3. Plano longitudinal tangencial

En estos planos también se ven los anillos anuales de crecimiento, pero ya no se ven paralelos, sino que se ven más desordenados y muchas veces como si fuesen a «desaparecer» conforme se asciende en el plano, ya que los anillos de crecimiento son cada vez menos conforme uno se aproxima a las partes más nuevas de la planta.

También es posible ver en varios casos los rastros de las ramas, los cuales, igual que en el plano longitudinal radial, aparecen usualmente como marcas horizontales.

Finalmente, debido a que existe una mayor libertad de «corte» para estos planos, comparado con los planos radiales, es obvio que la cantidad de estos planos que pueden hacerse en un tronco es infinita.

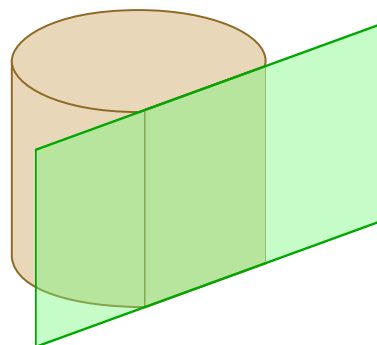


Figura 17: Plano tangencial de un tronco

1.2. Características del cambium vascular

Como mencionamos previamente, el cambium vascular se puede dividir periclinalmente (genera tejidos secundarios: xilema secundario y floema secundario) o anticlinalmente (genera tejido meristemático). Recordemos que si la célula derivada periclinalmente va hacia afuera, será del floema secundario, mientras que si va hacia adentro será del xilema secundario.

1.2.1. Tipos de divisiones de las células del cambium

Para comprender mejor los posibles tipos de planos de división 3D, se debe observar la Figura 18, donde se puede ver fácilmente cómo se denominan todos los planos en los que una célula puede dividirse, respecto a una superficie de referencia.

Lo que es más, es importante recordar que en la división periclinal de una célula del cambium vascular, no solo la pared superior e inferior se dividen, sino que también las paredes radiales deben dividirse. Por ello, esta división se denomina **periclinal longitudinal**.

Por otro lado, en la división anticlinal, no solo las paredes superior e inferior deben dividirse, sino que también las paredes tangenciales. Por ello, esta división se denomina **anticlinal longitudinal**.

También existe otra división anticlinal, en la cual las paredes radiales y tangenciales son las que se dividen. Aquí, este tipo de división se denomina **transversal anticlinal**.

Planos de división celular 3D

Perpendicular a estos planos, son generadas dos células hijas de la célula madre

Plano transversal anticlinal

Plano anticlinal longitudinal

Plano periclinal longitudinal

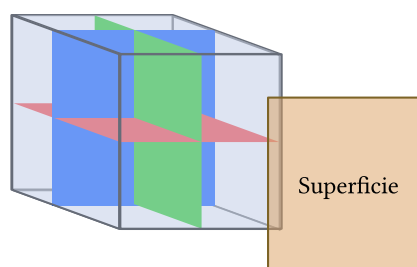


Figura 18: Planos de división celular 3D

Las células del cambium vascular forman un tejido meristemático que, **en el plano transversal**, tiene células rectangulares, con filas tangenciales y columnas radiales. Adicionalmente, las paredes tangenciales de estas células son más gruesas que sus paredes radiales.

Todos los cambium (tejidos meristemáticos) poseen una distribución similar a la señalada.

Por su parte, **en un corte longitudinal**, vamos a encontrar una células alargadas y terminadas en puntas, a la vez que veremos otras células «más cortas». Las primeras se llaman **células iniciales fusiformes**, mientras que las segundas se llaman **células iniciales radiales**. Cada una de ellas, cuando se divide (anticlinalmente, periclinalmente o transversalmente), genera células características: las células iniciales fusiformes originan células que se ordenan **verticalmente** (longitudinalmente), mientras que las células iniciales radiales originan células que se ordenan **horizontalmente** (radialmente).

Las células producidas por las células iniciales fusiformes generarán un **transporte vertical**, mientras que las células producidas por las células iniciales radiales generarán un **transporte horizontal**, como se ve en la Figura 19

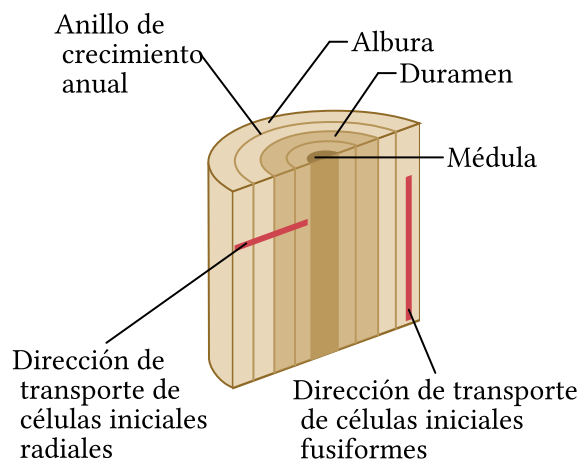


Figura 19: Direcciones de transporte de las células iniciales del cambium vascular

De la Figura 20, observamos que las células iniciales radiales se originan a partir de divisiones transversales de células radiales fusiformes.

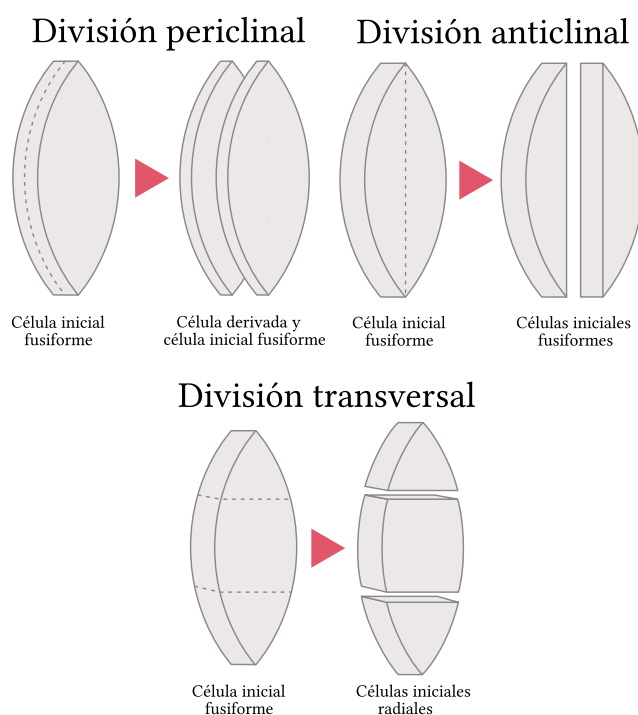


Figura 20: Células generadas en los distintos planos de división de las células iniciales fusiformes

Por su parte, de las divisiones periclinales de células iniciales fusiformes se va a generar:

(a) Xilema secundario

1. Elementos de vaso o tráquea
2. Traqueideas
3. Fibras xilemáticas
4. Parénquima axial

(b) Floema secundario

1. Elemento de vaso criboso
2. Células acompañantes
3. Fibras floemáticas
4. Parénquima axial

Finalmente, las divisiones periclinales de células iniciales radiales solamente generarán **parénquima radial**, también conocido como **radios vasculares**, los cuales estarán localizados tanto en el xilema secundario como en el floema secundario, atravesándolos —como el nombre lo indica— igual que radios. Las divisiones anticlinales, mientras tanto, originarán nuevas células iniciales radiales.

Las células iniciales radiales, están dispuestas transversalmente (formando radios) y transportan sustancias elaboradas; mientras que las células iniciales fusiformes están dispuestas longitudinalmente y transportan agua y solutos.

1. Elementos celulares generales del xilema secundario en plantas

Como mencionamos, las células iniciales fusiformes e iniciales radiales originan células derivadas gracias a sus divisiones periclinales, tanto centripetamente como centrifugamente. En la Tabla 1 se haya un resumen de las células derivadas que genera cada una.

| | Iniciales fusiformes (se ordenan verticalmente) | Iniciales radiales (se ordenan transversalmente) |
|--|--|---|
| Centripetamente (Xilema secundario) | 1. Elementos de vaso o tráquea 2. Traqueidas 3. Fibras xilemáticas 4. Parénquima axial | 1. Parénquima radial (radios vasculares) |
| Centrifugamente (Floe- ma secundario) | 1. Elemento o miembro de vaso cri- boso 2. Célula anexa y célula albumino- sa 3. Fibras floemáticas 4. Parénquima axial | 1. Parénquima radial (radios vasculares) |

Tabla 1: Células derivadas de los dos tipos de células iniciales del cambium vascular, según hacia dónde se forman.

Ahora, procederemos a caracterizar cada una de estas células, pero solamente poniendo especial atención en las que componen el xilema secundario.

1.1. Elemento de vaso (o elementos de tráqueas)

1. Son células muertas.
2. Poseen pared secundaria lignificada.
3. Carece de contenido celular.
4. Presentan **placas de perforación** que corresponden a las paredes transversas (superiores) modificadas.
5. Las paredes laterales tienen **punteaduras areoladas**.
6. **Varios elementos de vaso superpuestos forman una tráquea o vaso.**
7. Se encargan del transporte de **agua y solutos**, principalmente, dando posibilidad de que ocurra la transpiración.

Elemento de vaso o tráquea

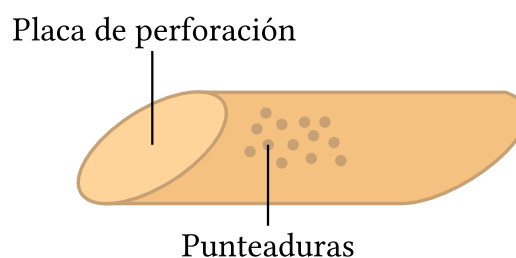


Figura 21: Elemento de vaso con placa de perforación simple

1.1.1. Placas de perforación

Las placas de perforación son unos orificios que se hayan en las paredes transversas. Pueden presentarse de dos formas:

1. Como un orificio único (*placa de perforación simple* —más común).
2. Como un conjunto de orificios, formando una especie de «rejilla» (*placa de perforación escaliforme* —más arcaica y menos común).

1.1.2. Punteaduras

Por su parte, las **punteaduras** son perforaciones de las paredes secundarias laterales, permitiendo **comunicaciones laterales** con las células vecinas. Su existencia permite que el flujo de sustancias siga su curso ante situaciones donde se obstruyen las placas de perforación.

La formación de punteaduras se debe a una interrupción de la fijación de lignina en la pared secundaria, quedando solamente pared primaria y lámina media en cada punteadura.

Cuando observamos una punteadura, esta puede verse **simple** (si solo se ve una circunferencia uniforme) o **areolada** (si se ve una circunferencia engrosada, debido a una fijación irregular de lignina alrededor de las punteaduras). Véase la Figura 22 para más detalles.

1.2. Traqueidas

1. Son células muertas.
2. Posee pared secundaria lignificada.
3. Se encargan del transporte de agua y solutos.
4. Termina en punta.
5. No poseen placas de perforación.
6. Poseen **punteaduras areoladas**, siendo esta la única forma de comunicación entre traqueidas.
7. Es más alargada que un elemento de vaso.
8. No posee contenido celular.

Las tráqueas son un *conjunto* de células, mientras que las traqueidas son solamente *una* célula.

1.3. Fibras xilemáticas

1. Son células muertas.
2. No poseen contenido celular.
3. Terminan en punta.
4. **Todas sus punteaduras son simples.**
5. Su función es mecánica, dándole soporte a la planta.

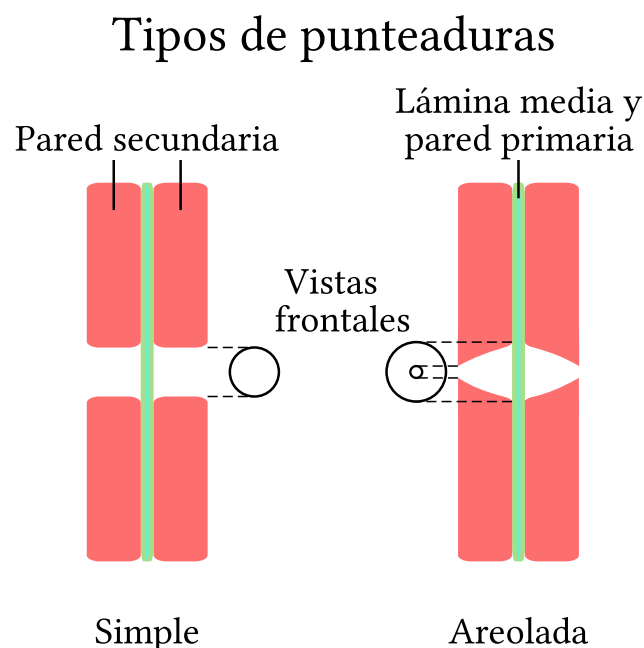


Figura 22: Tipos de punteaduras: simple y areolada; vistas desde el plano lateral y frontal.

6. No poseen placa de perforación.

1.4. Parénquima axial

1. Está compuesto por células vivas.
2. No poseen pared secundaria.
3. Se forma a partir de una célula inicial fusiforme que se divide periclinalmente dando origen a una célula derivada que, posteriormente, se dividirá transversalmente para originar un conjunto de células que se ordenan verticalmente, conformando el parénquima axial.
4. Su función principal es almacenar agua. A veces puede almacenar otras sustancias, como cristales, taninos, etc.
5. En un plano transversal se puede observar difuso o puede tener una **distribución apotraqueal** (no relacionado con los vasos; separados de ellos) o una **distribución paratraqueal** (relacionado con los vasos; en conjunto con ellos).

1.5. Parénquima radial (radios vasculares)

1. Se origina de divisiones periclinales de las células iniciales radiales.
2. Son células parenquimáticas vivas.
3. Reservan y transportan sustancias en sentido transversal (radial) a través del xilema secundario.

Dependiendo de la cantidad de células que lo conformen a lo ancho, se puede denominar como **uni-seriado**, **biseriado** o **multiseriado**. Por su parte, a lo largo (en longitud) se puede describir dando unidades de medida en micrones (μm). Finalmente, a lo alto, se puede medir en micrones igualmente, o en número de células, según se desee.

Para medir correctamente la anchura (con certeza), esta debe medirse en el plano longitudinal tangencial. Para la longitud, en el plano transversal (aunque a veces puede usarse el plano longitudinal radial). Y, finalmente, para la altura, en el plano longitudinal tangencial.

La anchura del radio se toma siempre en el centro vertical de este

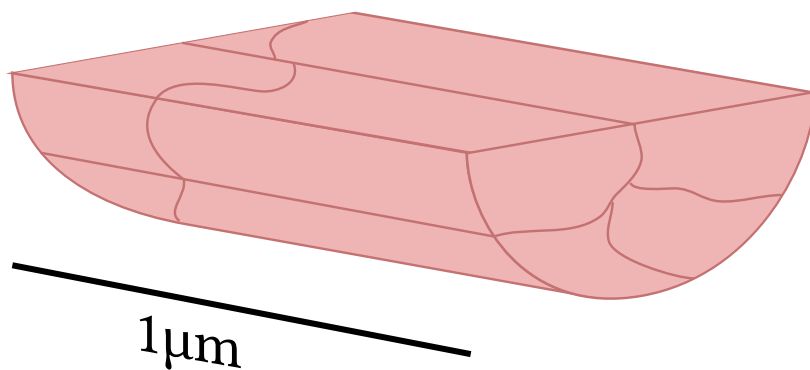


Figura 23: Ejemplo ilustrativo de una sección de parénquima radial cortado a la mitad en su plano transversal. En este caso, se trata de un parénquima radial **biseriado** (hay dos células en su ancho radial), y con un largo de $1\mu\text{m}$. En caso de tener la medida en altura de este corte, el doble de aquella medida constituiría la altura teórica del parénquima radial completo.

2. Elementos celulares del xilema secundario en las Coníferas

Un grupo de plantas muy importante en el estudio del xilema secundario son las Coníferas, pues poseen cualidades «atípicas» a las estudiadas previamente para los xilemas de plantas en general.

En primer lugar, encontramos que **las Coníferas no poseen tráqueas, fibras xilemáticas, ni parénquima axial** por lo que son más blandas que otras plantas que sí las poseen. No obstante, sí poseen **traqueidas y sus radios parenquimáticos son uniseriados** con una altura variable.

En *algunas* Coníferas, aparecen, además, un grupo de células parenquimáticas (células vivas con pared primaria) que rodean un espacio «vacío» del xilema. Este grupo de células se denominan **células epiteliales**, y conforman los **vasos resiníferos**. Aquí, la función de las células epiteliales es secretar (no producir) resina hacia los vasos resiníferos.

Alrededor de las células epiteliales, se hayan las **células de la vaina**, las cuales son las encargadas de sintetizar la resina que recibirán las células epiteliales y que, posteriormente, circularán por los vasos resiníferos.

El vaso resinífero se origina, inicialmente, de la *separación* de las células epiteliales y de la vaina, las cuales dejan una abertura o hueco en medio de ellas, dando origen al vaso. Este tipo de origen se denomina **esquizogénico**.

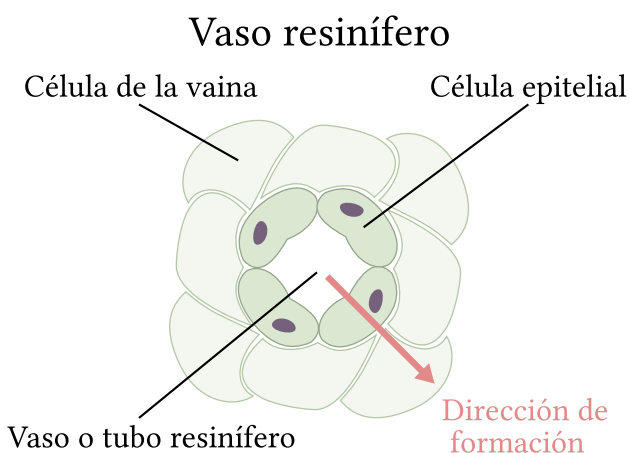


Figura 24: Representación de un vaso resinífero. La flecha rojiza representa la dirección de formación del vaso; es decir, el origen esquizogénico

Producir resina ≠ Secretar resina

3. Cambium vascular (continuación)

Ahora continuaremos con el estudio del crecimiento secundario. Ya vimos cómo este se producía en tallos para formar madera, pero todavía nos falta ver cómo actúa el cambium vascular en las raíces (porque sí, también hay crecimiento secundario en las raíces).

Antes de comenzar con el desarrollo del cambium vascular en raíces, queda por mencionar un aspecto relacionado a la actividad estacional que presenta el cambium: al inicio de la época de crecimiento, la cantidad de células a lo largo del cambium vascular es mayor que en la época de inactividad, donde usualmente solo hay una hilera de estas células. Cuando el cambium está activo, diremos que se puede observar notablemente la **zona cambial**, es decir, donde hay cambium (células rectangulares con paredes radiales gruesas y tangenciales delgadas —en un corte transversal).

3.1. Cambium vascular en las raíces

En las raíces, el crecimiento secundario parte con la **desdiferenciación de la parte interna del metafloema**, creando un tejido meristemático con forma de semicírculos, como se observa en la Figura 25.

Ahora, es necesario formar un «círculo meristemático» para poder iniciar el crecimiento secundario propiamente tal. Para ello, en las regiones donde no haya meristema proveniente del metafloema, se utilizará el meristema del periciclo para «cerrar» la circunferencia.

De esta manera, el cambium vascular es la mezcla del meristema creado en el metafloema, más el meristema del periciclo que se haya en las zonas del protoxilema.

En el cambium de las raíces también existirán células iniciales fusiformes y células iniciales radiales, y se generará xilema secundario de forma centrípeta y floema secundario de forma centrífuga.

De esta manera, la única diferencia con el cambium vascular de los tallos es el origen.

3.1.1. Funciones del periciclo (actualizadas)

1. Participa en el origen del cambium vascular en raíces
2. Origina raíces laterales (tanto en el sistema radical axonomorfo alorrido como en el sistema radical homorrido fibroso).

La generación de raíces laterales se produce debido a divisiones periclinales y anticlinales del periciclo. La ruptura y extensión de la raíz en los momentos iniciales será gracias a la elongación celular de las células derivadas.

3. Forma felógeno en raíces con crecimiento secundario.

4. Cambium suberoso o felógeno (corteza)

Una vez estudiado cómo se forma la madera, es momento de adentrarse en la formación de la corteza. En botánica, a la corteza la denominamos **peridermis**, la cual es la suma de **felema**, **felógeno** y **felodermis**, en el orden indicado por la Figura 26

Entre distintas especies de plantas pueden haber muchas diferencias en sus cortezas, lo cual se debe a la variabilidad de desarrollo y características del cambium.

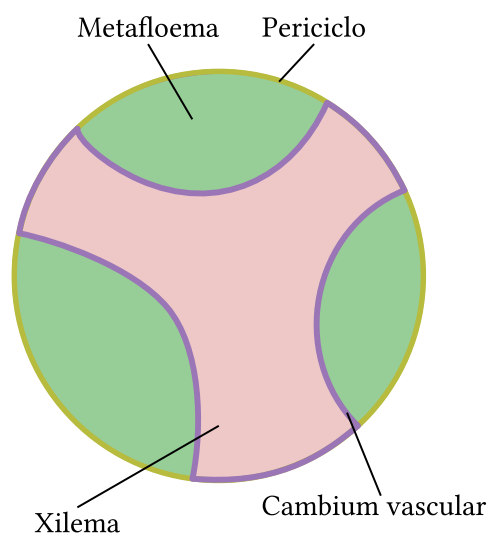


Figura 25: Cambium vascular en una raíz, formado por metafloema desdiferenciado en la zona interna, y trazas del periciclo en las zonas donde no hay floema.

| Peridermis | | |
|------------|--------------------------------|------------------------|
| (Interior) | Felodermis → Felógeno → Felema | Epidermis → (Exterior) |

Figura 26: Disposición de las capas de la peridermis, desde el interior del tallo (izquierda) hacia el exterior (derecha). Es importante destacar que la peridermis *no* tiene contacto directo con el exterior.

4.1. Felógeno

El cambium suberoso o felógeno es un anillo más externo que el del cambium vascular, siendo formado por las células vivas ya sea del floema, el clorénquima, el parénquima cortical o la epidermis (puede provenir de la desdiferenciación de diversos tejidos). **No participan células meristemáticas; solamente tejidos adultos.**

El felógeno se caracteriza por:

1. Ser un meristema secundario.
2. Solo estar formado por células iniciales aplanadas tangencialmente (visto desde un plano transversal).
3. Divisiones anticlinales originan nuevas células iniciales.
4. Divisiones periclinales originan dos tipos celulares:
 1. **Centrífugamente forma felema.**
 2. **Centrípetamente forma felodermis.**

4.2. Felema

El felema corresponde a capas de **células muertas** que tienen las **paredes con suberina**. Por ello, se encargan de proteger a los tallos con crecimiento secundario, pudiendo formar varias capas y, con ello, determinar las diversas formas que poseen las cortezas de las plantas.

Como el felema aísla el interior del exterior de la planta, cada cierto tramo se forman aberturas denominadas **lenticelas**, las cuales permiten el intercambio gaseoso con el exterior. Las lenticelas son, en esencia, un canal relleno de células *vivas* formadas en zonas de alta actividad cambial, y que han roto el felema gracias a que han hecho presión sobre él debido a su gran cantidad.

4.3. Felodermis

La felodermis se caracteriza por:

1. Ser células parenquimáticas vivas.
2. Poseer pared primaria celulósica.
3. Formar parte del parénquima cortical en el futuro.

4.4. Ritidoma

En algunos casos no se forma un solo cambium suberoso, sino que se va formando cada año un nuevo cambium cada vez más interno, formando capas de corteza más y más gruesas. Estas capas de tejidos muertos se denominan **ritidona**, y puede contener tanto felema como felógeno muerto o felodermis muerta.

5. Cambium suberoso en las raíces

En raíces, el cambium suberoso se forma muy adentro, en el periciclo, causando que todas las capas externas a él se eliminen, incluido parénquima cortical y rizodermis.

Sin embargo, **en Monocotiledóneas no se forma felógeno**, porque no tienen crecimiento secundario. Sin embargo, para proteger la raíz se forma la **exodermis**, la cual es similar a un felema; es decir, que está constituida por células muertas con paredes suberificadas. Su diferencia con el felema es que la exodermis se forma a partir de células subrizodérmicas que se modifican.

Ahora, llegó el momento en el que vamos a estudiar cómo se reproducen las plantas, las características de las flores y las características de las semillas.

1. Tipos de reproducción en plantas

Recordemos que la reproducción es fundamental para los seres vivos, pues les permite perpetuar la especie a lo largo del tiempo. En este contexto, se dan dos tipos de reproducción: la **reproducción sexual** (hay participación de gametos de dos individuos) y la **reproducción asexual** (no hay participación de gametos, hay un solo individuo).

En las plantas que se reproducen asexualmente, una planta madre dará origen a clones. Esta reproducción puede clasificarse como «más rápida» que la reproducción sexual, por lo que le ha sido útil a los seres humanos en el proceso de cultivar plantas de manera más rápida para obtener alimento, valga la redundancia, más rápidamente.

Ejemplo / Caso

Ejemplos de plantas con este tipo de reproducción son aquellas que poseen, en su estructura, rizomas, estolones, tubérculos, etcétera.

Por su parte, en la reproducción sexual hay tanto plantas **Antófitas o Angiospermas** (plantas con flores que darán frutos con semillas) como plantas **Coniferófitas** (Coníferas que producen **estróbilos** que tendrán semillas). En conjunto, ambos grupos serán **espermatófitas**, o plantas que producen semillas.

De esta forma se puede inferir que las semillas provienen evolutivamente antes que la formación de flores y frutos.

Adicionalmente, en la reproducción sexual también encontraremos otro grupo denominado **no espermatófitas**, donde se encuentran los **helechos** y los **musgos**. Aquí, el embrión no se encuentra en latencia, sino que se desarrolla inmediatamente

La semilla es una estructura que tiene un embrión latente que se va a desarrollar cuando las condiciones sean las adecuadas.

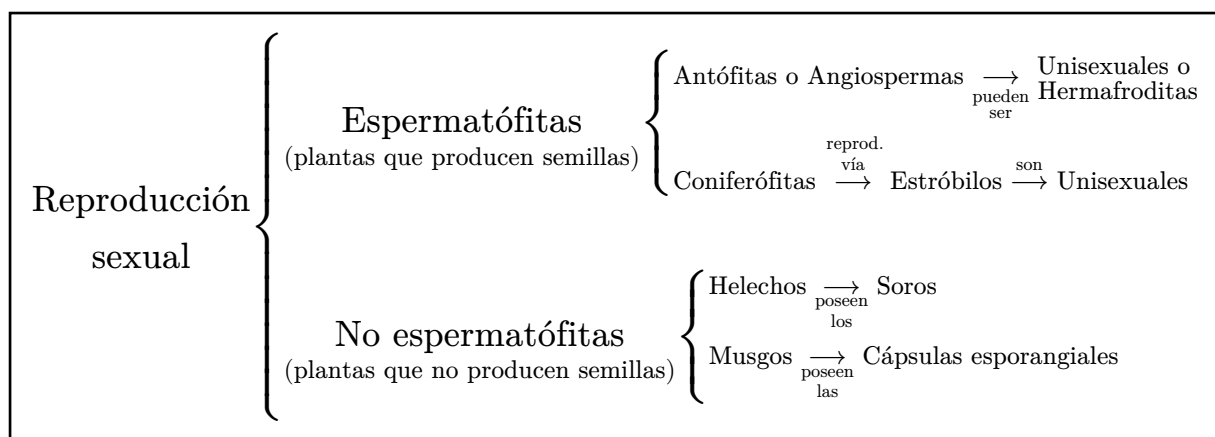


Figura 27: Tipos de plantas con reproducción sexual.

Como se mencionó, en las espermatófitas, la estructura característica de las Angiospermas son las flores, las cuales pueden presentar estructuras masculinas (**estambre**) y/o femeninas (**pistilos**). Si tienen ambas, se denominan **hermafroditas**, si tienen solo una se denominan **unisexuales**.

Por su parte, como se mencionó, en las Coniferófitas, están los **estróbilos**, los cuales **siempre son unisexuales**.

Luego, en las no espermatófitas, como los helechos, hay estructuras como los **soros**, los cuales se ubican debajo de las **frondas** u hojas de la planta. Y, finalmente, en los musgos, se encuentran las **cápsulas esporangiales**.

2. Reproducción asexual

Progenitores $\xrightarrow{\text{Generan una}}$ Unidad reproductiva $\xrightarrow{\text{Genera la}}$ Progenie

Siempre habrán 3 componentes:

1. Los progenitores
2. La estructura de la que aparezca la progenie, denominada **unidad reproductiva**
3. La progenie

2.1. Vegetativa

En este tipo de reproducción asexual, la característica principal que la diferencia de sus homólogas es que aquí **la unidad de reproducción es pluricelular**, pudiendo ser una hoja, un tallo, un tubérculo, etc.

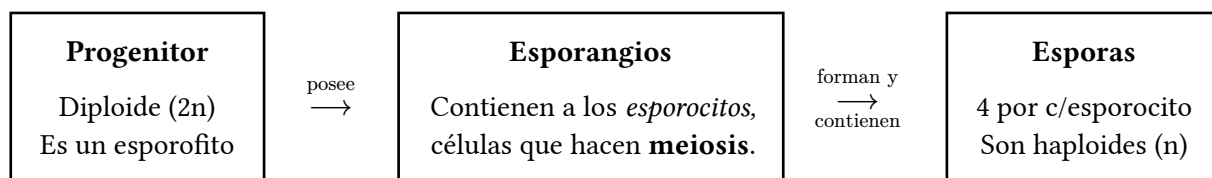
Ejemplo / Caso

Un ejemplo claro de este tipo de reproducción asexual son las frutillas, las cuales se pueden reproducir mediante sus estolones, estructuras pluricelulares que le permiten generar clones de la planta madre.

2.2. Esporulación

En estos casos, el progenitor (esporofito) produce **esporas** (unidad reproductiva), las cuales se desarrollarán dando origen a la progenie.

De esta manera, para llevar a cabo la reproducción, el progenitor deberá crear **unidades haploides unicelulares** (las esporas). Y, para conseguir aquello —unidades haploides—, las células generativas deberán sufrir un proceso de **meiosis**.



Esporocito (2n) \longrightarrow 2 células hijas (2n) \longrightarrow 4 Esporas (n)

La progenie será, por tanto, *haploide y unicelular*. Además, no será idéntica al progenitor y va a constituir un gametofito.

Figura 28: Proceso de creación de esporas a partir de los esporofitos progenitores.

En este caso, la progenie terminará también siendo haploide, poseyendo, por tanto, distinto material genético al de los progenitores. **Este tipo de reproducción sexual se da en todas las plantas.**

En el helecho, donde se producen esporas, la progenie se obtiene por reproducción asexual, mientras que el progenitor provino de la reproducción sexual. Por lo tanto **la progenie es una etapa intermedia de la vida del helecho.** Más adelante veremos que esto se relaciona con lo que denominamos generación alternante.

De esta manera, es evidente que la progenie será vital para, por ejemplo, un helecho, pues, como el helecho no produce gametos, ella será la encargada de producir los gametos. Entonces, la progenie generada por la esporulación corresponderá a **gametofitos**. Además, como el individuo (progenie) es haploide (n), tendrá que producir los gametos sí o sí por mitosis, en los **gametangios** (análogos a los esporangios).

Finalmente, como el gametofito es igual en todos los casos, será **hermafrodita**, teniendo, por tanto, gametangios que producen gametos masculinos (**anteridio**) y gametangios que producen gametos femeninos (**arquegonio**). El gameto masculino se denomina **espermio** o **espermatocito**, mientras que el gameto femenino se llama **ovocito**, **óvulo** u **ovocélula**.

El resto del proceso: fecundación y formación de los esporofitos, es bastante similar con su equivalente de la reproducción sexual.

3. Reproducción sexual

Si bien una planta puede reproducirse sexualmente consigo misma cuando es hermafrodita (**autogamia**), las plantas generalmente propiciarán la reproducción con otras de su especie (**alogamia**).

Ahora, los progenitores generarán unidades de reproducción llamadas simplemente como gametos, los cuales serán producidos por los anteridios y los arquegonios. **El gameto femenino siempre queda unido al reproductor.**

Cuando los gametos se unan, formarán el cigoto, el cual es diploide, y, más tarde, formará un embrión. Este embrión podrá desarrollarse inmediatamente (no espermatófitas) o quedar en latencia dentro de un fruto (espermatófitas).

4. Generación alternante

Una parte importante de las vidas de casi la totalidad de las plantas consiste en ser esporofitos diploides, produciendo esporas haploides por meiosis que generan una progenie de gametofitos haploides. Luego de esta fase, los gametofitos producen gametos por mitosis, los cuales generarán un cigoto, que dará origen a un embrión, repitiendo el ciclo. Esta situación cíclica se puede observar en la Figura 29

En los helechos, Coníferas y Antófitas la etapa de ser esporofito es más extensa que las demás fases. El diagrama de la Figura 30 representa una dominancia de la época esporófito de la planta, estando las demás etapas en menor medida durante el ciclo de vida de la planta. La *excepción* a esta dominancia ocurre en las briófitas (musgos, hepáticas, antoceros, etc.), donde la etapa gametófila es la dominante.

La mayoría de las plantas producen esporas en primavera.

Todas las plantas son embriófitas, pues todas generan embrión

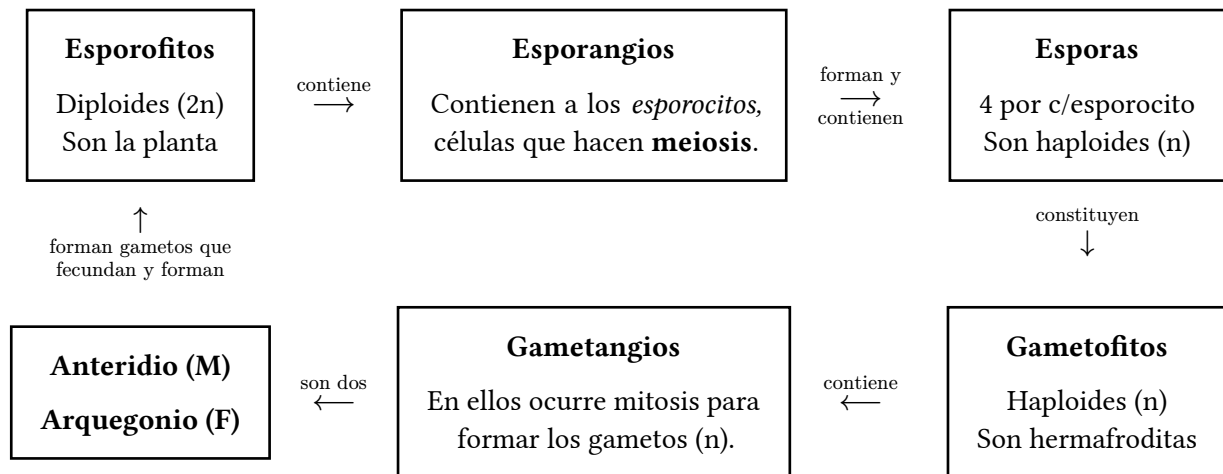


Figura 29: Diagrama que representa los participantes de la generación alternante.

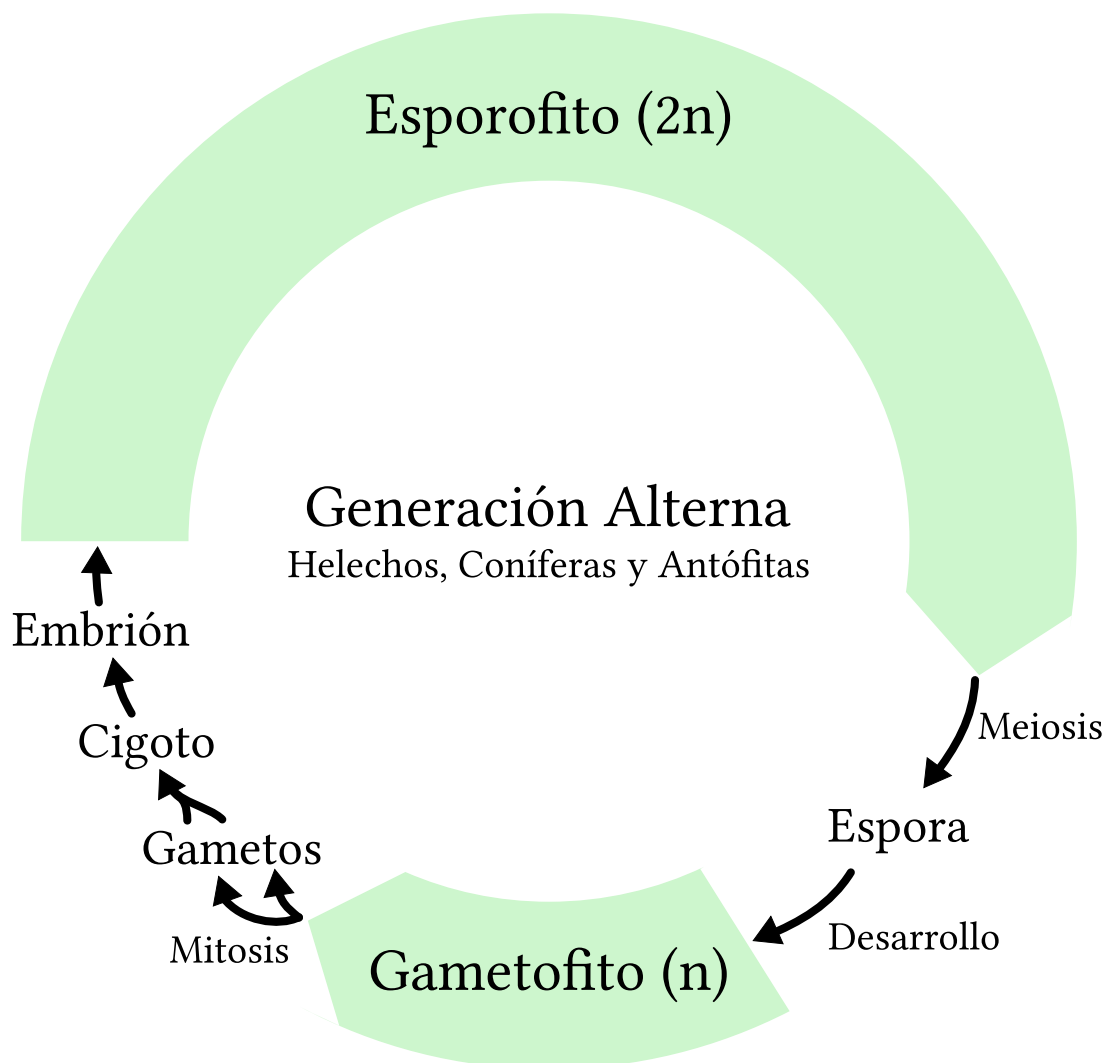


Figura 30: Diagrama a escala temporal de las etapas de la generación alternante en helechos, Coníferas y Antófitas.

4.1. Generación alternante en briófitas (musgos)

En los musgos, las partes que sujetan al sustrato se llaman **rizoides**, el eje principal se llama **caulidio**, y las estructuras con forma de hoja se llaman **filodios**. El caulidio se extiende como un **filamento**, en cuya punta se haya la **cápsula esporangial**.

La zona inferior compuesta por el rizoides, el caulidio y los filodios corresponde a una zona gametófito, siendo producto de una espora y con la característica de ser **autónoma**, pues produce su propio alimento.

Por su parte, la zona superior compuesta por el filamento y la cápsula esporangial corresponde a una esporofita, la cual es dependiente del gametofito para vivir. Por ello, analizaremos la reproducción alternada de las briófitas con el proceso del gametofito primero...

Antes de comenzar la formación de un cigoto, el gametofito va a **desarrollar los gametangios en la zona apical**. En el gametangio femenino se forma el ovocito, mientras que en el gametangio masculino se forman muchos espermatoцитos con flagelo, los cuales se liberan al ambiente.

Los espermatoцитos salen por el canal del anteridio (son móviles) y entran al arquegonio, donde *solo uno* fecunda al óvulo.

Posteriormente, en el arquegonio se comienza a desarrollar el embrión, formándose una estructura filamentosa (el filamento) que terminará en una cápsula esporangial.

Luego, al interior de la cápsula esporangial, se hallaran numerosos esporocitos, los cuales se dividirán por meiosis para generar esporas haploides, proceso conocido como **esporulación**.

Finalmente, las esporas caerán al suelo —se depositan en el sustrato— y se desarrollarán, dando origen a nuevos gametofitos.

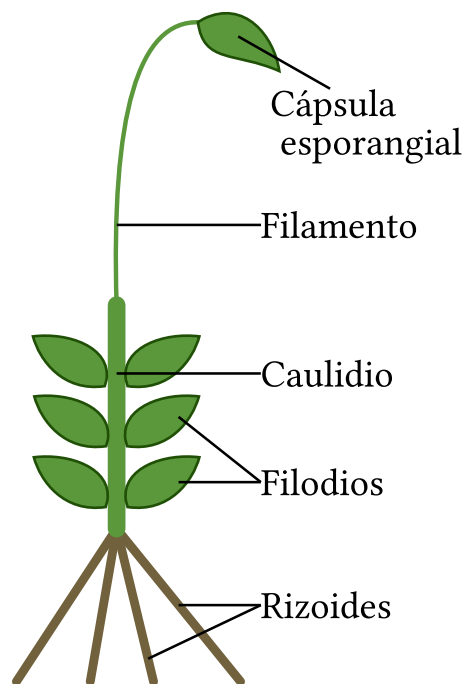


Figura 31: Estructura de una briófitas, donde se aprecian sus estructuras...

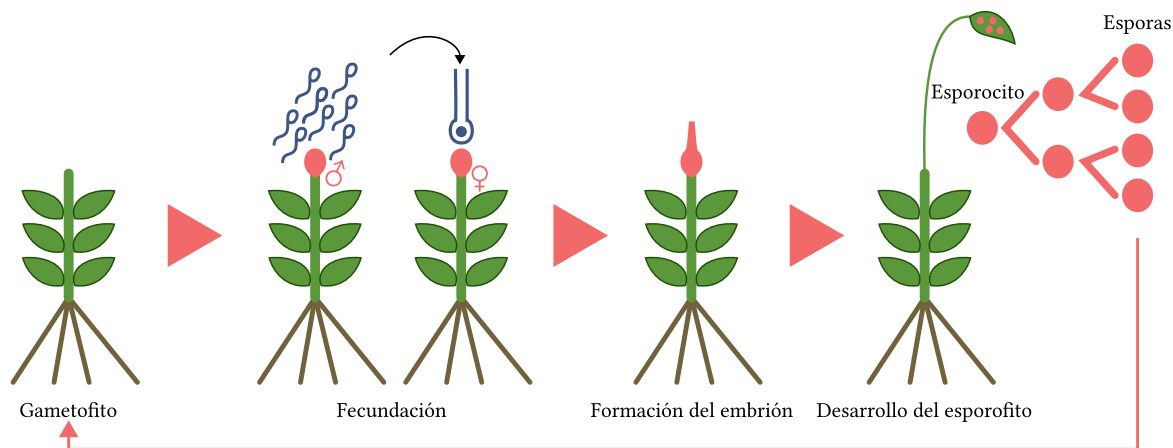


Figura 32: Ciclo de generación alternante de las briófitas

Todas las esporas son iguales (**homosporas** o **isosporas**), por lo que generan gametofitos hermafroditas.

4.2. Generación alternante en antófitos

En las Angiospermas, cuando la planta se reproduce, produce, lógicamente, flores, las cuales son tallos que han sido modificados completamente para cumplir la función reproductiva. Las principales diferencias morfológicas entre un tallo normal y una flor, se encuentran listadas en la Tabla 2. Más detalles de la morfología de la flor serán profundizados posteriormente.

| | Tallo | Flor |
|-------------------|-------------------------|---|
| Entrenudos | Visibles a simple vista | Muy estrechos |
| Hojas | Nomófilos | <p>Antófilos (piezas o elementos que forman la flor):</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Sépalos $\xrightarrow{\text{forman}}$ Cáliz 2. Elemento o Pieza $\xrightarrow{\text{forman}}$ Verticilo 3. Pétalos $\xrightarrow{\text{forman}}$ Corola 4. Estambres $\xrightarrow{\text{forman}}$ Androceo 5. Carpelos $\xrightarrow{\text{forman}}$ Gineceo <p>Los carpelos forman también uno o más pistilos</p> |
| Función | Fotosintética | Reproductiva |

Tabla 2: Diferencias entre un tallo normal y una flor (tallo modificado).

4.2.1. Androceo

Estructura reproductiva masculina que corresponde a un conjunto de estambres, los cuales están formado por dos partes:

1. Filamento: Haz vascular por donde va el xilema y el floema, uniéndolo a la flor.
2. Antera: Estructura modificada donde se van a producir las unidades de reproducción (esporas).
 - Posee 2 tecas cada una con 2 sacos polínicos.
 - En total hay 4 sacos polínicos.
 - Los sacos polínicos son esporangios (producen y almacenan esporas).
 - Los sacos polínicos contienen esporocitos que sufren meiosis, formando así 4 esporas por cada esporocito.
 - Para liberar las esporas, lo puede hacer de distintas maneras, ya sea longitudinal, transversal, etcétera.

Se producen esporas en las anteras porque son parte de la flor, la cual, a su vez, es parte de la planta a la cual está unida. Y, finalmente, esta planta corresponde a un esporofito, permitiendo concluir que la unidad reproductiva que se produce son esporas.

4.2.2. Gineceo

Estructura reproductiva femenina, la cual corresponde a un conjunto de carpelos que forman un pistilo o varios pistilos. Algunas posibles configuraciones de ordenamiento de los carpelos y pistilos se hayan en la Tabla 3

| N° de carpelos | N° de pistilos | Nombre de la estructura |
|----------------|----------------|---------------------------------|
| 1 carpelo | 1 pistilo | Monocarpelar Unilocular |
| 2 carpelos | 1 pistilos | Bicarpelar Uni o bilocular. |
| | 2 pistilos | Monocarpelar Unilocular |
| 3 carpelos | 1 pistilo | Tricarpelar Uni o trilocular |
| | 3 pistilos | Monocarpelar Unilocular |

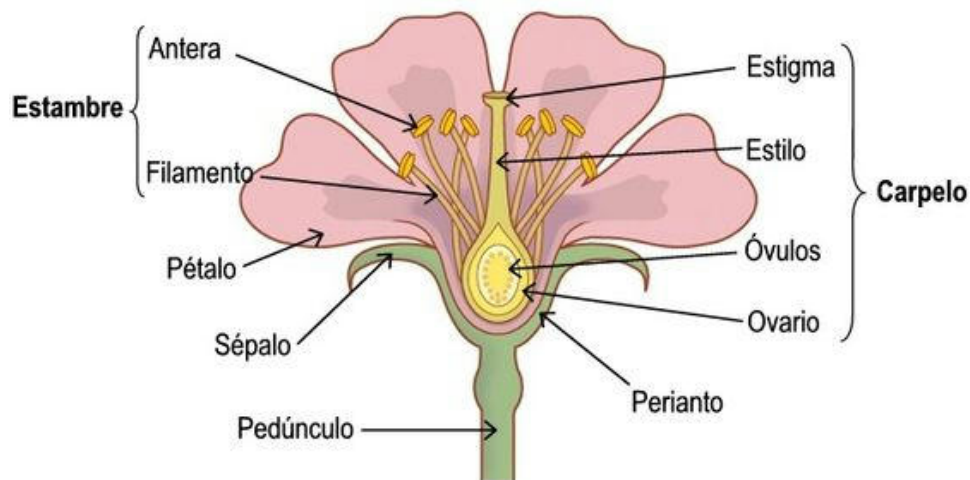
Tabla 3: Distintas configuraciones o formas de ordenarse de los carpelos para formar una determinada cantidad de pistilos.

Finalmente, los pistilos están formados por 3 partes

1. Estigma: Donde llega el polen, parte más externa y superior.
2. Estilo: Donde crecerá el tubo polínico (cuando llegue el polen al estigma).
3. Ovario: Parte del fruto.
 - Pueden haber varias «cámaras» llamadas **lóculos**, donde puede haber uno o muchos **primordios seminales**
 - En los primordios seminales es en donde se dará origen a una semilla.
 - El primordio seminal se ubica en la placenta.

El número de carpelos *no siempre* equivale al número de pistilos.

Los lóculos son los «espacios» que hay dentro de los pistilos.



© Classe Qsi - www.encyclopediasalud.com - V.Barceló

Figura 33: Ilustración con la mayoría de las partes florales mencionadas. Extraído de <https://pin.it/7ihnJ46>

Recordemos que la parte femenina se denomina *gineceo*, compuesto por los elementos denominados *carpelos*, los cuales pueden estar en cantidades variadas, pudiendo formar un solo pistilo o tantos pistilos como carpelos haya.

Ahora pondremos foco en la estructura alrededor del ovario.

| |
|--------------------------------|
| Ovario → "Fruto" |
| Primordios seminales → Semilla |

Un carpelo puede tener un solo primordio seminal o varios primordios seminales, por lo que no se puede determinar el número de semillas en base a solo el número de carpelos o el número de lóculos: varía de planta en planta.

| |
|--|
| Ejemplo / Caso |
| Un caso sencillo es el durazno, el cual posee un solo carpelo, el cual da origen a una sola semilla (posee un solo primordio seminal). Pero no todas las plantas que generan semillas tendrán el mismo comportamiento. |

Podemos visualizar los carpelos como hojas «unidas consigo mismas» por los márgenes foliares. Aquí, si el primordio seminal se genera en la zona de unión de los márgenes, se denomina **primordio marginal**, mientras que si se genera en las paredes de la hoja se llamará **primordio parietal**; ambos términos asociados a una **placentación marginal** y una **placentación parietal**.

1. Estructura del primordio seminal

EL primordio está formado a partir de la parte femenina de la flor. Es una estructura **diploide**, cuya función es formar una espora, pues pertenece a un esporofito. Se conecta mediante el **funículo** a la placenta, a través del cual se puede nutrir (pasa un haz de xilema y de floema). Más adelante, cuando sea necesario que se libere la semilla, se tendrá que cortar este «cordón».

Al interior del primordio seminal hay un tejido que se denomina **nucela** (megaesporangio) encargado de la formación de una espora, la cual será responsable de la formación del gametofito.

| | | | | | | | | |
|-------------------|---|----------------------------|-------|---|--|---------|---|-----------|
| Primordio seminal | → | Nucela (megaesporangio) | tiene | → | Esporocito (solo 1, llamado célula madre de la megaspora) | meiosis | → | 4 esporas |
|-------------------|---|----------------------------|-------|---|--|---------|---|-----------|

Sin embargo, la nucela no está al descubierto, sino que está cubierta por una capa del primordio llamada **tegumentos**, los cuales posteriormente darán origen a la **testa** (cáscara). Adicionalmente, existe una zona que no está cubierta por los tegumentos, denominada **micropilo**, cuyas funciones son

1. Permitir la fecundación, al dejar pasar el espermio
2. Permitir la germinación de la semilla

| |
|--|
| Es importante recordar que la nucela no generará directamente el óvulo, sino que generará esporas que darán origen a gametofitos, los cuales sí formarán al óvulo. |
|--|

2. Morfología floral

Los verticilos florales fundamentales son el androceo y el gineceo, mientras que los accesorios son el cáliz y la corona.

3. Generación alternante en las Angiospermas

1. La generación dominante es la **esporofítica**
2. Se forman *dos* tipos de esporas (**heterosporas**): una espora femenina o **ginospora** (*megasporas*) y una espora masculina o **androspora** (*microsporas*).
3. El embrión no se desarrolla inmediatamente. Entra en latencia, pues se forma la semilla (espermátófitas).
4. Generan polen, el cual corresponde a gametos masculinos *sésiles* (no poseen flagelo), moviéndose a través del tubo polínico gracias a la **sifonogamia**.

La heterosporia también aparece en las Coníferas, las que son heterosporíficas desde antes que las angiospermas.

En el caso de las esporas masculinas, las esporas se encuentran al interior del grano de polen, donde, también, se formará el gameto masculino.

Es importante mencionar que antes de la fecundación es necesario el proceso de **polinización**.

4. Formación de gametos masculinos

4.1. Microesporogénesis

Generación alternada

Esporofito → Esporas → Gametofitos → Gametos → Esporofito

Es el proceso de formación de las esporas masculinas (*microsporas*). Este proceso toma lugar dentro de los sacos polínicos, siendo estos los **esporangios** (microsporangios). Dentro de los sacos polínicos estarán los esporocitos, los cuales generarán esporas por meiosis recubiertas con una **capa protectora**, denominada **exina**. Estas esporas se conocen comúnmente como polen.

Estambre → Antera → Teca → Saco polínico

El grano de polen se caracteriza por ser **unicelular** y **aploide** al momento de ser formado.

4.2. Microgametogénesis

Generación alternada

Esporofito → Esporas → Gametofitos → Gametos → Esporofito

Ahora, dentro del grano de polen, la espora se divide en dos, dejando de ser una espora (pues ahora no es pluricelular), constituyendo un **microgametofito**. Dentro del microgametofito, una de las células se denomina **célula vegetativa** (célula del tubo polínico), y la otra se denomina **célula generativa**.

Finalmente, el microgametofito deberá formar los gametos. Para ello, la célula generativa se dividirá en dos, dando origen a dos gametos. Así, dentro del grano de polen habrán 2 gametos y una célula vegetativa.

5. Formación de gametos femeninos

5.1. Megaesporogénesis

Generación alternada

Esporofito → Esporas → Gametofitos → Gametos → Esporofito

Es el proceso de formación de las esporas femeninas (*megasporas*). Este proceso toma lugar dentro de la nucela, siendo esta el **esporangio** (megasporangio). Dentro de la nucela **solo hay un esporocito**, el cual, por tanto, originará por meiosis a las únicas 4 esporas femeninas del primordio.

Ovario → Primordio seminal → Nucela

De las 4 megasporas del primordio, solo 1 sobrevive: las otras 3 esporas «mueren». Esta espora sobreviviente será la única encargada de formar el megagametofito.

5.2. Megagametogénesis

Generación alternada

Esporofito → Esporas → Gametofitos → Gametos → Esporofito

La espora sobreviviente, a través de varias mitosis sucesivas, va a generar el megagametofito. Este gametofito estará **formado por 3 células en cada uno de sus dos extremos, y una gran célula central con dos núcleos** (7 células, 8 núcleos), y a veces se le denomina **saco embrionario**.

Recordemos que todo este proceso ocurre dentro del primordio seminal, pues la espora nunca sale de él, tomando el lugar de la nucela (generalmente).

A las tres células del extremo superior se les denomina **antípodas**, mientras que a las células laterales del extremo inferior se les denomina **sinérgidas**, y a la célula central del extremo inferior se le llama **óvulo**. Por su parte, a la célula con dos núcleos, se le denomina **célula de los núcleos polares**.

Ahora la parte femenina está lista para ser fecundada, esperando a que lleguen los gametos masculinos lleguen a través de la polinización.

6. Polinización

Generación alternada

Esporofito → Esporas → Gametofitos → Gametos → Polinización → Fecundación → Esporofito

Una vez formado los microgametofitos, la planta debe ser polinizada para que puedan encontrarse los gametos masculino y femenino para dar lugar a la fecundación y a la formación de un nuevo esporofito.

La polinización ocurre principalmente gracias a la acción de polinizadores, los cuales pasan por varias flores, transportando el polen. Existen, no obstante, plantas que no necesariamente dependen de polinizadores, usando el viento como medio de polinización. Esto último, sin embargo, implica la producción masiva de polen para mantener las probabilidades de éxito.

Los principales tipos de polinización:

1. **Anemófila:**
2. **Ornitófila**

3. ... dos más

Además, en las flores hermafroditas existe el problema de una potencial **autogamia** (fecundación de la planta sobre sí misma), por lo que las plantas hermafroditas han desarrollado mecanismos que favorecen la **alogamia**.

6.1. Mecanismos que favorecen la alogamia

6.1.1. Incompatibilidad homogenética

Existe un gen de autoesterilidad con múltiples alelos, causando que granos de polen que poseen el gen de autoesterilidad de la misma planta desarrollen el tubo polínico y haya fecundación.

6.1.2. Dicogamia

Los estambres y el pistilo en una misma flor alcanzan la madurez para la polinización en épocas distintas. Dependiendo de qué se desarrolla primero, se pueden clasificar la maduración como:

1. **Protandria:** Si maduran primero los estambres
2. **Protoginia:** Si madura primero el pistilo

Ejemplo / Caso

En los palto primero se desarrolla la parte masculina y, posteriormente, la parte femenina, causando que primero se libere el polen al ambiente y, luego, se pueda recibir el polen y producir la fecundación.

6.1.3. Heterostilia

Existen distintas morfologías florales donde las longitudes del estilo y de los filamentos varía. Así, las plantas con filamentos largos y estilo corto tenderán a polinizar a las plantas con filamentos cortos y estilos largos.

6.2. Mecanismos de atracción de polinizadores

El principal atractivo que poseen las flores para los polinizadores, es el néctar, el cual les permite alimentarse. Sin embargo, existen otros mecanismos...

El néctar se produce en los **nectarios**, los cuales producen agua y azúcar, por lo que están conectados con el xilema y el floema. Reciben diversos nombre según su localización.

Existen también los nectarios extraflorales, principalmente útiles para atraer hormigas que defiendan a la planta de herbívoros.