

diales regulares, mientras que las del interior permanecen meristemáticas. En algunas divisiones, las células hijas del interior maduran como células del tipo de las parenquimáticas y forman el felodermo; las células externas permanecen meristemáticas. Este meristemo secundario es el *cámbium del corcho o felógeno*. Después de varias divisiones, la acción meristemática se detiene y se forma un nuevo felógeno en una zona más profunda de la corteza. Las células de corcho están muertas y tienen paredes suberizadas. Debido a las paredes celulares suberizadas, las capas de corcho impiden el paso del agua y, por esto, las células epidérmicas y corticales vivas, por fuera del felógeno, se secan y, eventualmente, se desprenden. Al final, toda la corteza original se pierde y, en el floema secundario viejo, se forman capas de *cámbium del corcho*, cada vez más profundas. La superficie lisa de las células del corcho compactas en los tallos jóvenes está interrumpida en pequeñas zonas, comúnmente en forma de lente, por masas de tejido suave compuesto por células de pared delgada y flojamente organizadas. Estas masas de tejido, las *lenticelas*, se producen por una actividad más intensa del felógeno en esas zonas. Las células formadas hacia el exterior no maduran como células de corcho normales. Se piensa que la floja organización del tejido de la lenticela permite la aireación de los tejidos más profundos.)

La superficie del corcho se hace fisurada y rugosa, a medida que el crecimiento de la parte interna del tallo presiona hacia afuera, ya que está compuesta de células muertas y, por lo tanto, no puede acomodarse por crecimiento. Las tasas de producción de corcho nuevo y desprendimiento de corcho viejo son casi iguales en árboles maduros, de donde el grosor de la capa, el cual es bastante característico en ejemplares maduros de una especie determinada, permanece casi constante, variando desde unos pocos milímetros en el haya, hasta varios decí-

metros en los secoias. (Como tejido protector, el corcho es efectivo contra impactos mecánicos, debido a la esponjosidad y las cualidades elásticas de sus células muertas y llenas de aire, y contra la pérdida excesiva de agua por el tallo debido a sus paredes suberizadas. También tiene propiedades aislantes y ofrece cierta protección contra las altas temperaturas de los incendios forestales.) El corcho elástico, de textura fina, del comercio se obtiene del alcornoque, *Quercus suber*.

(Todos los tejidos que están por fuera del *cámbium vascular* son llamados, colectivamente, *corteza*. La corteza no es un tejido en el sentido usual, sino que está compuesta del floema funcional, el *cámbium del corcho*, corcho y los restos inactivos del floema antiguo y la corteza.) La forma en la cual se forma el corcho difiere en detalle de una especie a otra. Esto da como resultado el desarrollo de patrones distintos de crestas, hendiduras y grietas en la superficie exterior de la corteza. El leñador experimentado puede identificar muchos árboles por el aspecto de la superficie de la corteza. Aun un observador casual puede distinguir las cortezas surcadas de árboles tales como los encinos y los fresnos, de las cortezas del abedul y del cerezo, las que se desprenden en láminas.

TALLOS HERBÁCEOS Y TALLOS LEÑOSOS.

Si el *cámbium vascular* está ausente o la actividad cambial está limitada al primer año, los tallos son *herbáceos* en vez de leñosos. En general, se piensa que el patrón del tallo herbáceo se ha derivado evolutivamente del de los tallos leñosos, por reducción en la cantidad del tejido vascular producido. Los tejidos de un tallo herbáceo son similares en composición y disposición a los tejidos primarios de un tallo leñoso. Entre las angiospermas dicotiledóneas se pueden encontrar todas las in-

tergradaciones entre tallos herbáceos extremos y tallos leñosos extreos. Las gimnospermas son generalmente leñosas. Entre las plantas con flores, la última reducción de tejido vascular se encuentra en tallos de alunas monocotiledóneas. Un representante de este grupo, el tallo del maíz, tiene haces vasculares esparcidos que carecen de cámbium. Todos los tejidos en estos tallos son primarios. La proporción de tejido vascular en relación a la de parénquima suave es muy pequeña. El corcho está ausente, por supuesto, en tallos que consisten totalmente de tejidos primarios.

CARACTERÍSTICAS EXTERNAS DEL TALLO.

Externamente, el tallo maduro refleja el desarrollo interno discutido previamente. La yema terminal, en el ápice del tallo leñoso, es un tallo condensado envuelto apretadamente por hojas semejantes a escamas, las *escamas de la yema*. Las escamas de la yema son a menudo pilosas, duras, o están cubiertas con secreciones gomosas o resinosas. Las escamas de la yema, traslapadas, protegen de manera efectiva el delicado ápice del tallo de la desecación y de las lesiones mecánicas.) Ya se ha mencionado que, en el ápice del tallo, la alternancia de nudos y entrenudos le da al tallo un aspecto articulado. En los nudos hay dos estructuras laterales, una *hoja* y una *yema lateral* en la axila de la hoja. La organización del tallo joven, dentro de la yema, se completó hacia el final de la estación de crecimiento previa. La abertura de la yema terminal y el temprano crecimiento del tallo embrionario se consiguen por el agrandamiento de las células en las regiones internodales y por la reflexión de las escamas de la yema. La separación de las escamas de la yema es el resultado de la rápida tasa de crecimiento en las caras internas de las escamas, cerca de las bases. Las escamas de la yema, por lo

común, se caen poco después de que la yema se abre, dejando un círculo de cicatrices pequeñas y angostas en los puntos de unión con el tallo. Estos círculos de *cicatrices de escamas de la yema* pueden permanecer visibles en la superficie durante varios años o hasta que el crecimiento secundario del tallo las cubra. Como cada año se forma una yema terminal y ésta deja las cicatrices de las escamas la primavera siguiente, la edad y la tasa de elongación de los tallos jóvenes y las ramas menores pueden ser determinadas por una simple inspección.)

La yema lateral es un tallo rudimentario y puede desarrollarse en una rama de gran tamaño que iguale al tallo principal en estructura y potencial de crecimiento. De aquí que, a medida que el tallo principal crece y se hace más alto, las ramas se alargan. La rama más vieja y, usualmente, por lo tanto, la más larga, está en la parte inferior de la corona y la más joven en la parte superior. Esto explica la forma cónica o espiralada que tan comúnmente tienen árboles tales como los pinos, los abetos y los álamos. En muchas especies de hojas anchas, a medida que el árbol se hace más viejo, la tasa de crecimiento del tallo principal disminuye y las ramas crecen más vigorosamente. Con el tiempo, las ramas igualan o sobrepasan al tallo principal y producen una corona redondeada o irregular.

TALLOS ESPECIALIZADOS.

Los tallos de muchas especies de angiospermas están muy especializados y, a veces, tienen muy poca semejanza con los tallos ordinarios. Los tallos de muchas especies de cactus, que tienen hojas reducidas a espinas, son expandidos y verdes y funcionan como los órganos fotosintéticos de la planta. Los tallos de los cactus almacenan grandes cantidades de agua. Los tallos rastreros de la fresa, llamados *estolones*, desarrollan nuevas plantas cuando

los nudos reposan en el suelo. La fresa puede ser propagada vegetativamente, cortando las pequeñas plátulas. Las hojas del iris nacen en los extremos de un tallo carnoso subterráneo llamado *rizoma*. El *tubérculo* de la papa es un tallo subterráneo acortado, cuyos nudos están marcados por los "ojos". Cada "ojo" es una yema rameal que está en la axila de una hoja reducida, semejante a una escama. En el tubérculo se acumula mucho alimento (yema rameal), cuando se propaga vegetativamente por trozos de papa con "ojos". Las *espinas* del tejocote (*Crataegus mexicana*) son, normalmente, ramas áfilas (sin hojas), situadas en una axila foliar. Los tallos pueden estar muy alargados y enredados y sirven para dar sostén, como en el manto (*Ipomoea* spp.) o el sostén puede conseguirse por modificación en *zarcillos*, como en la vid.

3-2 LA HOJA.

El crecimiento de los primordios foliares y hojas pequeñas en el extremo del tallo, en órganos maduros, se efectúa rápidamente, después de la apertura de la yema terminal. La división, el agrandamiento y la maduración de las células de la hoja tienen lugar, en forma bastante uniforme, en toda la estructura, de manera que, cuando la hoja ha crecido por completo, todos sus tejidos están maduros. (La parte central de la hoja está comúnmente ocupada por un haz vascular conspicuo que es el *nervio medio* o *principal*. A partir del nervio medio salen pequeños nervios o *venas secundarias*. Cuando se observa una hoja en sección transversal los tipos de tejidos presentes y su organización sugieren un tallo fuertemente aplanado. El nervio medio se continúa con el cilindro vascular del tallo.) El teji-

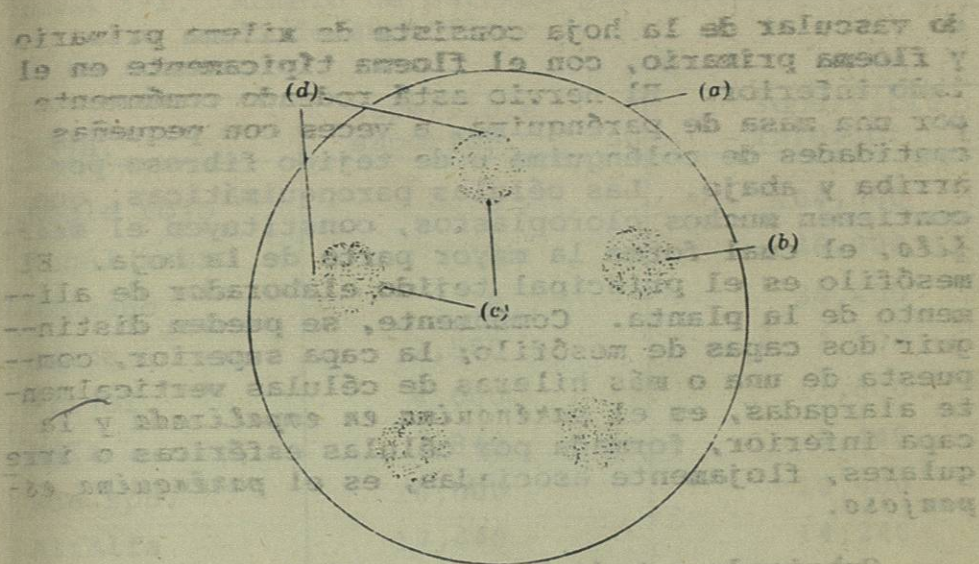


Fig. 1. Diagrama de una sección transversal del ápice de un tallo joven, mostrando la posición de: (a) epidermis; (b) cordones provasculares; (c) xilema primariamente formado; (d) floema primariamente formado.

do vascular de la hoja consiste de xilema primario y floema primario, con el floema típicamente en el lado inferior. El nervio está rodeado comúnmente por una masa de parénquima, a veces con pequeñas cantidades de colénquima o de tejido fibroso por arriba y abajo. Las células parenquimáticas, que contienen muchos cloroplastos, constituyen el *mesófilo*, el cual forma la mayor parte de la hoja. El *mesófilo* es el principal tejido elaborador de alimento de la planta. Comúnmente, se pueden distinguir dos capas de *mesófilo*; la capa superior, compuesta de una o más hileras de células verticalmente alargadas, es el *parénquima en empalizada* y la capa inferior, formada por células esféricas o irregulares, flojamente asociadas, es el *parénquima esponjoso*.

Cubriendo a toda la hoja está la *epidermis*, la cual es continua sobre todas las superficies de la hoja y con la epidermis del tallo joven. Las células epidérmicas carecen normalmente de cloroplastos. Las de la cara inferior de la hoja son, por lo común, más pequeñas que las de la cara superior. Dispersos entre las células epidérmicas hay pequeños poros llamados *estomas*. Los estomas son canales intercelulares a través de los cuales se difunden los gases entre la atmósfera y el interior de la hoja. Los estomas se comunican con grandes espacios entre las células del *mesófilo*. Si se quita una tira de epidermis foliar de la hoja y se observa al microscopio, cada estoma se ve flanqueado por un par de células en forma de media luna, que contienen cloroplastos. Estas son las *células estomáticas*, cuya ligera alteración de forma, por medio de cambios en su contenido de agua, regulan el tamaño de la abertura estomática. Los estomas pueden estar en cualquiera de las dos caras de la hoja o en ambas, aunque, en una especie dada, su distribución es bastante característica. La tabla 2-1 muestra la distribución y la densidad de los estomas en algunas especies comunes.

TABLA 3-1. Número de estomas por centímetro cuadrado de superficie foliar.

Hoja.	Superficie superior.	Superficie inferior.
Roble rojo	0	104,000
Nogal negro	0	46,000
Manzano	0	30,400
Avena	2,500	2,300
Frijol	4,000	17,600
Maíz	7,840	9,440
Poa spp.	16,000	10,400
Alfalfa	17,440	14,240

Las hojas de algunas especies adaptadas a hábitats secos muestran comúnmente diversas *modificaciones xeromórficas* que tienden a conservar agua. En estas formas la cutícula es gruesa, los estomas están hundidos en la superficie foliar y las hojas, a menudo, son gruesas y carnosas.

Gróssó modo, la hoja consiste normalmente de una *lámina* plana y expandida, soportada por un *pecíolo* delgado o, a veces, es *sésil* y está adherida directamente al tallo. La lámina está atravesada por un sistema de venas, el suministro vascular de la hoja, en una cierta variedad de modelos característicos. En la base de las hojas de algunas especies pueden estar presentes dos pequeños apéndices foliáceos, las *estípulas*. En un nudo puede haber una o más hojas, las que, según el caso, serán *alternas*, *opuestas* o *verticiladas*. Cuando la lámina es de una sola pieza, la hoja es *simple*, cuando está subdividida en *folíolos* libres, es *compuesta*. Al

gunas formas y tipos de márgenes comunes de las hojas se encuentran en las figuras citadas. Estas características gruesas de la hoja son, generalmente, típicas de cada especie y por lo tanto útiles para la identificación de las plantas.

La mayoría de los árboles y los arbustos de hojas anchas producen una nueva serie de hojas cada primavera y las pierden en el otoño. Tales plantas son llamadas *deciduas* (o *caducifolias*). El profundo efecto de la caída anual de hojas en el paisaje, en regiones boscosas, es uno de los aspectos más notables del comportamiento de las plantas. Se cree que algunos de los factores importantes en la iniciación de la caída de las hojas son el acortamiento de los días y la reducción en la cantidad de agua disponible, lo que da por resultado una disminución en la producción de hormona del crecimiento. Bajo estas condiciones, se desarrolla, a través de la base del pecíolo, una capa especial de células débiles y de pared delgada llamada *capa de abscisión*. Esta capa se desintegra pronto, dejando sólo a los tejidos vasculares como sostén de la hoja. Las corrientes de aire y la acción de las heladas pueden provocar que el tejido vascular se rompa y entonces, la hoja se cae. Sin embargo, antes de la caída de las hojas, se forma una capa de corcho debajo de la capa de abscisión y sella la cicatriz de la hoja. Unas pocas especies, como los encinos del subgénero *Leucobalanus*, son notables en este aspecto, pues aunque sus hojas mueren en el otoño, permanecen adheridas a los tallos, a menudo durante todo el invierno. Este comportamiento es el resultado de la falta de una capa de abscisión y la falta de ruptura de tejido vascular.

Las hojas de las plantas siempre verdes (o *perennifolias*) pueden persistir en la planta por unos pocos años pero, eventualmente, también se desprenden, aunque no todas en la misma época. Cada año se producen nuevas hojas.

A menudo, la abscisión de las hojas es precedida por cambios notables del color de las mismas. Se recordará que los cloroplastos contienen pigmentos amarillos y anaranjados, además de las clorofilas verdes. Los cloroplastos son verdes porque hay predominio de las clorofilas. En el otoño cesa la producción de nueva clorofila y, a medida que la clorofila se descompone, se ponen de manifiesto los pigmentos amarillos y anaranjados. De esta manera, aparecen los brillantes matices dorados del nogal americano, del tulipero y de algunos arces. Algunas especies de los géneros *Acer*, *Cornus* y *Liquidambar* toman un color rojo vivo en el otoño. La coloración roja es atribuible al desarrollo de antocianinas en las vacuolas de las células de la hoja. El alto contenido de azúcar de las hojas parece que conduce a la producción de antocianinas. La disminución abrupta de temperatura reduce la eliminación del azúcar de las hojas y, por lo tanto, puede ser un factor implicado en la formación de antocianinas.

HOJAS ESPECIALIZADAS.

Entre las angiospermas pueden encontrarse muchas especializaciones estructurales y funcionales, peculiares e interesantes. Estas hojas especializadas son, a menudo, bastante distintas de las hojas ordinarias y pueden desempeñar funciones adicionales a la fotosíntesis o reemplazarla. Probablemente, las especializaciones más interesantes son las de las hojas de plantas insectívoras. Ejemplo de esto son los géneros *Sarracenia*, *Dionaea* y *Drosera*. Aunque las hojas de estas plantas son verdes y fotosintéticas, complementan el suministro alimenticio usual, capturando, dirigiendo y absorbiendo partes del cuerpo de insectos. Los insectos caminan en las "jarritas" de la *Sarracenia* y caen al fondo, donde se ahogan en el agua que contiene enzimas proteolíticas. Las hojas de *Dionaea* se doblan rápidamente cuando los pelos sensitivos de la superficie

superior son tocados por insectos. El insecto, incapaz de escapar por las espinas entrelazadas del margen de la hoja, es digerido por enzimas secretadas por las células de la hoja. La hoja de *Drosera* tiene un gran número de pelos glandulares que se curvan sobre el insecto y lo cubren con una secreción mucilaginosa digestiva.

(Las hojas especializadas sirven frecuentemente como órgano de almacenamiento, mecanismos de protección y de soporte y estructuras reproductoras. Las hojas gruesas y carnosas de *Portulaca* y ciertas formas de *Bellis perennis* almacenan un gran volumen de agua en sus células. Muchas plantas de este tipo están bien adaptadas a hábitats secos. Las escamas carnosas del bulbo de la cebolla almacena alimento y agua que son consumidos durante el desarrollo del tallo en floración, en la segunda estación. Las escamas de las yemas latentes son hojas muy reducidas y de textura dura que suministra una cubierta protectora al ápice en crecimiento del tallo. Las espinas del agracejo común son hojas modificadas cuyas axilas llevan cortas ramas con hojas. Los folíolos terminales de la hoja de la arveja y del guisante de jardín están reducidos a zarcillos que son útiles en el sostén de la planta. Muchos miembros de la familia de las crasuláceas pueden ser propagados vegetativamente, por el solo hecho de poner una hoja en el suelo. De la base rota de la hoja brotan pronto raíces y, de esta manera, se desarrolla una nueva planta. El bien conocido *Kalanchoë*, de la misma familia, produce pequeñas plantitas completas, con raíces, tallos y hojas, en las muescas del margen de las hojas. Estas pequeñas plantas caen al suelo, donde se desarrollan con facilidad.)

3-3 LA RAÍZ.

El tercer órgano vegetativo importante de las plantas con semillas es la raíz. Situada normalmente por debajo del suelo, escapa por lo común a la vista, aunque es una parte integrante de la planta total, desempeñando varias funciones importantes. En efecto, la raíz es la primera parte de la planta joven que establece un contacto íntimo con el medio ambiente, a medida que la semilla germina, y es, por lo tanto, parte de una crítica relación en el establecimiento de la nueva planta. Durante toda la vida de la planta, el sistema radical fija la planta al suelo y absorbe agua y minerales solubles.

El meristemo apical de la raíz, a diferencia del meristemo del tallo, está cubierto por una cofia cónica de células parenquimáticas, la cual le da protección mecánica al meristemo apical, a medida que la raíz se abre paso por el suelo. Las células externas de la cofia se desprenden, a medida que la raíz crece; pero son reemplazadas por nuevas células formadas por el meristemo apical.

El meristemo apical produce también nuevas células, destinadas a formar parte de los tejidos primarios de la raíz. Estas células pasan por un período de crecimiento, principalmente alargamiento y, finalmente maduran en células especializadas. Aunque la secuencia de eventos es esencialmente la misma que la descrita para el tallo en crecimiento, se ve con algo más de facilidad en la raíz. Las raíces no tienen nudos ni entrenudos y, por supuesto, las complicaciones estructurales formadas en el tallo por la presencia de hojas y yemas jóvenes no existen. Así que el ápice de la raíz, cuando se observa en sección media longitudinal, muestra claramente la región de formación de nuevas células cubierta por la cofia, una segunda región de agrandamiento celular y una tercera región de maduración celular.