

## Desarrollo y crecimiento del ápice vegetativo en *Acnistus arborescens*.

### I. Estructura, cambios plastocrónicos y primeros estadios en el desarrollo de la hoja\*

por

Dora Emilia Mora\*\*

(Recibido para su publicación el 12 de abril de 1971)

El estudio del desarrollo del ápice y de los órganos foliares en plantas vasculares ha merecido la atención de numerosos investigadores (2, 5, 9, 14, 16). Sin embargo, la mayor parte de las especies estudiadas pertenecen a la flora de las zonas templadas. Entre los pocos trabajos realizados con especies tropicales, son dignos de mencionar los de FOURNIER (14) en *Coffea arabica* y MOENS (19) en *Coffea canephora*. Estos últimos trabajos han sido realizados en plantas de hojas opuestas, que exhiben, por lo tanto, una filotaxia muy diferente a la de *Acnistus arborescens* ya que éste es de hojas alternas.

### MATERIAL Y METODOS

El material utilizado en el presente trabajo procede de plantas adultas de *Acnistus arborescens* Schlecht, de la Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Universidad de Costa Rica, y de Los Angeles de Cartago a 1.200 y 1.500 metros de altura, respectivamente.

Para el estudio de la estructura y desarrollo del ápice y los primeros estadios de la hoja, se colectó muestras de extremos de vástagos vegetativos que se fijaron en FAA (JOHANSEN, 17); se deshidrataron con alcohol butílico terciario y se infiltraron con parafina "Tissuemat" de punto de fusión 55 C. Con

---

\* Parte de tesis presentada al Departamento de Biología, Universidad de Costa Rica, en cumplimiento de los requisitos para el título de Licenciada en Biología.

\*\* Departamento de Biología, Universidad de Costa Rica.

este material se prepararon cortes de espesores de 8, 10 y 15 micras con un micrótomó rotatorio; luego se tiñeron con hematoxilina-safranina y con safranina-verde rápido.

## OBSERVACIONES

El ápice del vástago vegetativo de *Acnistus arborescens* se puede interpretar de acuerdo con el concepto de túnica-cuerpo como constituido por una túnica, el cuerpo y el meristema medular.

La túnica es de dos capas de células, pero en algunos estadios plastocrónicos, área máxima (Fig. 1, 2), es posible distinguir una tercera capa de células que no mantiene su identidad durante todo el plástocrono.

El cuerpo ocupa una posición inmediatamente inferior a la túnica, e incluye una masa interna de células altamente vacuolizadas, que se dividen en diversos planos.

El meristema medular se encuentra localizado inmediatamente después del cuerpo; sus células están agrupadas en filas longitudinales que se dividen principalmente en forma transversal aunque también en forma longitudinal.

Las secciones de ápices del vástago vegetativo de *Acnistus arborescens* representadas en las Figs. 5, 6, de 202  $\mu$  y 153  $\mu$  de ancho, respectivamente, corresponden al estado de área máxima de este meristema a lo largo de los diámetros mayor y menor respectivamente, como lo muestra el estado de desarrollo de los primordios foliares, (A, B).

En este estado el ápice presenta una forma convexa y se tiñe uniformemente con hematoxilina-safranina. En el corte de la Fig. 3 el ápice, que mide 244  $\mu$  de ancho, presenta la forma de una cúpula aplastada. En este estado plastocrónico es muy difícil de separar los esbozos foliares del ápice propiamente dicho, y es por eso que algunos autores consideran que este último se encuentra en su área máxima. La intensidad de tinción es menos uniforme que en el caso anterior ya que se nota un color más profundo en la zona de iniciación foliar. En las Figs. 5, 7 se muestra el ápice de 181  $\mu$  de ancho que corresponde a un estado de área mínima.

●RIGEN DE LA HOJA: La primera indicación del inicio de la hoja en el ápice del vástago vegetativo de *Acnistus arborescens* es, como en otras especies de plantas, una serie de divisiones periclinales de las células periféricas de la segunda capa de la túnica (Fig. 8). Las células centrales de esta misma capa muestran los núcleos y nucléolos más grandes de todas las regiones de este meristema apical.

Una vez que estas primeras divisiones celulares han tenido lugar, ocurren más y en diferentes planos (anticlinal, periclinal y oblicuo), tanto en la segunda capa de la túnica, como en sus derivadas y en las células del cuerpo (Figs. 9, 10). Sin embargo, las células de la capa exterior de la túnica se dividen únicamente en sentido anticlinal. En las Figs. 10, 11 se nota debajo de

la zona de iniciación foliar la diferenciación acrópeta del procambio, a partir del cilindro vascular del vástago.

Poco tiempo después del comienzo de su iniciación, las células apicales del primordio foliar entran en un período de intensa actividad (Fig. 12). Como consecuencia de esto el primordio crece rápidamente y se diferencia del ápice al tomar la forma de un pequeño abultamiento parecido al extremo de un dedo pulgar. Las células de la capa exterior del primordio foliar se dividen sólo en sentido anticlinal, al igual que las células que les dieron origen (capa exterior de la túnica). La traza vascular de la nervadura central se forma en gran parte con el concurso de las células derivadas de las iniciales subapicales (Fig. 12).

A medida que el eje foliar se eleva por encima de su inserción en el vástago, se nota la progresiva diferenciación acrópeta del procambio (Fig. 13). El eje foliar aumenta de grosor por lo general mediante la actividad de una banda de células situadas por debajo de la protodermis adaxial (segunda capa de la túnica, que constituye el meristema adaxial, Fig. 14). Las divisiones celulares en este meristema son ordenadas y el tejido resultante, que produce un abultamiento adaxial del primordio foliar, la futura base del pecíolo, tiene la apariencia del meristema cambial.

**CRECIMIENTO MARGINAL:** Como consecuencia de la actividad de los meristemas apical y adaxial, el primordio foliar muestra un cambio en la dirección del crecimiento y toma la apariencia de una protuberancia en forma de clavija algo aplanada en el lado adaxial (Fig. 13). Esta protuberancia es el eje de la nueva hoja y se puede considerar como formada por la nervadura central y el pecíolo. Poco tiempo después, cuando el primordio alcanza aproximadamente de 100 a 150  $\mu$ , se inicia la actividad de los meristemas marginales, precursores de la lámina de la hoja (Fig. 15).

Cuando la hoja no alcanza todavía 2 mm de largo, se suspende el crecimiento de los meristemas apicales y toda la actividad se concentra en los meristemas marginales, que además de ser precursores de la lámina, contribuyen al crecimiento del pecíolo.

El meristema marginal se compone de una fila de células superficiales, las células iniciales marginales (IM) y una fila de células subsuperficiales, células submarginales (IS) (Figs. 16, 17). Las células iniciales marginales originan, por divisiones anticlinales, las capas protodérmicas de la lámina de la hoja; las submarginales, por divisiones periclinales, anticlinales y oblicuas, dan origen al tejido interno del limbo foliar. En el diagrama de la Fig. 18 se muestra con más detalle la actividad de estas dos series de células iniciales.

El crecimiento marginal de la lámina de la hoja cesa relativamente temprano; de aquí en adelante, el crecimiento de la lámina se debe a divisiones anticlinales, paralelas y perpendiculares al eje de la hoja. Sólo se observan divisiones periclinales en las zonas del procambio.

El predominio de divisiones anticlinales hace que la lámina en desarrollo tome una forma relativamente aplanada (Figs. 19, 20, 21) que se denomina meristema de la lámina.

**MADURACIÓN DE LA LÁMINA:** Poco antes de que la hoja alcance su tamaño definitivo, los estratos de células que se originan en la capa central dejan de dividirse y pronto se puede observar el mismo fenómeno en la capa abaxial. Las capas protodérmicas abaxial y adaxial continúan dividiéndose por un período mayor que las anteriores. Sin embargo, después de cierto tiempo las divisiones celulares también cesan en esta capa; sólo la adaxial (la que origina el parénquima de empalizada) continúa dividiéndose. Cuando la lámina alcanza su tamaño definitivo, estas células, las de la capa adaxial, aunque de menor tamaño que las de las otras capas, las aventajan en número. El gran número y los espacios celulares que se forman entre ellas permite que estas células no se separen como las de las capas centrales que forman el parénquima esponjoso.

## DISCUSION

Los meristemas apicales de *Acnistus arborescens* muestran cierta periodicidad en cuanto a la época de su mayor actividad de crecimiento.

El crecimiento es prácticamente nulo durante la mayor parte de la estación seca; sin embargo, la caída de algunas lluvias esporádicas durante los últimos meses de esta estación (abril-mayo) parece tener cierta importancia en el cese del estado de latencia en el crecimiento vegetativo. No obstante, es muy probable que, además de la precipitación, la temperatura sea aquí también un factor importante, como ha sido observado en otras especies de plantas leñosas (1, 14). Sabemos aún poco sobre la influencia de la temperatura en el cese de la latencia de los meristemas apicales en plantas tropicales, problema que es necesario investigar con más detalle.

Algunos autores (1) creen que la influencia de la temperatura es más bien indirecta, y que el verdadero responsable de esta periodicidad en el crecimiento vegetativo es la luz.

**ACTIVIDAD MERISTEMÁTICA Y CRECIMIENTO DE LA HOJA:** Estoy de acuerdo con FOURNIER (12) en que el concepto de túnica-cuerpo, aunque es bastante conveniente para una descripción de la morfología del ápice vegetativo del vástago, tiene poca consistencia desde un punto de vista más dinámico, ya que las diferentes partes de este meristema sufren muchos cambios en tamaño, estructura y actividad durante el transcurso de un plastócrono.

El origen y desarrollo de los órganos foliares de *Acnistus arborescens* muestran, en líneas generales, el patrón establecido por otros autores en diversas especies de angiospermas (2, 11, 12, 13, 20). Como sucede en otras plantas, el inicio de una hoja de *Acnistus arborescens* está determinado por una serie de divisiones periclinales de las células periféricas de la segunda capa de la túnica. Posteriormente ocurren divisiones en otros planos (anticlinal, periclinal y oblicuo) de esta capa celular y en sus derivadas, lo mismo que en el cuerpo. Por otro lado, la capa exterior de la túnica sufre únicamente divisiones anticlinales al originar la epidermis (2, 3, 5, 6, 13, 14, 21, 22, 23, 24). El rastro vascular de la nervadura central de la hoja se origina, como en el caso de *Nicotiana tabacum* y *Viburnum* (4), por la actividad de las células derivadas del creci-

miento del meristema subapical del primordio foliar.

En algunas plantas como *Acacia* (3), se observa no sólo una célula subapical, sino un grupo de células, lo que sugiere que el rastro vascular puede originarse tanto de una sola célula subapical, como de un grupo de células.

**MERISTEMAS MARGINALES:** La actividad e importancia de las células iniciales marginales y submarginales han sido tratadas por numerosos investigadores (2, 7, 8, 13, 15, 18). Muchos consideran que la actividad de estas células iniciales da origen a un patrón estructural muy regular y preciso, aunque otros (18) dudan de que esto sea así. En *Acnistus arborescens* las células iniciales entran en actividad cuando el primordio tiene aproximadamente 100 a 150  $\mu$  de longitud y todavía hay crecimiento apical. Esto mismo ha sido observado por AVERY (2) en *Nicotiana tabacum*; en dicha planta la actividad de los meristemas marginales se inicia cuando el primordio tiene de 100 a 125  $\mu$  de longitud. Sin embargo, esta situación no es general, pues en algunas especies la actividad de los meristemas marginales se inicia cuando el primordio tiene un mayor tamaño. Por ejemplo, TROLL (24) encontró que *Archangelica officinalis* inicia la actividad de los meristemas marginales cuando el primordio foliar tiene 15 mm de longitud, lo que bien puede explicarse como debido a que esta especie tiene hojas sumamente divididas.

## RESUMEN

El ápice del vástago vegetativo de *Acnistus arborescens* Schlecht. está constituido por una túnica de 2 a 3 capas de células, el cuerpo y el meristema medular. Como ocurre en muchas otras plantas, el primer indicio de la aparición de un primordio foliar en el ápice del vástago vegetativo es una serie de divisiones periclinales en la segunda capa de la túnica y subsecuentes divisiones en otros planos en las células derivadas. El crecimiento posterior de la lámina es debido a la actividad de los meristemas marginales, constituidos por una fila de células superficiales, las células iniciales marginales y una fila de células subsuperficiales, las células submarginales. Estos meristemas son precursores de la lámina y contribuyen al aumento en tamaño del pecíolo.

## SUMMARY

In *Acnistus arborescens* (Solanaceae), a tropical, alternate-leaved arborescent species, the shoot apex is made up of a tunica of two layers, a third being recognizable at the maximum area stage, a flattened corpus and a medullar meristem. Leaf primordia originate in a number of periclinal divisions in the T II layer followed by periclinal, anticlinal and oblique divisions in the cells derived and in the corpus and by exclusively anticlinal divisions in T I. The primordium apical cells divide repeatedly to form a thumb-shaped foliar axis in which acropetal procambium differentiation occurs and from which petiole and midrib derive.

Marginal meristems, made up of marginal and submarginal initials, give rise quite early to the foliar protoderm and laminar mesophyll respectively. Prevalence of anticlinal divisions in the latter leads to the flattening of the lamina. Divisions cease last in the adaxial layer of submarginal initial derivatives, which gives rise to the palisade parenchyma.

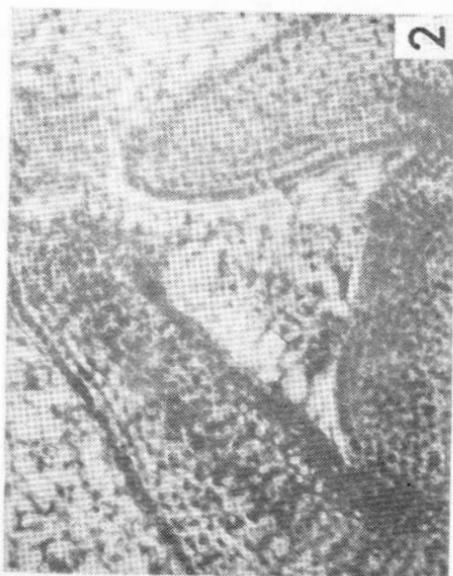
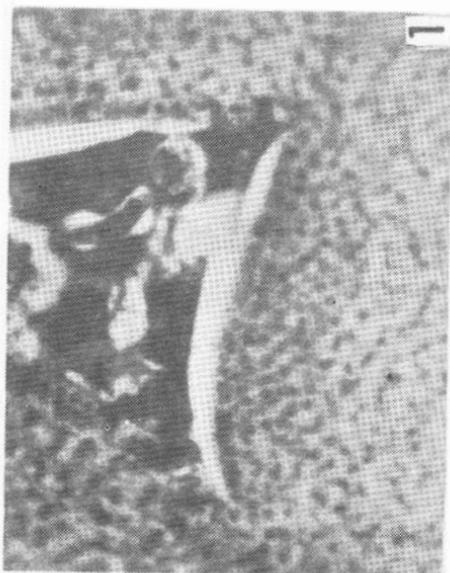
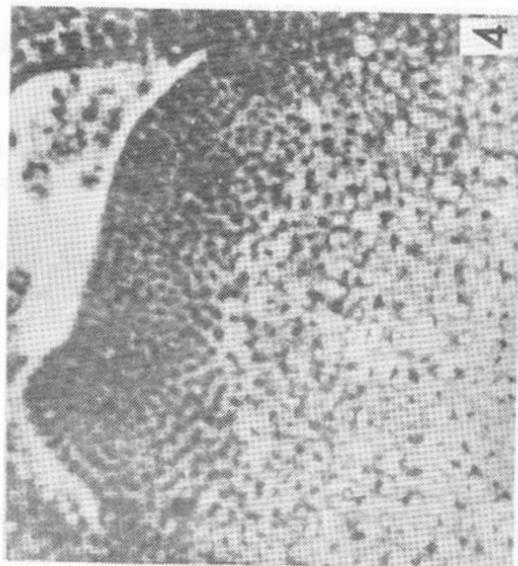
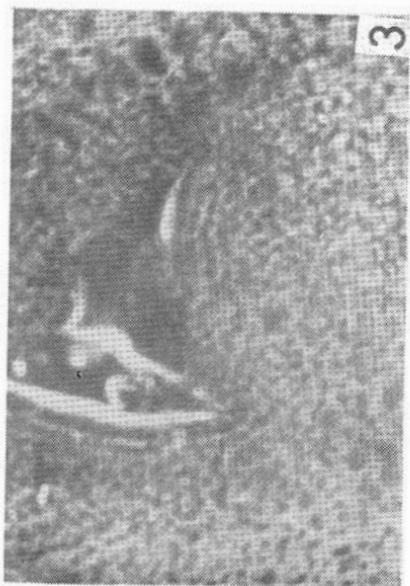
## REFERENCIAS

1. ALVIM, P. DE T.  
1964. Tree growth periodicity in tropical climates, p. 479-495. En H. H. Zimmerman, *The formation of wood in forest trees*. Academic Press. N. Y.
2. AVERY, G. S., JR.  
1933. Structure and development of the Tobacco leaf. *Amer. J. Bot.*, 20: 569-592.
3. BOKE, N. H.  
1940. Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of *Acacia*. *Amer. J. Bot.*, 27: 73-90.
4. CROSS, G. L.  
1937. The morphology of the bud and the development of the leaves of *Viburnum rufidulum*. *Amer. J. Bot.*, 24: 266-276.
5. DENNE, M. P.  
1966. Leaf development in *Trifolium repens*. *Bot. Gaz.*, 127: 202-210.
6. DERMEN, H.  
1947. Periclinal cytochimeras and histogenesis in cranberry. *Amer. J. Bot.*, 34: 32-43.
7. FOSTER, A. S.  
1936. Leaf differentiation in angiosperms. *Bot. Rev.*, 2: 249-272.
8. FOSTER, A. S.  
1937. Structure and behavior of the marginal meristem in the bud scales of *Rhododendron*. *Amer. J. Bot.*, 24: 301-316.

Figs. 1-4. Cortes longitudinales de ápices de vástagos vegetativos de *Acnistus arborescens* que muestran diferentes estados plastocrónicos.

Figs. 1-2. Apice teñido con safranina-verde rápido, X 220; diámetro mayor de un estado de área máxima.

Figs. 3-4. Apices teñidos con hematoxilina-safranina X 244 correspondientes a estados de área máxima y área mínima.



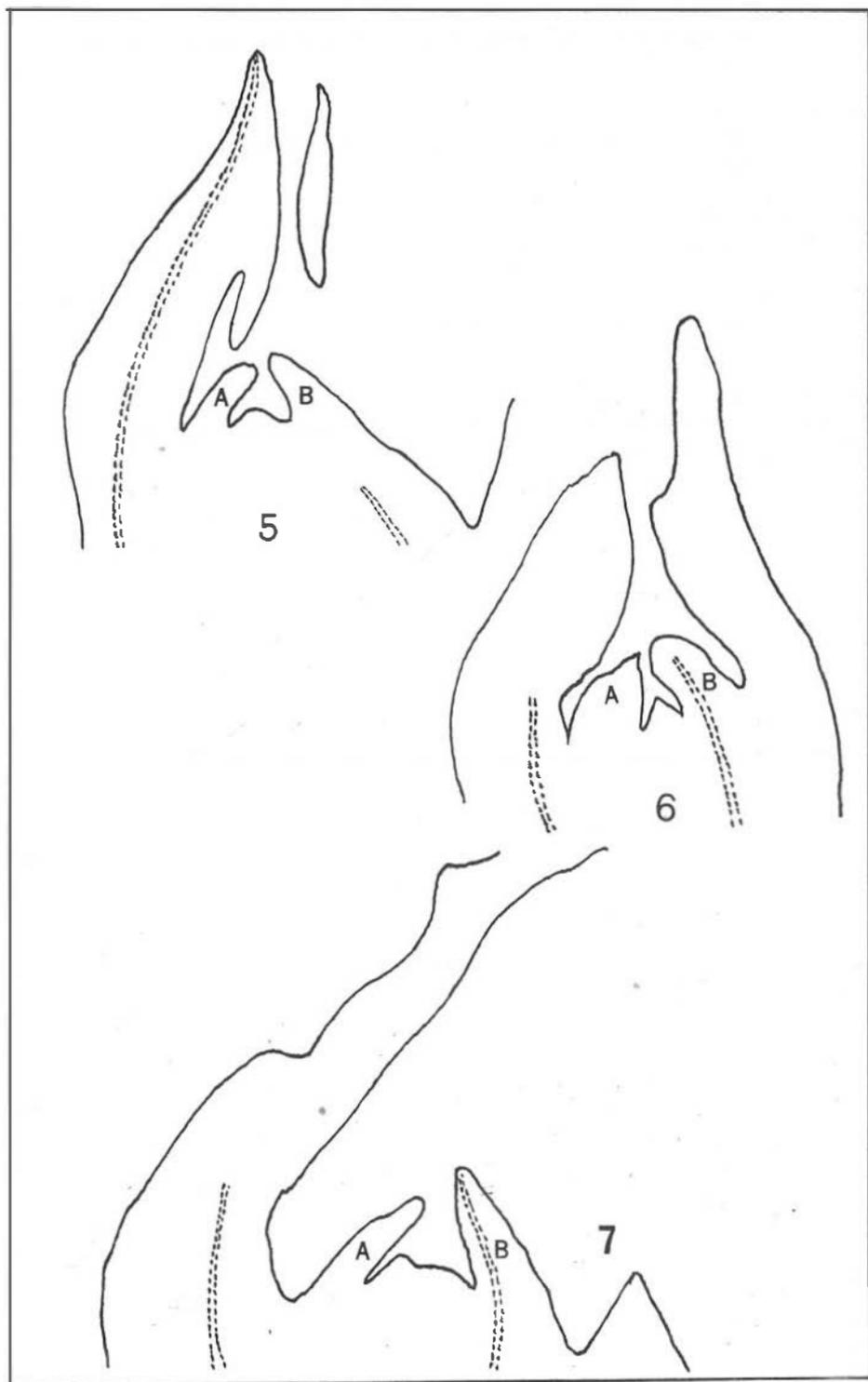
9. FOSTER, A. S.  
1939. Structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*. *Amer. J. Bot.*, 26: 372-385.
10. FOSTER, A. S.  
1950. Morphology and venation of the leaf in *Quina acutangula* Ducke. *Amer. J. Bot.*, 37: 159-171.
11. FOSTER, A. S.  
1950. Venation and histology of the leaflets in *Touroulia guianensis*. Aubl. and *Froesia tricarpha* Pires. *Amer. J. Bot.*, 39: 752-766.
12. FOURNIER, L. A.  
1964. Desarrollo del vástago vegetativo en *Coffea arabica* L. cv. *bourbon* Choussy. I. Ontogenia del ápice. *Rev. Biol. Trop.*, 12: 237-255.
13. FOURNIER, L. A.  
1964. Desarrollo del vástago vegetativo en *Coffea arabica* L. cv. *bourbon* Choussy. II. Cambios plastocrónicos. *Rev. Biol. Trop.*, 12: 257-273.
14. FOURNIER, L. A.  
1965. Desarrollo del vástago vegetativo en *Coffea arabica* L. cv. *bourbon* Choussy. IV. Desarrollo del procambium y de los tejidos vasculares de la hoja. *Rev. Biol. Trop.*, 13: 229-237.
15. GIFFORD, E. M., JR.  
1951. Early ontogeny of the foliage leaf in *Drimys winteri* var. *chilensis*. *Amer. J. Bot.*, 38: 93-105.
16. GIFFORD, E. M., JR.  
1953. Effect of 2, 4-D upon the development of the cotton leaf. *Hilgardia*, 21: 607-644.
17. JOHANSEN, M. A.  
1940. *Plant microtechnique*. McGraw Hill, Nueva York, 523 pp.
18. MAKSYMOWYCH, R. Y., & R. ● ERICKSON  
1960. Development of the lamina in *Xanthium pennsylvanicum*. *Amer. J. Bot.*, 47: 451-459.
19. MOENS, P.  
1963. La vascularization de l'embryon et de la plantule de *Coffea canephora* Pierre. *La Cellule*, 64: 71-126.

---

Figs. 5-7. Dibujos en cámara lúcida de cortes longitudinales de ápices de vástagos de *Acnistus arborescens*.

Figs. 5, 6. Apices correspondientes a los diámetros mayor y menor de un área máxima, X 66.

Fig. 7. Apice en estado de área mínima, "A" y "B" primordios foliares.



20. PRAY, T. R.  
1955. Foliar venation of angiosperms. II. Histogenesis of the venation of *Liiodendron*. *Amer. J. Bot.*, 42: 18-27.
21. SCHMIDT, A.  
1924. Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkte. *Bot. Arch.*, 8: 345-404.
22. SHARMAN, B. C.  
1945. Leaf and bud initiation in the Gramineae. *Bot. Gaz.*, 106: 269-289.
23. THIELKE, C.  
1951. Über die Möglichkeiten der Periclinalchimärenbildung bei Gräsern. *Planta* 39: 402-403.
24. TROLL, W.  
1937. *Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen*. Berlin, Gebrüder Borntraeger.

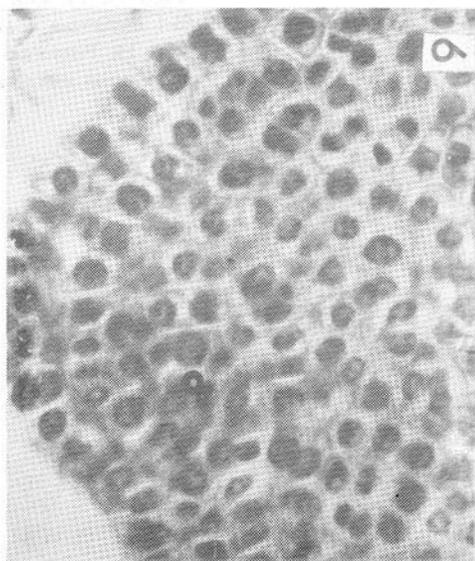
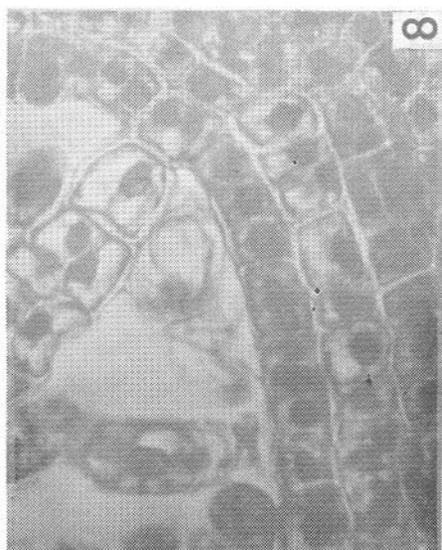
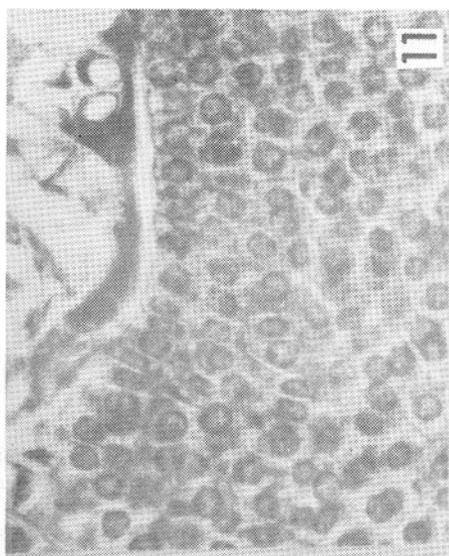
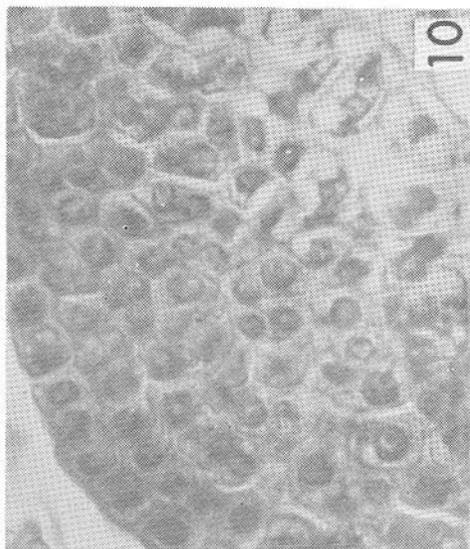
---

Figs. 8-11. Cortes longitudinales de primordios foliares de *Arnistus arborescens* teñidos con hematoxilina-safrana. X 720.

Fig. 8. Divisiones periclinales de la segunda capa de la túnica.

Fig. 9. Divisiones de las células de la túnica y el cuerpo. •

Figs. 10, 11. Diferencias acrópetas del procambio. (P).

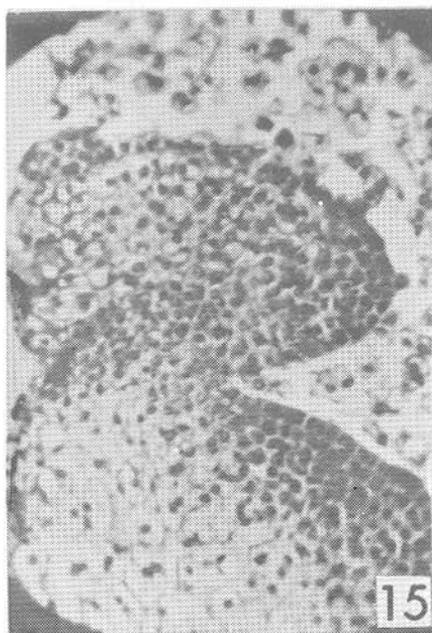
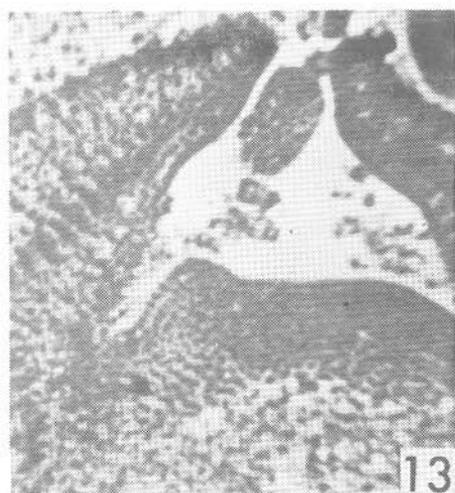
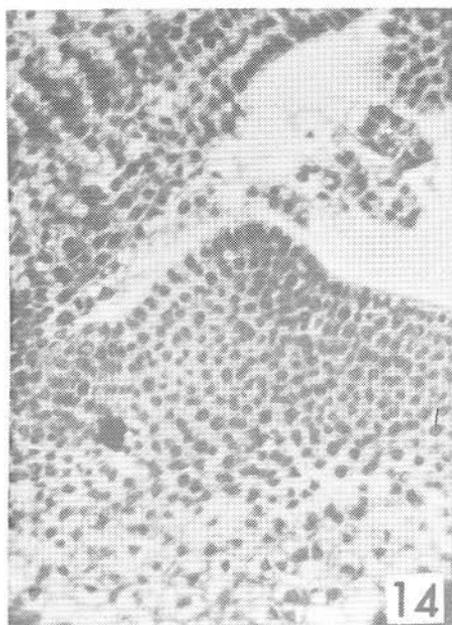


Figs. 12-15. Cortes longitudinales de primordios foliares de *Acnistus arborescens* teñidos con hematoxilina-safranina,  $\times 340$ .

Fig. 12. Corte longitudinal de un primordio que muestra la intensa actividad de las células apicales.

Figs. 13, 14. Primordio que muestra la actividad del meristema adaxial y la formación del pecíolo.

Fig. 15. Primordio que muestra la actividad de los meristemas marginales.



Figs. 16-17. Cortes longitudinales de primordios foliares de *Acnistus arborescens* teñidos con hematoxilina safranina,  $\times 720$  que muestran la actividad de las células iniciales marginales (IM) y submarginales (IS).

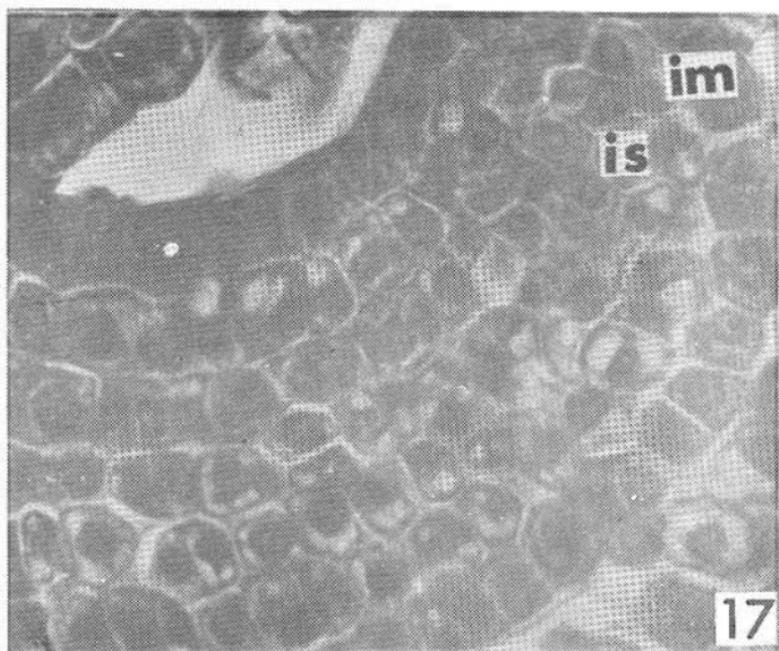
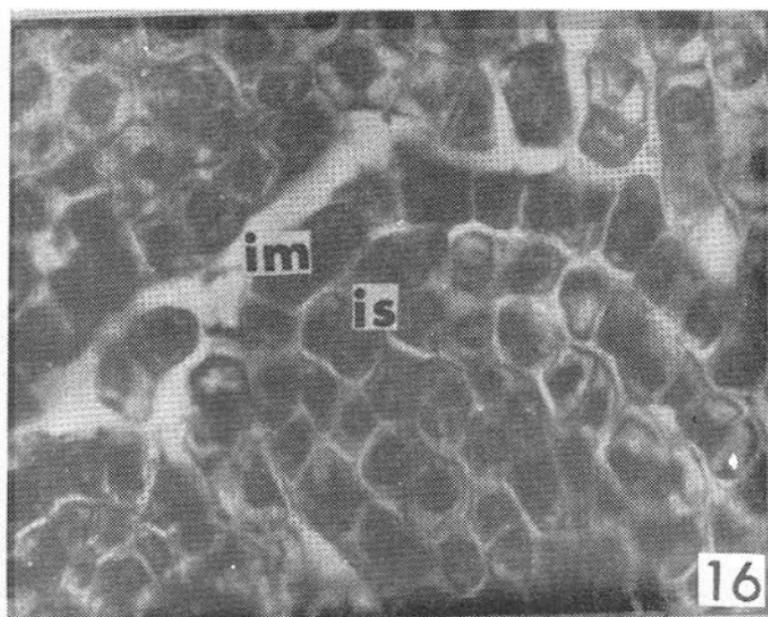


Fig. 18. Diagrama de la actividad de las células iniciales marginales (IM) y las células iniciales submarginales (IS).

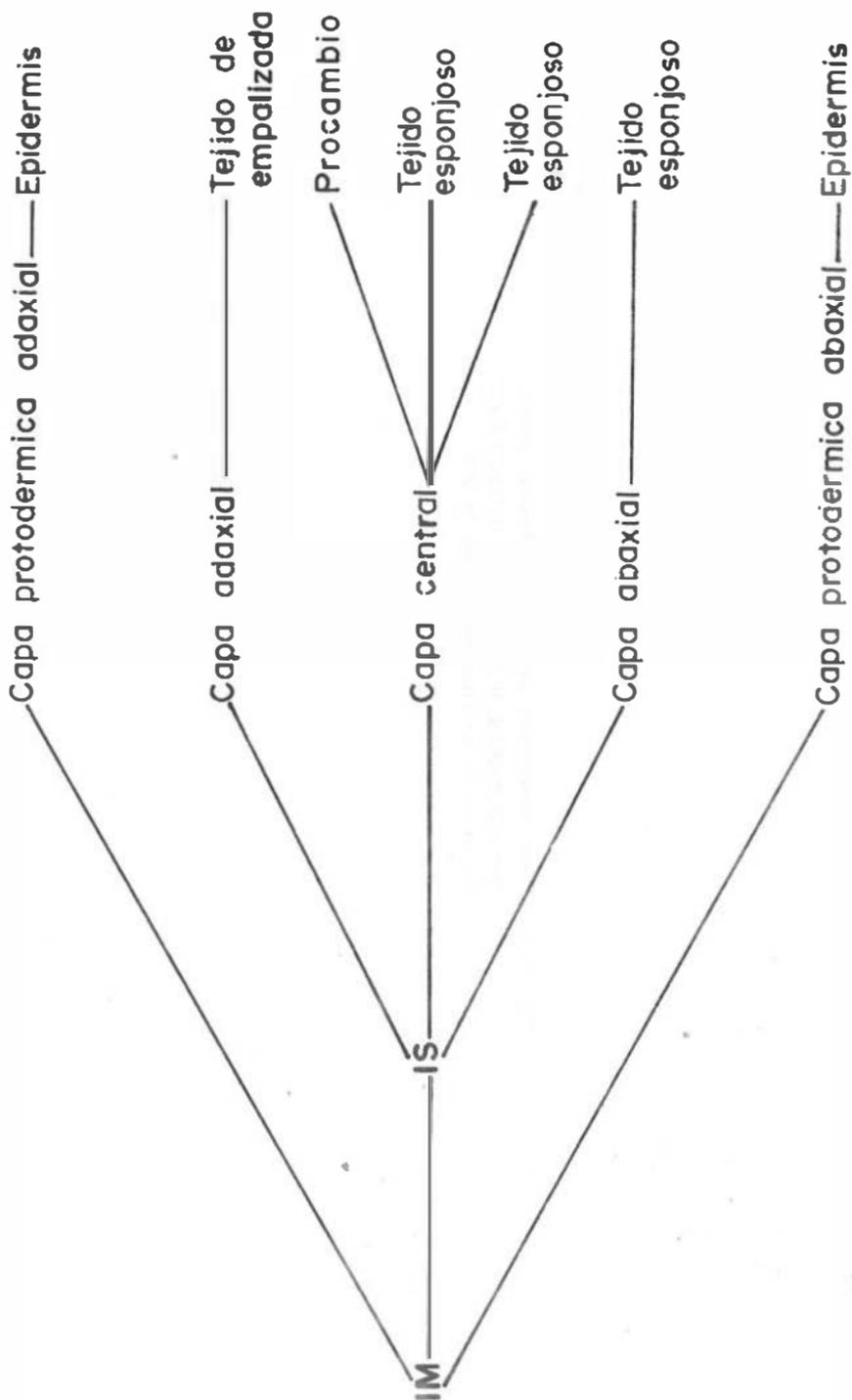


Fig. 19-21. Cortes transversales de hojas de *Acnistus arborescens* que muestran la formación de la lámina foliar por medio de divisiones anticlinales, X 290.

