

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

II. Desarrollo del procambio y los tejidos vasculares de la hoja y crecimiento de la lámina foliar

por

Dora Emilia Mora*

(Recibido para su publicación el 1 de abril de 1975)

ABSTRACT: Procambium and phloem differentiation in the developing leaf of *Acnistus arborescens* takes place continuously and acropetally, while xylem differentiation is initially spotty. These elements mature first in the median third of the midrib, then in secondary veins and gradually in the minor ranks, to form a reticulate lamina. Leaf growth curves obtained in San Pedro de Montes de Oca (1200 m) and Cartago (1500 m) show a typical sigmoid form with major increase in size taking place during the middle period; this period is shorter and slower at the higher altitude, probably in relation to the cooler temperature prevailing there.

El desarrollo del procambio y del floema de las hojas de *Acnistus arborescens* ha sido poco estudiado, aunque el xilema sí ha recibido la atención de varios investigadores (4, 5, 11, 12, 13, 14, 16, 17). Estos estudios muestran que la altura en que se inicia la diferenciación del procambio varía mucho de una especie a otra. En cuanto al crecimiento de la lámina, los autores consultados (1, 2, 10) coinciden en afirmar que se debe primordialmente a la actividad mitótica de las células en los diferentes tejidos meristemáticos de este órgano.

El presente trabajo es una contribución al conocimiento del desarrollo de los tejidos vasculares en las venas central y subsidiarias y el crecimiento de la lámina foliar en *Acnistus arborescens* Schlecht., una especie arborescente de amplia distribución en Costa Rica y en el resto de América Central. Esta especie, según estudios realizados, contiene un principio esteroide, la Whithaferina, de gran promesa en la curación de algunos tipos de cáncer.

* Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

MATERIAL Y METODOS

En el estudio del desarrollo del tejido vascular se empleó ápices y hojas en diferentes estadios de crecimiento, provenientes de plantas adultas de *Acnistus arborescens* Schlecht. de la Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Universidad de Costa Rica, San Pedro de Montes de Oca y de Los Angeles de Cartago a 1200 m y 1500 m de altura, respectivamente, los que fueron diafanizados de acuerdo con el método propuesto por FOSTER (3) que permite estudiar el tejido vascular de los órganos vegetales sin seccionar. En este caso no se hizo uso de colorantes, sino que las hojas fueron montadas tal como quedaron al final de la diafanización.

Para la confección de los dibujos se empleó dos técnicas: cámara lúcida, en el delineamiento de ápices jóvenes, y dibujo directo al microscopio con ayuda de un micrómetro, para hojas en estadios más avanzados de desarrollo.

Para estudiar el incremento dimensional de la lámina foliar se midió hojas en desarrollo a intervalos de cuatro días y por un lapso de seis meses, tanto en San Pedro de Montes de Oca como en Cartago. En cada uno de estos lugares se escogió una muestra de veinte hojas procedentes de diferentes ramas y, con ayuda de un calibrador de Vernier de aproximación al milímetro, se midió la longitud y el ancho de la lámina y la longitud del pecíolo.

Para la confección de curvas de crecimiento, se tomó valores promedio de cada una de las observaciones semanales. Se colocó el número de semanas de observación en el eje de las abscisas y las dimensiones en centímetros en el eje de las ordenadas.

OBSERVACIONES

DESARROLLO DEL TEJIDO VASCULAR: Los primordios foliares jóvenes, como los representados en las Figs. 1, 2, de 471 μ y 892 μ de altura, no muestran ninguna diferenciación de elementos del xilema. Sin embargo, en el primordio más alto (Fig. 2) se observa ya un cordón continuo de floema.

En el primordio foliar de 2207 μ de altura (Fig. 3), es ya evidente un centro de diferenciación del xilema, constituido por dos cordones interrumpidos; lo mismo se observa en la región central de la fig. 4-B. Como muestran estas figuras, el cordón del xilema (a) se inició antes que el (b); sin embargo, ambos cordones presentan diferenciación tanto en sentido acrópeto como basípeto.

Por otro lado, la diferenciación del procambio ocurre en forma continua, tanto en la nervadura central como en las secundarias. Las venas que muestran mayor desarrollo del procambio se encuentran a lo largo del tercio medio de la hoja, región en donde se observó el primer punto de diferenciación del xilema. En esta misma zona se inicia la diferenciación de las primeras venas marginales las cuales sirven de límite a los campos intercostales junto con las venas secundarias.

La diferenciación del procambio en las venas marginales se lleva a cabo

en forma acrópeta, a partir de las venas secundarias inferiores de los campos intercostales, y en forma basípeta a partir de las venas secundarias superiores de estos campos.

La diferenciación del procambio de las venas terciarias se inicia en las venas secundarias y en las marginales, y de ahí se continúa hacia el centro de los campos intercostales.

Cuando dos venas terciarias se unen delimitan una aréola (Fig. 4-A), especialmente cuando una de ellas proviene de una vena secundaria y la otra de una vena marginal.

En un primordio foliar de 3470 μ de altura (Fig. 4-B), se notan aun sólo dos cordones de xilema (a y b) a lo largo de la nervadura central. El cordón del xilema más cercano al floema (a) no muestra ninguna interrupción, pero en el cordón (b) los elementos del xilema se diferencian aun en sentidos acrópeta y basípeta. En este estadio de desarrollo el xilema sobrepasa en altura al floema, contrariamente a lo observado en la Fig. 3-C, la cual muestra el floema mucho más arriba que el xilema.

En un primordio foliar de 5928 μ de altura (Fig. 3-D), se observan tres cordones del xilema bien diferenciados (a, b, y c) a lo largo de la nervadura central; de estos tres cordones, dos (a y b) son continuos pero (c) no alcanza más allá del tercio inferior de la hoja. En la mitad izquierda de esta figura se observa ya la diferenciación del xilema en las venas secundarias. Esta diferenciación se lleva a cabo paralela y perpendicularmente a la vena central (Figs. 3-A, 4-A y C).

Después que aparecen los primeros elementos del xilema en las venas secundarias su diferenciación continúa en forma acrópeta hacia el margen de la lámina y en forma basípeta hacia la vena central. En la Fig. 5 se observa la diferenciación del xilema en algunas venas intermedias.

En la vena central de una hoja joven de 11,4 cm de longitud (Fig. 5), se observan ocho cordones del xilema más o menos diferenciados. Tres de ellos (a, b y c) son continuos desde la base de la hoja hasta la parte superior; el cordón (d) es continuo más o menos hasta la parte inferior del tercio medio de la hoja, donde se desvía hacia la vena secundaria; el cordón (e) está interrumpido hacia la parte inferior del tercio medio de la hoja y como en el caso anterior, se desvía hacia una vena secundaria; los cordones (f y g) son continuos hasta más o menos la parte superior del tercio inferior de la lámina y también se desvían hacia las venas secundarias; el cordón (h) alcanza la mitad del tercio inferior de la lámina y de ahí se desvía hacia una vena secundaria. En esta misma figura se observa que en la mayoría de las venas secundarias (VS) se ha diferenciado ya un buen número de elementos del xilema, lo mismo que en algunas venas marginales (VM). La diferenciación del xilema en las venas marginales es bidireccional, en forma acrópeta a partir de las venas secundarias inferiores de los campos intercostales, y en forma basípeta a partir de las venas secundarias superiores de estos campos.

De cada vena secundaria se diferencian dos venas marginales, una en sentido acrópeta y otra en sentido basípeta.

Al comparar las venas secundarias presentes en la Fig. 5 con las de la hoja empleada en la preparación de la Fig. 6, que muestra la sección de una hoja más avanzada en crecimiento, se observa que el número de venas secundarias es muy similar en ambas, lo que indica que después de alcanzado cierto desarrollo se forman muy pocas venas secundarias.

En la Fig. 6 se muestra una porción del tercio medio de la lámina de una hoja joven de 1,84 cm de longitud; a lo largo de la vena central se indican únicamente los cordones del xilema que están unidos a las venas secundarias; en esta figura se observa un marcado aumento en la longitud de las venas secundarias y marginales, así como una mayor diferenciación del xilema en las venas terciarias. La diferenciación del xilema en las venas terciarias y cuaternarias se realiza igual que en las venas secundarias, en forma acrópeta y basípeta.

La extensión de las aréolas aumenta por medio de crecimiento intercalar. Las aréolas primarias demarcadas por las venas terciarias llegan a fraccionarse con el sucesivo desarrollo de las venas de rangos menores, y al final de su crecimiento la lámina de la hoja presenta un aspecto reticulado muy complejo.

CRECIMIENTO EXTERNO DE LA HOJA: Las curvas de crecimiento en longitud y en ancho de la lámina foliar y de la longitud del pecíolo, tanto en las plantas de San Pedro como en las de Cartago (Figs. 7 y 8), muestran una forma sigmoidea simple. Todas estas curvas representan tres períodos de crecimiento más o menos definidos. El primero de estos períodos muestra un crecimiento lento, que dura aproximadamente de 6 a 7 semanas en ambos sitios.

En el segundo período la lámina foliar completa por lo menos un 80% de su tamaño; el crecimiento es más acelerado en esta etapa, que tarda de 8 a 9 semanas en las hojas de San Pedro y de 5 a 6 semanas en las de Cartago.

El tercer período de crecimiento que es el más lento, tarde de 2 a 3 semanas en San Pedro pero se prolonga hasta 4 semanas en Cartago. Al final de este período el crecimiento cesa y la hoja alcanza su tamaño definitivo.

Al observar comparativamente las curvas correspondientes a Cartago y a San Pedro se nota que en el primer período el crecimiento en longitud en ambos sitios es semejante. En el segundo período también es semejante pero más breve en Cartago que en San Pedro. En el tercer período el crecimiento es más lento en las hojas de Cartago que en las de San Pedro, esto da como resultado una lámina más pequeña y una mayor duración para completar su tamaño final.

En cuanto al pecíolo, el crecimiento definitivamente más lento en Cartago que en San Pedro.

DISCUSION

La diferenciación del procambio y del floema en la hoja de *Acnistus arborescens* es muy similar a la observada por AVERY (1) en *Nicotiana tabacum*; en ambos casos el procambio de la vena media se diferencia en el eje foliar

antes del desarrollo del limbo. A medida que este último se forma, el procambio se diferencia, origina primero las venas laterales más grandes y a continuación las más pequeñas hasta que se forma una venación reticulada. El desarrollo de esta red no es uniforme en todo el limbo sino que progresa en dirección basípeta.

En *Acnistus arborescens* la diferenciación del procambio de las venas secundarias y la del primer xilema de la nervadura central se llevan a cabo en el tercio medio del primordio foliar. El xilema se diferencia interrumpidamente en direcciones acrópeta y basípeta, tanto en la vena central como en las otras venas. Este hecho ha sido observado también por otros autores (1, 4, 5, 8, 9, 12, 13, 14).

La forma sigmoidea de las curvas representadas en las Figs. 7 y 8 muestra claramente que el crecimiento, tanto del pecíolo como de la lámina de las hojas de *Acnistus arborescens*, tiene tres períodos bien definidos. Este tipo de curva de crecimiento ocurre frecuentemente en los seres vivientes y en sus órganos (7, 15).

Cuando se trata de una planta, se establece competencia entre sus diferentes partes y la forma sigmoidea de la curva se altera, no solamente por esa competencia, sino también por la diferenciación interna de los tejidos, la cual hace disminuir el crecimiento externo.

En general las hojas de *Acnistus arborescens* de Cartago muestran un crecimiento más lento que las de San Pedro, probablemente a causa de la menor temperatura imperante en el primer sitio.

RESUMEN

La diferenciación del procambio y del floema de *Acnistus arborescens* se lleva a cabo en forma continua y acrópeta en todas las venas, mientras que el xilema se diferencia interrumpidamente; estos elementos aparecen primeramente en el tercio medio de la nervadura central, luego en las venas secundarias y después en los rangos menores para originar así una lámina reticulada.

Las curvas de crecimiento de las hojas observadas en las áreas de San Pedro de Montes de Oca y Cartago presentan una forma sigmoidea simple con tres períodos de crecimiento bien definidos. La mayor actividad de crecimiento se presenta en el segundo período.

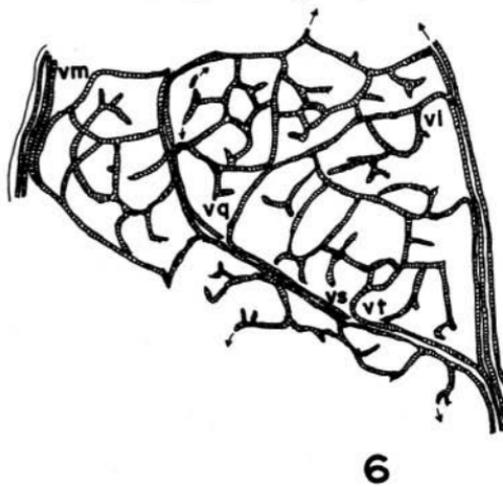
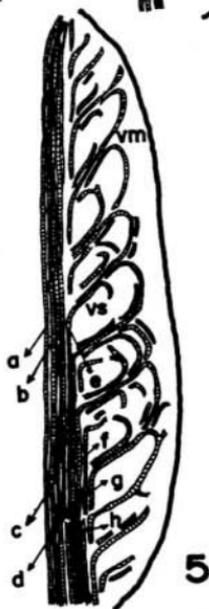
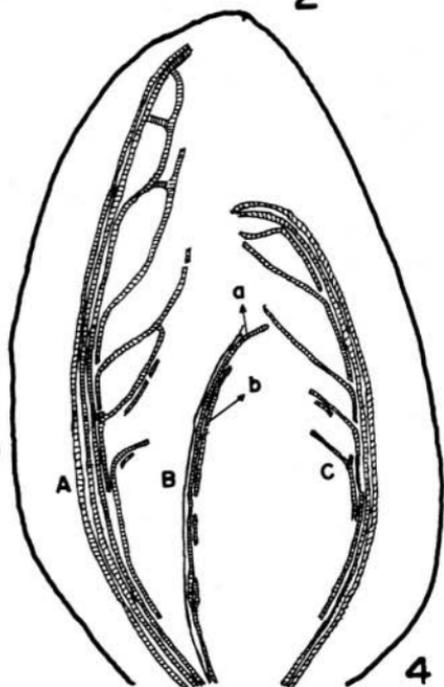
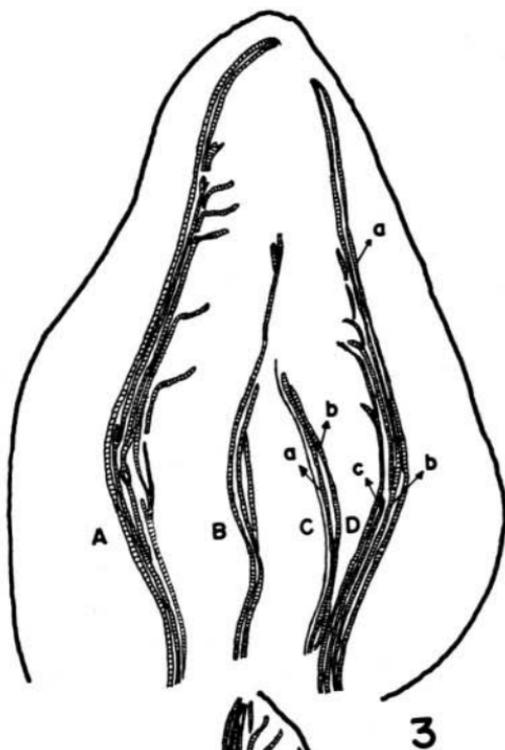
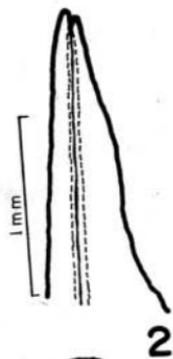
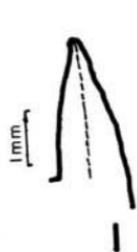
REFERENCIAS

1. AVERY, JR., G. S.
1933. Structure and development of the tobacco leaf. *Amer. J. Bot.*, 20: 569-592.
2. DENNE, M. P.
1966. Leaf development in *Trifolium repens*. *Bot. Gaz. (Chicago)*, 127: 202-210.
3. FOSTER, A. S.
1940. Further studies on zonal structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*. *Amer. J. Bot.* 27: 487-501.

4. FOSTER, A. S.
1950. Morphology and venation of the leaf in *Quina acutangula* Ducke. *Amer. J. Bot.*, 37: 159-171.
5. FOSTER, A. S.
1950. Venation and histology of the leaflets in *Touroulia guianensis* Aubl. and *Froesia tricarpa* Pires. *Amer. J. Bot.*, 39: 348-362.
6. FOSTER, A. S.
1952. Foliar venation in angiosperms from an ontogenical standpoint. *Amer. J. Bot.*, 39: 752-766.

Figs. 1-6 Dibujos en microscopio de primordios foliares y de hojas diafanizadas de *Acnistus arborescens*.

Figs. 1-2 Cortes longitudinales de primordios foliares teñidos con hematoxilina-verde rápido. Fig. 1. Primordio de 471 μ de altura que muestra un cordón procambial continuo. Fig. 2. Primordio de 892 μ de altura en el que se observa un cordón continuo de floema y su diferenciación acrópeta. Fig. 3 -A. Primordios foliares mostrando la diferenciación del xilema en las venas secundarias en forma paralela y perpendicular a la vena central. Fig. 3-C Primordio foliar de 2207 μ de altura en el que se observa un centro de diferenciación del xilema representado por los cordones a y b. El floema sobrepasa en altura al xilema. Fig. 3-D. Primordio de 5928 μ de altura en el que se observa a lo largo de la nervadura central tres cordones de xilema a, b y c. En la parte izquierda nótese la diferenciación del xilema en las venas secundarias. Fig. 4 A-C. Primordios foliares mostrando la diferenciación del xilema en las venas secundarias en forma paralela y perpendicular a la vena central. En la figura 4-A se puede observar la delimitación de las aréolas por las venas terciarias. Fig. 4-B. Primordio foliar de 3470 μ de altura en el que se muestran dos cordones de xilema a y b, el cordón a sobrepasa en altura al cordón del floema. Fig. 5. Hoja joven de 11.4 mm de altura en la que observamos ocho cordones del xilema a, b y c continuos, y los cordones d, e, f, g, y h interrumpidos y desviados hacia las venas secundarias. Fig. 6. Porción de una hoja diafanizada de 1,84 cm de altura que muestra la diferenciación del xilema de las venas terciarias y en las intermedias y una mayor diferenciación de este tejido en las venas secundarias. VM, venas marginales; VS, venas secundarias; VT, venas terciarias; VQ venas quinarias; VI, venas intermedias; VC, vena central. La línea negra continua representa el floema, la interrumpida, el procambium y la doble con barras, el xilema.



7. FOURNIER, L. A.
1961. *Características varietales del fruto de Coffea arabica L. cv. bourbon Choussy*. Tesis, M. S. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba, Costa Rica. 78 pp.
8. 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.
9. 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.
10. MAKSYMOWYCH, R. Y., & R. O. ERICKSON
1960. Development of the lamina in *Xanthium pennsylvanicum*. *Amer. J. Bot.*, 47: 451-459.
11. PRAY, T. R.
1954. Foliar venation of angiosperms. I. Mature venation of *Liriodendron*. *Amer. J. Bot.*, 41: 663-670.
12. PRAY, T. R.
1955. Foliar venation of angiosperms. II. Histogenesis of the venation of *Liriodendron*. *Amer. J. Bot.*, 42: 18-27.
13. PRAY, T. R.
1955. Foliar venation of angiosperms. III. Pattern and histology of the venation of *Hosta*. *Amer. J. Bot.*, 42: 611-618.
14. PRAY, T. R.
1955. Foliar venation of angiosperms. IV. Histogenesis of the venation of *Hosta*. *Amer. J. Bot.*, 42: 698-706.
15. SINNOTT, E. W.
1960. *Plant morphogenesis*. McGraw-Hill, N. Y. 550 pp.
16. SLADE, B. F.
1967. Leaf development in relation to venation, as shown in *Cercis siliquastrum*, *Prunus serrulata* and *Acer pseudoplatanus*. *New Phytol.*, 56: 281-300.
17. SLADE, B. F.
1959. The mode of origin of vein endings in the leaf of *Liriodendron tulipifera* L. *New Phytol.*, 58: 299-305.

Fig. 7 Curvas de crecimiento en longitud y ancho de la lámina en la hoja de *Acnistus arborescens*.

Fig. 8 Curvas de crecimiento en longitud, del pecíolo de la hoja de *Acnistus arborescens*.

