

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS Y LETRAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

CRECIMIENTO Y DESARROLLO DEL  
APICE DEL VASTAGO VEGETATIVO  
Y DE LA HOJA DE ACNISTUS  
ARBORESCENS SCHLECHT

Tesis de grado presentada  
para optar al título de  
Licenciada en Biología

DORA EMILIA MORA de RETANA

1969

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS Y LETRAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

CRECIMIENTO Y DESARROLLO DEL  
APICE DEL VASTAGO VEGETATIVO  
Y DE LA HOJA DE ACNISTUS  
ARBORESCENS SCHLECHT

Tesis de grado presentada  
para optar al título de  
Licenciada en Biología

DORA EMILIA MORA de RETANA

1969

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA

FACULTAD DE CIENCIAS Y LETRAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

CRECIMIENTO Y DESARROLLO DEL APICE DEL  
VASTAGO VEGETATIVO Y DE LA HOJA DE  
ACNISTUS ARBORESCENS SCHLECHT.

TESIS DE GRADO PRESENTADA

por

Dora Emilia Mora de Retana

Para optar al título de Licenciada en Biología

Ciudad Universitaria "RODRIGO FACIO"

San Pedro de Montes de Oca

1969

## DEDICATORIA

A la memoria de mi padre

A mi madre

A mi esposo y

A mis hijos.

## AGRADECIMIENTO

Deseo expresar mi más profundo agradecimiento al doctor Luis Alberto Fournier Origgi, guía de esta investigación, así como a los distinguidos profesores doctor Rafael Lucas Rodríguez Caballero, Profesor José Alberto Sáenz Renauld, Licenciada Maryssia Nassar de Cortez y Profesor Leonelo Oviedo Solano, miembros del Tribunal de Tesis.

## INDICE

	Nº de Pag.
INTRODUCCION.....	
REVISION DE LITERATURA.....	3
Crecimiento del ápice del vástago vegetativo.....	3
Teoría de la túnica-cuerpo.....	4
Teoría de la zonación.....	6
Teoría de los histógenos .....	9
Teoría del anillo inicial.....	9
Desarrollo de la hoja.....	14
Origen y primeros estadios.....	14
Desarrollo del sistema vascular y del procambium.....	19
Diferenciación del xilema y floema.....	22
Crecimiento de la lámina foliar.....	23
MATERIALES Y METODOS.....	26
Desarrollo del tejido vascular.....	26
Crecimiento y desarrollo de las hojas.....	27
OBSERVACIONES.....	29
Descripción general de <u>Acnistus</u> <u>Arborescens</u> .....	29
Estructura y cambios plastocrónicos en el ápice del vástago vegetativo.....	30
Ontogénesis de la hoja.....	32
Crecimiento marginal.....	34
Maduración de la lámina.....	36

	N° de Pág.
Desarrollo del tejido vascular.....	37
Crecimiento externo de la hoja.....	42
DISCUSION.....	44
RESUMEN.....	50
BIBLIOGRAFIA.....	52
FOTOGRAFIAS Y LAMINAS.....	

## 1- INTRODUCCION.

El desarrollo de los órganos foliares de las plantas vasculares ha merecido la atención de numerosos investigadores (Avery, 1933; Denne, 1966; Foster, 1939; Fournier, 1965 a,b; Gifford, 1953). Sin embargo, la mayor parte de las especies estudiadas pertenecen a la flora de las zonas templadas, ya que ha sido en estos lugares donde se han llevado a cabo la mayoría de las investigaciones sobre anatomía del desarrollo en plantas. Entre los pocos trabajos realizados con especies tropicales, son dignos de mencionar los de Fournier (1965 a,b) en Coffea arabica L. c.v. Bourbon Choussy y los de Moens (1963a, 1963b) 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.

El presente trabajo es una contribución al conocimiento del crecimiento y desarrollo de la hoja en Acnistus arborescens Schlecht., el güitite, una especie arborescente, de amplia distribución en Costa Rica y en el resto de América Central.

Esta especie, según un estudio reciente, contiene un principio esteroide, la Whithaferina, de gran promesa en la curación de algunos tipos de cáncer (Kupchan, et al, 1966).

Este trabajo es desde luego preliminar, ya que anteriormente no existía ninguna información sobre la anatomía del desarrollo de esta planta.

Es de esperar que en el futuro se realicen más investigaciones con esta especie que además de contener el principio medicinal anotado anteriormente, es probable que con un poco de mejoramiento genético podría convertirse en una fruta de consumo humano o en materia prima para jaleas y conservas.

2- REVISION DE LITERATURA.

A) Crecimiento del ápice del vástago vegetativo:

Para una interpretación del crecimiento y desarrollo de los órganos foliares, es necesario contar con un conocimiento adecuado sobre la actividad del ápice del vástago vegetativo, que es la zona meristemática en donde se originan por lo general, estos órganos.

La literatura a este respecto es bastante extensa y en los últimos tiempos los estudios se refieren no sólo a la anatomía del ápice, sino que también hacen mención de las variaciones bioquímicas y de ultracitología que sufren estos meristemas durante su desarrollo y actividad (Gifford y Tepper, 1962; Poux, 1960; Fournier, 1964 a, b).

Debido a la índole de este trabajo, se hará un breve resumen de estos aspectos, que han sido tratados con bastante detalle por Clowes (1960); Foster (1939); Fournier (1964) y Gifford (1964).

a) Tipos de organización:

Los briófitos y algunas plantas vasculares, como los helechos y colas de caballo, muestran una sola célula apical de gran tamaño, de la cual se originan los demás tejidos del vástago.

Por otro lado, algunas gimnospermas y las angiospermas presentan un promeristema multicelular compuesto de células de tamaño muy similar y con una posición determinada.

Hay además otro tipo de meristema en el que las células están colocadas en filas radiantes como una fuente o en capas colocadas paralelamente a la superficie.

Se han hecho esfuerzos por clasificar los varios tipos de arreglo de los meristemas (Koch 1891; Popham y Chang 1950; Rouffa y Gunckel 1951; Vaughan 1952); sin embargo, la mayoría de estos trabajos se basan en uno o pocos estados plastocrónicos del ápice, lo que lleva a confusión, ya que este meristema varía mucho en apariencia y estructura durante su actividad y funcionamiento.

b) Teoría de la túnica-cuerpo:

La teoría de la túnica-cuerpo es una interpretación propuesta por Schmidh (1924) de la estructura y funcionamiento de los ápices del vástago de las angiospermas. Esta teoría ha servido hasta hace poco de fundamento a numerosas investigaciones en meristemas apicales y, con algunas modificaciones, es todavía empleada por muchos botánicos.

El mismo autor distinguió dos zonas citohis -  
tológicas en el ápice del vástago:

1º-La "Túnica" o zona exterior compuesta de  
cierto número de capas de células (1 a 9), que se  
dividen sólo anticlinalmente, con excepción de al-  
gunas divisiones periclinales al inicio de una ho-  
ja. Sin embargo, este último tipo de divisiones  
se presentan por lo general en las células de las  
capas más internas.

2º- El "corpus" o "cuerpo" ocupa una posición  
inmediatamente inferior a la "túnica", e incluye  
una masa interna de células altamente vacuolizadas,  
que se dividen en muy diversos planos.

Schmidh (1924) considera la "túnica" y el  
"cuerpo" como dos zonas independientes de creci -  
miento, cada una con función generadora específica.  
Las divisiones anticlinales en las células de la  
túnica sirven para mantener el balance apropiado  
entre el crecimiento en la superficie y el creci-  
miento en volumen del ápice del vástago.

Sharman (1940, 1943) y Thielke (1951, 1959)  
han encontrado que en muchas gramíneas también se  
observan divisiones periclinales en la parte exte-  
rior de la túnica. A su vez, Popham (1951) obser-

vó la misma situación en Crysanthemum morifolium, una dicotiledónea.

A pesar de estas variaciones en el comportamiento de la "túnica", la mayor parte de los investigadores utilizan el concepto de "túnica-cuerpo" en la descripción de la actividad de crecimiento de los meristemas apicales debido a su fácil aplicación a muy diversos casos (Gifford, 1954; Satina, Blaskeele y Avery; 1940).

Sin embargo, Popham (1951); Popham y Chang (1950) prefieren el uso del término "manto" y "corazón" respectivamente para la "túnica" y el "cuerpo" debido a lo heterogéneo de las zonas de crecimiento incluidas en el término "cuerpo".

No obstante, Gifford (1954) ha indicado que Schmidh cuando postuló esta teoría no usó los términos "manto" y "corazón" porque Bulder (1915) ya los había utilizado en otra situación diferente.

c) Teoría de la zonación:

Otros autores (Clowes, 1961; Fournier, 1964a; Gifford, 1950, 1954) han reconocido que el ápice vegetativo no es realmente tan simple como lo concibe Schmidh (1924) y han propuesto una zonación más compleja, que en términos generales comprende

las siguientes zonas:

Zona 1-

Incluye la región axial de la túnica y otras capas de células, inmediatamente inferiores a ésta, que presentan divisiones periclinales ocasionales y predominio de divisiones anticlinales.

Zona 2-

Consiste de un grupo de células localizadas debajo de la zona 1 y confinadas a la región axial. Las células de la zona 1 y 2 son grandes y se tiñen muy poco. Sin embargo, se presentan algunas variaciones en la apariencia general de estas zonas entre las diferentes especies. A las células de la zona 2 se les ha considerado en algunos casos como iniciales del cuerpo, en especial por aquellos investigadores que incluyen toda la zona 1 en la "túnica", como Gifford (1950, 1954).

Zona 3-

Este conjunto de células forma una especie de anillo que incluye parte de la "túnica" y el "cuerpo" y que rodea a las zonas 1 y 2. Estas células son usualmente pequeñas, se tiñen densamente y muestran por lo general una alta frecuencia de divisiones en diversos planos.

Zona 4-

Esta zona se localiza debajo de la zona 2 y sus células están agrupadas en filas longitudinales. Constituyen el meristema medular. Las células de esta zona se dividen principalmente de manera transversal aunque también en forma longitudinal.

La zonación que se ha descrito en párrafos anteriores es desde luego arbitraria. Hay algunos autores que prefieren hacer otros patrones de zonación (Majumdar 1942; Popham y Chang 1950; Stant - 1952; Vaughan 1952.

Johnson y Tolbert (1960), al estudiar varias especies del género Bombax (árboles tropicales), propusieron el término "metrameristema" como una nueva interpretación del ápice del vástago vegetativo.

De acuerdo con estos autores el "metrameristema" constituye la parte central del ápice del vástago, que se mantiene a sí misma y contribuye periféricamente al crecimiento y organización de este meristema. El metrameristema carece o muestra poca evidencia de segregación en capas, e incluye la "túnica" y las células iniciales del cuerpo. Los proponentes de este término consideran que \_

puede ser empleado para describir patrones de zonación, no sólo en angiospermas sino también en gimnospermas.

d) Teoría de los histógenos:

Esta teoría fue propuesta por Hanstein (1863, 1870) quien la aplicó principalmente a ápices radicales aunque en sus trabajos también estudió algunos embriones de angiospermas.

Según este autor (Hanstein, 1863, 1870) el crecimiento del cuerpo principal de la planta se debe a una masa de células meristemáticas que consta de tres zonas, diferenciadas por su origen y curso de desarrollo.

- 1) La zona alta, el dermatógeno, que origina la epidermis primordial.
- 2) El periblema que origina la corteza.
- 3) El pleroma que da origen a la masa interior.

El dermatógeno y el periblema recubren el pleroma.

e) Teoría del anillo inicial:

En una época relativamente reciente, un grupo de investigadores franceses (Bersillón, 1955; Buvat, 1950a, 1953; Catteson, 1953; Lance, 1952, - 1953) han propuesto una nueva interpretación a la

dinámica del ápice vegetativo.

Según estos investigadores en la parte central del ápice las células no se dividen o lo hacen con muy poca frecuencia, lo que da origen a una especie de cilindro central poco activo. Por otro lado, alrededor de este cilindro hay una región anular de gran actividad meristemática, que es la zona que da origen a los primordios foliares.

La región central poco activa ha sido denominada por este grupo de investigadores "meristema en reposo", (Plantefol, 1947); mientras que al anillo meristemático activo, lo han llamado anillo inicial. Inmediatamente debajo del "meristema en reposo" reconocen otra zona meristemática, el "meristema medular", (Bersillón, 1951).

Las células del anillo inicial y el "meristema medular" cesan de dividirse cuando el ápice pasa de la fase de iniciación foliar a la fase de iniciación floral; en este momento entra en actividad el "meristema en reposo". Buvat (1955) ha fundamentado esta teoría del grupo francés con evidencias citológicas, que tienden a demostrar que las células del "meristema en reposo" no están tan preparadas para la división celular como las células

del anillo inicial; entre otras cosas, su contenido de ARN (ácido ribonucléico) es mucho menor que el existente en las células del "anillo meristemático". Las evidencias disponibles demuestran que un alto contenido de ARN significa por lo general una alta tasa de división celular o de crecimiento (Clowes, 1959). Por su parte, Bersillón (1955) indica que los núcleos son mucho más grandes en las células del anillo inicial que en las del "meristema en reposo".

Buvat (1955) denominó el cambio en apariencia citológica que ocurre cuando las células inactivas llegan a ser meristemáticas como "diferenciación", e indica que esto ocurre como un preludio a la iniciación de la hoja (en el desarrollo del embrión) o al inicio de la fase reproductiva.

La mayor frecuencia de divisiones mitóticas que muestra el anillo inicial así como la gran actividad fisiológica de las células de esta zona, son otras de las evidencias que los franceses presentan en favor de su teoría (Lance, 1952, 1953a, 1953b).

Catteson (1953) en un estudio con ápices de Luzula pedemontana, observó que el tamaño del nú-

cléolo es mayor cuando hay más actividad mitótica. Esta autora reconoce que las células del meristema en reposo no son totalmente inactivas, sino que lo que ocurre es que hay menos frecuencia de divisiones mitóticas. Lance (1957) indica por su parte, que las células del anillo inicial tienen muchos glóbulos de lípidos y que su núcleo, localizado centralmente, es rico en cromatina y muestra además nucleolos muy desarrollados. También observó esta autora, que estas células contienen abundante citoplasma, numerosos y pequeños vacuolos, mitocondrios de apariencia más o menos uniforme, plastidios indiferenciados y un alto contenido de ARN. Sin embargo, según Lance (1957) todas estas características desaparecen con la iniciación floral.

Muchos ápices de gimnospermas y de otras plantas vasculares han sido interpretados utilizando la teoría del anillo inicial (Camefort, 1956; Buvat, 1955).

Por otro lado, Loiseau (1959) observó que en Impatiens balfouri el "meristema en reposo" no está presente y consideró entonces que hubo invasión del anillo inicial hacia la región central. En otras especies del mismo género como Impatiens

roylei, el "meristema en reposo" tiene un papel \_ muy reducido durante el desarrollo vegetativo.

La teoría francesa, tal como se propuso originalmente, no ha sido muy popular fuera de Francia y ha recibido la crítica de numerosos autores \_ (Esau, Foster y Gifford, 1954; Fournier, 1964; Salvelkoul, 1957).

Gifford y Partenen (1953), utilizaron P32 en forma de fosfato como marcador en vástagos de Pinus, Glycine, Chenopodium y Ginkgo; mientras que Clowes (1959a) utilizó C14 en adenina en vástagos de Vallisneria, Elodea, Cabomba y Coleus. Ambos experimentos, demostraron que el ADN es sintetizado en el núcleo de todas las células de los ápices, sin distinción de zonas, lo que indica que ocurren mitosis en cualquier lugar del ápice del vástago. Los científicos franceses consideran que las mitosis que ocurren en la parte de arriba del ápice no tienen importancia posterior (Buvat, 1955).

Gifford y Tepper (1962a) estudiaron el ápice de Chenopodium album con el uso de varias técnicas histoquímicas y no encontraron ninguna zona inactiva. Por otra parte, Ball (1962) usando una refinada técnica fotográfica, observó ápices de Vicia fa-

ba y Asparagus officinalis por varias horas y tampoco encontró zonas inactivas.

Newman (1956) observó también divisiones en las superficies de los ápices de Tropaeolum majus y Coleus. sp.

A pesar de estas críticas, la teoría francesa ha tenido algún apoyo en otros países. Crockett (1957) al estudiar los ápices de plantas irradiadas de Nicotiana tabacum, observó que la primera capa de la túnica se dividía periclinalmente en la región axial, pero no en el anillo inicial. Las plantas normales de esta especie no muestran divisiones periclinales en la capa exterior de la túnica. Crockett (1957) concluyó de su estudio que \_ las células del "anillo inicial" son más resistentes al cambio que aquellas del "meristema en reposo".

Esta afirmación fue criticada por Cutter \_ (1959) pues era lógico esperar un resultado contrario con respecto al comportamiento de esta zona.

#### B) Desarrollo de la hoja.

##### Origen y primeros estadios:

El primer signo visible de la iniciación de \_ una hoja es un abultamiento en la región periféri-

ca, producto de una gran actividad meristemática, caracterizada inicialmente por divisiones periclinales y luego de divisiones en varios planos. Esta etapa inicial es común a todas las plantas, como lo muestran los numerosos estudios que se han realizado en este campo (Cross y Johnson, 1941; Denne, 1966; Foster, 1935, 1936; Fournier, 1965a; Lange, 1927; Sharman, 1945; Thielke, 1951; Zimmerman, 1928).

Sin embargo, en las etapas subsiguientes se observan bastantes variaciones de acuerdo con la forma del ápice (Foster, 1936).

En este estadio el primordio foliar es casi cónico y su base cubre únicamente una pequeña área del ápice. El crecimiento apical del primordio foliar es variable según las diferentes especies, por ejemplo en Drimys winteri se mantiene hasta que las hojas tienen una altura de 1 a 1.50 mm. (Gifford, 1951a), mientras que en Nicotiana tabacum el crecimiento apical finaliza cuando la hoja es de 2 a 3 mm. de altura (Avery 1933), en Viburnum rufidulum este crecimiento continúa hasta que la hoja tiene de 0.9 a 1.6 mm. (Cross 1937). En Acacia, Boke (1940) encontró que este crecimiento

dura hasta que el primordio tiene 5 mm de altura. El record de longevidad en el crecimiento apical ha sido observado por Troll (1937) en Archangelica officinalis, en donde este meristema se mantiene activo hasta que la hoja alcanza 15 mm de altura.

El crecimiento del ápice antes de que un primordio llegue a ser visible y los abultamientos locales cambien la forma del ápice en un plastocrón, es lo que se conoce con el nombre de cambios plastocrónicos (Esau, 1953).

Existe bastante variación con respecto a las regiones del ápice que toman parte en la formación de la hoja. En algunos vástagos de ciertas monocotiledóneas solamente la túnica produce los primordios (Sharman, 1945; Thielke, 1951). Mientras que en otras especies como en la dicotiledónea Drimys Winteri (Gifford, 1951a), además de la "túnica" toma parte el "cuerpo".

Una vez que el crecimiento apical cesa, éste es sustituido por el crecimiento intercalar (Foster, 1936; Troll, 1937). El crecimiento intercalar se localiza principalmente en los meristemas marginal y abaxial. El crecimiento marginal se inicia en los márgenes del primordio de la hoja con la formación de meristemas marginales.

Esto ocurre cuando los primordios tienen 0.6 mm de altura en Nicotiana tabacum (Avery 1936) de 0.9 a 1,3 mm en Drimys winteri (Gifford 1951a) y unos 2 mm en Coffea arabica L. c.v. Bourbon Choussy, (Fournier 1965a).

En los meristemas marginales se distinguen \_ las células iniciales marginales, que dan origen a la epidermis, y las células iniciales submarginales, que toman parte en la formación del mesofilo y los tejidos conductores (Avery, 1933; Foster, \_ 1936; Gifford, 1951; Tucker, 1962).

En las dicotiledóneas las células iniciales marginales se dividen, por lo general, sólo anticlinalmente (Foster, 1949; Esau, 1954) aunque se han observado algunas excepciones (Ronner y Voss, 1942). Las divisiones en las células iniciales \_ submarginales, ocurren en diversos planos: anticlinales, oblicuos y periclinales (Clowes, 1961; Esau, 1959; Foster, 1936; Slade, 1957; Troll, 1939).

El número de capas en el mesofilo es característico para cada especie. Foster (1936) estableció que ese número de capas permanece constante en la expansión intercalar de la lámina, excepto en las regiones en donde se lleva a cabo la diferen -

ciación procambial. Este tejido meristemático del mesofilo consiste de capas paralelas de células \_ que se dividen anticlinalmente y que Foster (1936-1949) designó como "meristema laminar".

Sin embargo, Maksymowich y Erickson (1960) du dan de que haya evidencias adecuadas en favor de \_ la existencia de patrones tan precisos con respecto a los tejidos que se originan de los meristemas marginales de la hoja.

En el crecimiento de la lámina foliar, las cé lulas que cesan primero de dividirse son las epi - dérmicas, pero éstas se agrandan mucho después de que las células del mesofilo finalizan su activi - dad mitótica.

Las células del parénquima esponjoso cesan de dividirse antes que las del tejido de empalizada y es por eso que la expansión de la epidermis produ ce en el mesofilo unos grandes espacios intercelu lares de tipo esquizogénico. Estos espacios son mucho más evidentes en el tejido esponjoso que en el tejido de empalizada.

Avery (1933) observó que en Nicotiana los es pacios aéreos comienzan a desarrollarse cuando la hoja tiene apenas 10 mm de longitud.

El sinuoso perfil de las células epidérmicas resulta de estiramientos recíprocos en esas células, ante la unión de las células del mesofilo.

El hecho de que el mesofilo de empalizada guarda más relación con la expansión de la epidermis, que el esponjoso, hace que las células epidérmicas de arriba sean menos sinuosas que las de abajo, pues el mesofilo de empalizada no siempre está presente en la superficie abaxial.

a) Desarrollo del Sistema vascular y del procambium.

El desarrollo del procambium y del floema de las hojas ha sido poco estudiado, aunque el xilema sí ha recibido la atención de varios investigadores (Foster, 1950, 1952; Pray, 1954, 1955a, 1955b, 1955c; Slade, 1957, 1959). Estos estudios muestran que la altura a que se inicia la diferenciación del procambium varía mucho de una especie a otra.

Las células del procambium se observan en secciones longitudinales, más alargadas que las células vecinas, y muestran a veces gran afinidad por los colorantes, aunque generalmente pierden esta condición al vacuolizarse.

No obstante que la mayoría de las veces al procambium se le considera como formador del sistem

ma vascular primario adulto; la relación de desarrollo entre este meristema y el producto final es sumamente compleja. Por lo tanto, hay desacuerdo entre los investigadores acerca del tejido meristemático que es precursor del tejido vascular.

Existe controversia entre si este tejido es total o parcialmente de procambium, o si es un precursor del procambium, (Esau, 1942, 1943c).

Con respecto a esto, la opinión más admitida es que una parte de este tejido es procambial y la otra meristemática menos determinada. Esta última parte se transforma luego en procambium adicional y el resto como parénquima de las áreas interfasciculares y de las lagunas foliares.

Asimismo, existe duda si la parte menos diferenciada del sistema vascular potencial es un tejido meristemático que se ha retrasado en su diferenciación; un meristema residual, o si constituye también tejido vascular parcialmente diferenciado.

En cuanto a la diferenciación de procambium, ésta es debida a una manera especial de división y de alargamiento de la célula. Se discute también si estas divisiones progresan basípeta o acrópeta-mente, dentro de la parte más joven del brote. El

concepto de diferenciación basípeta implica una discontinuidad inicial del procambium mientras que la acrópeta visualiza el procambium extendiéndose desde el sistema vascular ya formado, hacia las partes más jóvenes del brote. Distintas investigaciones de los brotes vegetativos de dicotiledóneas y coníferas muestran que el procambium de las trazas foliares se diferencia de manera acrópeta y continuamente desde el punto de conexión del rastro en el tallo, hacia el ápice donde el primordio asociado a este rastro se está iniciando (Esau, 1942, 1943c; Gunkel y Wetmore, 1946a; Lawalrée, 1948; Miller y Wetmore, 1946; Philipson, 1949; Sifton, 1944; Sterling, 1945, 1947).

Las pruebas en favor del desarrollo procambial acrópeta, son la continuidad de los cordones procambiales, incluso en relación con los primordios foliares más recientes, y el aumento de las características procambiales en las partes más viejas de la zona meristemática.

Sin embargo algunos trabajos informan de la diferenciación basípeta del procambium (Sharman, 1942, en Zea mays).

Foster (1952) describió el origen y el desa -

rollo del procambium y del parénquima intervenal en la hoja de Quiina pteridophylla.

Estudios similares realizó Pray (1955a, 1955b) con Liriodendron tulipifera y Hosta caerulea. Estos autores han observado una secuencia regular en el origen de las venas; primero se diferencian las venas secundarias, luego las venas intercostales \_ (terciarias) y posteriormente las cuaternarias y quinarias.

Las venas intercostales delimitan una serie \_ de áreas polígonas en los tejidos de la lámina entre cada una de las venas laterales principales o la vena secundaria. Cada región polígona aumenta en área por crecimiento meristemático intercalar, y cada una llega posteriormente a subdividirse en una serie de venas cuaternarias. Este proceso continúa hasta que se produce un sistema elaborado de areolas.

b) Diferenciación del xilema y floema.

La mayoría de las evidencias disponibles muestran que en espermatófitos el protofloema y el proxilema difieren notablemente en su forma de diferenciación (Crafts, 1943 a,b; Esau 1943a, 1945; \_ Gunckel y Wetmore, 1946b; Miller y Wetmore, 1946;

Sterling, 1946, 1947).

Los elementos del floema se diferencian generalmente en igual forma que los del procambium: acrópetamente y a lo largo de la periferia exterior de este tejido. La diferenciación del floema se inicia mucho antes que la del xilema.

Con muy pocas excepciones, el xilema en los espermatófitos se inicia en el lado interno de la traza procambial, cerca de la base de la hoja y desde aquí progresa en sentido acrópeto hacia el interior de la hoja y basípeta en el tallo, en donde se une con los cordones xilemáticos más viejos. En algunos vasos el xilema que se diferencia acrópetamente se une con el de diferenciación basípeta en el rastro foliar (De Bary, 1884; Esau, 1943c; Gunckel y Wetmore, 1946b; Troewul, 1881).

c) Crecimiento de la lámina foliar.

Los varios autores consultados coinciden en afirmar que el crecimiento de la lámina foliar se debe primordialmente a la actividad mitótica y de agrandamiento de las células en los varios tejidos meristemáticos de este órgano.

El estudio del comportamiento morfogenético de la lámina foliar, muestra los siguientes hechos

generales:

- a) La tasa relativa de expansión de la hoja es más alta en el primordio joven y disminuye cuando éste alcanza la madurez.
- b) La tasa relativa de las divisiones celulares es también mayor en el primordio joven y luego disminuye, no precisamente en la misma proporción que la tasa de expansión, ya que estas divisiones varían según el tipo de tejido.
- c) El tamaño de las células depende de las tasas proporcionales de expansión y de división celular.

El trabajo de Avery (1933) en la hoja de Nicotiana tabacum es uno de los estudios más completos a este respecto. Avery (1933) midió el crecimiento relativo de diferentes partes de la hoja, e indicó la duración de las divisiones celulares y la expansión celular en varios tejidos de este órgano.

Otros investigadores han estudiado tejidos individuales o el desarrollo de la hoja en general, sin hacer distinción de tejidos (Avery, 1933; Denne, 1966; Maksymowich, 1963).

La iniciación de la hoja en Trifolium repens fue descrita por Denne (1966). Esta autora observó que el mayor crecimiento de la hoja se registra en los primeros estadios de desarrollo. Así, la lámina creció en longitud cerca del 70% diario en los primeros días, luego decreció y volvió a aumentar su tasa de crecimiento. El crecimiento en el número de células fue variable según el tipo de tejido. Denne (1966) notó además que había variación en el crecimiento de los varios tejidos de la hoja. Esto ha sido observado también en Nicotiana tabacum (Avery, 1933; Glater, Solberg y Scott, 1962), Narcissus (Denne, 1960a) y Xanthium (Maksymowich, 1963).

### 3- MATERIALES 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, San Pedro de Montes de Oca, y de Los Angeles de Cartago, a 1.200 m y - 1.500 m de altura respectivamente.

Para el estudio de la estructura y desarrollo del ápice y los primeros estadios de la hoja, se colectaron numerosas muestras de extremos de vástago vegetativos que se fijaron en FAA (Johansen \_ 1940) y luego fueron deshidratados con alcohol butílico terciario. Una vez finalizada la deshidratación de los tejidos, éstos se infiltraron con parafina "Tissuemat" de punto de fusión 55°C. Con este material se prepararon cortes de un espesor de 8, 10 y 15 micras con un micrótomó rotatorio; luego se tiñeron con hematoxilina-safranina y con safranina-verde rápido.

#### Desarrollo del tejido vascular.

En el estudio del desarrollo del tejido vascular se emplearon ápices y hojas en diferentes estadios de desarrollo, los que fueron diafanizados de acuerdo con el método propuesto por Foster (1940),

que permite estudiar el tejido vascular de los órganos vegetales sin seccionar. En este caso no se hizo uso de ningún colorante, sino que las hojas \_ fueron montadas tal como quedaron al final de la diafanización.

En la confección de los dibujos se emplearon dos técnicas: Cámara lúcida, en el delineamiento de ápices jóvenes, y dibujo directo del microscopio con ayuda de un micrómetro, para las hojas en estadios más avanzados de desarrollo.

#### Crecimiento y desarrollo de las hojas.

Para el estudio del incremento dimensional de la lámina foliar se midieron a intervalos de 6 \_ días y por un lapso de 4 a 6 meses, hojas en desarrollo, tanto en San Pedro de Montes de Oca como en Cartago.

En cada uno de estos lugares se escogió una muestra de 20 hojas procedentes de diferentes ramas, y con la ayuda de un calibrador de Vernier de aproximación al milímetro se midieron la longitud, el ancho y el pecíolo de cada una de las hojas.

Al final de las observaciones las muestras se redujeron a 2 hojas en San Pedro de Montes de Oca y a 3 en Cartago. Esta reducción tan marcada en el

tamaño de las muestras se debió principalmente al ataque de insectos.

Las curvas de incremento dimensional de las hojas se prepararon con base en los valores promedio de cada una de las observaciones semanales. En el eje de las abscisas se colocó el número de días y en el de las ordenadas las dimensiones en centímetros.

4- OBSERVACIONES

A) Descripción general de *Acnistus arborescens* Schlecht.

Arbol o arbusto de 5 a 6 m de altura, corteza fisurada, altamente suberizada, de color pardo crema, madera blanca y suave.

Hojas simples, alternas, sin estípulas, de forma elíptica a oblonga u ovada, de 10-30 cm de longitud y de 4 a 8 cm de ancho, ápice agudo u obtuso, base aguda y peciolo delgado de 1 a 3 cm de longitud; superficie adaxial glabra, pero provista de numerosos tricomas ramificados en la superficie adaxial. Los tallos muestran una filotaxia de 2/5.

Las flores son pequeñas, actinomorfas, bisexuales, de aproximadamente 1.3 cm de longitud, largamente pediceladas, se encuentran localizadas en fascículos laterales sésiles. El caliz es campanulado a truncado, a veces con 5 dientes cortos, persistente; corola acampanulada de color blanco y con numerosos tricomas en su interior, terminada en 5 lóbulos; androceo de 5 estambres adnatos a la corola provistos de filamentos delgados y anteras cortas; ovario bilocular con numerosos óvulos en placentación axiliar. La floración se presenta en

forma profusa en mayo y junio, pero además se observan floraciones esporádicas en otros meses del año.

El fruto es una baya globosa de color amarillo de 5 a 6 mm de longitud, comestible, empleado algunas veces para jaleas, muy apreciado por las aves.

Esta especie es muy frecuente en terrenos abandonados, en donde el güitite actúa como especie pionera de la sucesión ecológica.

El área de distribución de güitite induce Centroamérica, parte de Suramérica y las Antillas. En Costa Rica se encuentra ampliamente distribuida desde los 600 a los 1.600 metros de altura.

B) Estructura y cambios plastocrónicos en el ápice del vástago vegetativo.

El ápice del vástago vegetativo de Acnistus arborescens se puede interpretar de acuerdo con el concepto de túnica-cuerpo como constituido por una túnica de 2 capas de células bien demarcadas. En algunos estadios plastocrónicos (área máxima Fig. 2,3) es posible distinguir una tercera capa de células, pero ésta no mantiene su identidad durante todo el plastócrono.

Las secciones de ápices del vástago vegetativo de Acnistus arborescens representados en las \_ figs. 2,6 y 3,7 y (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 y b).

En este estado el ápice presenta una forma \_ convexa y se tinte uniformemente (hematoxilina-sa - franina).

En el corte de la fig. 4 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 éste 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 y 8 se muestra un ápice de 181  $\mu$  de ancho que corresponde a un estado de área mínima.

C) Ontogénesis de la hoja.

a) Origen y primeros estadios.

Origen:

La primera indicación del inicio de la hoja en el ápice del vástago vegetativo de Acnistus arborescens es, como ocurre con muchas otras especies de plantas, una serie de divisiones periclinales de las células periféricas de la segunda capa de la túnica (fig. 9). 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 (fig. 10-11). Sin embargo, las células de la capa exterior de la túnica se dividen únicamente en sentido anticlinal. Al observar las figuras 11 y 12 se nota debajo de la zona de iniciación foliar la diferenciación acrópeta del procambium a partir del cilindro vascular del vástago.

Poco tiempo después del comienzo de su inicia

ción, las células apicales del primordio foliar entran en un período de intensa actividad (fig. 13). 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 células iniciales subapicales \_ (Fig. 13).

A medida que el eje foliar se eleva por encima de su inserción en el vástago se nota la progresiva diferenciación acrópeta del procambium (Fig. 14). 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 constituyen el meristema adaxial (Fig. 15). Las divisiones celulares en este meristema son ordenadas y el tejido resultante, que produce un abultamiento adaxial del pri

mordio 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 (Fig. 14) algo aplanada en el lado adaxial. Esta protuberancia es el eje de la nueva hoja y se puede considerar como formada por la nervadura central y el pecíolo.

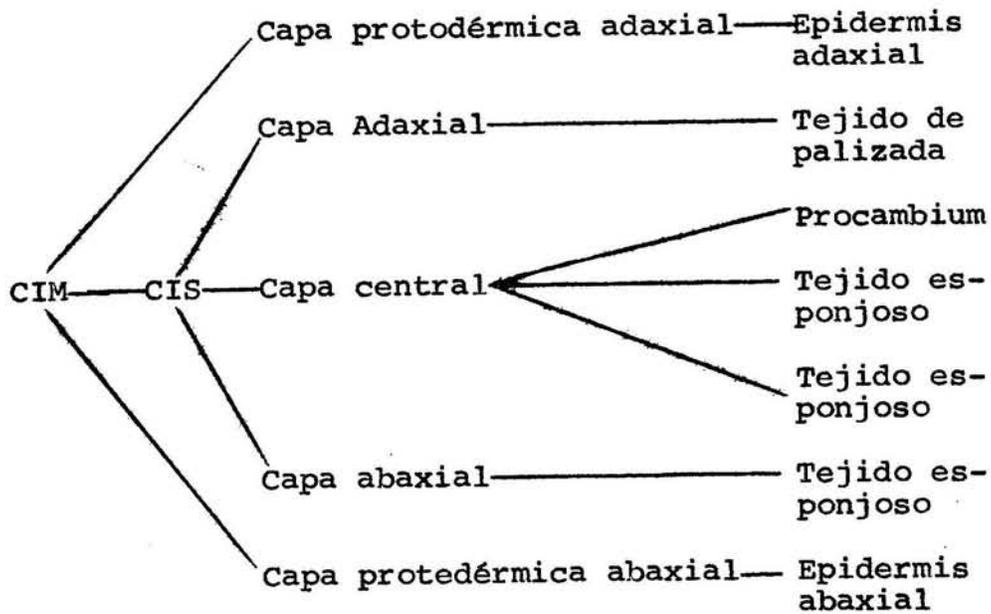
Poco tiempo después, cuando el primordio alcanza más o menos entre las 100 y las 150  $\mu$ , se inicia la actividad de los meristemas marginales, precursores de la lámina de la hoja (Fig. 16).

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

El meristema marginal, se compone de una fila de células superficiales, las células iniciales marginales (CIM) y una fila de iniciales sub

superficiales, las células submarginales (CIS, Figs. 17, 18 y 19). Las células iniciales marginales originan por divisiones anticlinales las capas protodérmicas de la lámina de la hoja y las submarginales (por divisiones periclinales, anticlinales y oblicuas) el tejido interno del limbo foliar.

En el diagrama de la Fig. 20 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 en el desarrollo de

este órgano, y, 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 de procambium.

El predominio de divisiones anticlinales hace que la lámina en desarrollo tome una forma relativamente aplanada (Figs. 21, 22 y 23) 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 originaron de 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 otras capas, las aventajan en número. Su gran número y los espacios celulares que se forman entre

ellas permiten que estas células no se separen tanto como las de las capas centrales que forman el parénquima esponjoso.

b) Desarrollo del tejido vascular.

En primordios foliares jóvenes como los representados en las Figs. 24 y 25 (471 y 892 u de altura respectivamente), no se nota ninguna diferenciación de elementos de xilema; Sin embargo, en el primordio más alto (Fig. 25) se observa ya un cordón continuo de floema.

En un primordio foliar más desarrollado que los anteriores (Fig. 26. 2207 u de altura) es ya evidente un centro de diferenciación del xilema, constituido por dos cordones interrumpidos de este tejido vascular. Lo mismo se observa en la Fig. 27A.

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 procambium ocurre en forma continua tanto en la nervadura central como en las secundarias. Las venas que muestran un mayor desarrollo del procambium se en

cuentran a lo largo del tercio medio de la hoja, \_  
región en donde se observó el primer punto de di-  
ferenciación del xilema.

En esta misma zona se inicia la diferencia-  
ción de las primeras venas marginales, las que,  
junto con las venas secundarias, sirven de límite  
a los campos intercostales.

La diferenciación del procambium en las ve -  
nas marginales se lleva a cabo en forma acrópeta,  
a partir de las venas secundarias inferiores de \_  
los campos intercostales y en forma basipeta a \_  
partir de las venas secundarias superiores de es-  
tos campos.

En las venas terciarias, la diferenciación \_  
del procambium 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. 27-A) especialmente cuando una de  
estas venas proviene de una vena secundaria y la  
otra de una marginal.

En el primordio foliar representado en la \_  
Fig. 27-B (de 3470 u de altura) se notan aún 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 sentido acrópeto y basípeta. En este estado de desarrollo el xilema sobrepasa en altura al floema lo que no se observa en la Fig. 26-C que muestra el floema mucho más arriba que el xilema.

En el primordio foliar de la Fig. 26-D (5.928 u de altura) se observan a lo largo de la nervadura central tres cordones del xilema bien diferenciados (a, b y c). De estos tres cordones, (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 del xilema en las venas secundarias se lleva a cabo paralela y perpendicularmente a la vena central ( Fig. 26-A y 27-A,C).

Después de que aparecen los primeros elementos del xilema en las venas secundarias la diferenciación del xilema continúa en forma acrópeta hacia el margen de la lámina y basípeta hacia la vena central.

En la Fig. 28 se observa la diferenciación del xilema en algunas venas intermedias a lo largo de la vena central.

En la vena central de una hoja joven de 11,400 mm de longitud de la Fig. 28 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, en donde se desvía hacia la vena secundaria; el cordón (e) está interrumpido hacia la parte inferior del tercio medio de la hoja y a igual que 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, acrópeta y basípeta según la región de la hoja en que se lleve a cabo.

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

Al comparar las venas secundarias presentes en la Fig. 28 con las de la hoja empleada en la preparación de la Fig. 29, que muestra una sección de una hoja más avanzada en crecimiento, se observa que el número de venas secundarias es muy similar, lo que indica que después de alcanzado cierto desarrollo son muy pocas las venas secundarias que se forman.

En la Fig. 29 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 del 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 ha de presentar un aspecto reticulado muy complejo.

D) Crecimiento externo de la hoja.

Las curvas de crecimiento en longitud y ancho de la lámina foliar y de longitud del pecíolo tanto en las plantas de San Pedro como en las de Cartago (Figs. 30 y 31) muestran una forma sigmoidea simple.

Todas estas curvas presentan tres períodos más o menos definidos de crecimiento. El primero de estos períodos muestra un crecimiento lento, que dura proximadamente 6-7 semanas en las hojas de San Pedro de Montes de Oca y alrededor de 12 semanas en las de Cartago.

En el segundo período en el que la lámina foliar completa por lo menos un 80% de su tamaño, el crecimiento es mucho más acelerado y es en es-

ta etapa, que tarda de 6 a 8 semanas en las hojas de San Pedro y unas 4-5 semanas en las de Cartago.

El tercer período de crecimiento que es el más lento tarda unas 2-3 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 normal.

Al observar comparativamente las curvas correspondientes a Cartago y San Pedro se nota que en el primer sitio el crecimiento es mucho más lento en todos los períodos, lo que da como resultado una lámina más pequeña y al mismo tiempo una mayor duración para completar su tamaño final.

5- 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 para otras especies de plantas leñosas (Alvin, 1964; Fournier, 1967).

El conocimiento sobre la influencia de la temperatura en el cese del estado de latencia de los meristemas apicales de las plantas tropicales muestra aún muchas lagunas, que es necesario investigar con más detalle antes de tener una respuesta definitiva sobre este interesante aspecto.

Algunos autores (Alvin, 1964) creen que la influencia de la temperatura es más bien indirecta, y que el verdadero responsable de esta periodici-

dad en el crecimiento vegetativo es la luz.

Actividad meristemática y crecimiento de la hoja.

La autora de este trabajo está de acuerdo con Fournier (1964), en que el concepto de túnica-cuerpo aunque es bastante útil 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 (Avery, 1933; Fournier, 1965a, 1965b; Foster, 1950; Pray, 1955).

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 tú

nica sufre únicamente divisiones anticlinales al \_  
originar la epidermis, (Avery, 1933; Boke, 1940; \_  
Dermen, 1947; Denne, 1966; Fournier, 1964, 1965; \_  
Schmidt, 1924; Sharman, 1942, 1945; Thielke, 1951).

El rastro vascular de la nervadura central de  
la hoja se origina como en el caso de Nicotiana ta-  
bacum y Viburnum (Cross, 1937), por la actividad de  
las células derivadas del crecimiento del meriste-  
ma subapical del primordio foliar.

En algunas plantas como Acacia (Boke, 1940),  
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 célu-  
la subapical como de un grupo de células.

#### Meristemas marginales:

La actividad e importancia de las células ini-  
ciales marginales y submarginales han sido trata-  
das por numerosos investigadores (Avery, 1933; Fos-  
ter, 1936, 1937; Fournier, 1964, 1965; Gifford, \_  
1951; Maksymowych, 1959; Maksymowych y Erickson, \_  
1960).

Muchos autores consideran que la actividad de  
estas células iniciales da origen a un patrón es-  
tructural muy regular y preciso, aunque otros \_

(Maksymowych y Erickson, 1960) dudan de que esto sea así.

En lo que concierne a 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 (1933) 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, 1937, encontró que Archangelica officinalis inicia la actividad de los meristemas marginales cuando el primordio tiene 15mm. de longitud.

#### Desarrollo del tejido vascular.

El modo de diferenciación del procambium y del floema en la hoja de Acnistus arborescens es muy similar a la observada por Avery (1933), en la hoja de Nicotiana tabacum; en ambos casos el procambium de la vena media se diferencia en el eje foliar antes del desarrollo del limbo. A me

dida que este último se forma, el procambium se diferencia en sus capas medias dando origen primero a las venas laterales más grandes y a continuación a las venas más pequeñas hasta constituir 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 procambium en las venas secundarias ocurre en el tercio medio del primordio; esto está relacionado con el hecho de que es en esta área donde se diferencia el primer xilema de la nervadura central.

El xilema se diferencia interrumpidamente en dirección acrópeta y basípeta tanto en la vena central como en otras venas. Este hecho ha sido observado también por otros autores (Avery, 1933; Foster, 1950; Fournier, 1964, 1965; Pray, 1955).

#### Crecimiento externo de la hoja.

La forma sigmoidea de las curvas que se presentan en las figuras 30 y 31 muestran claramente que el crecimiento, tanto del pecíolo como de la lámina de las hojas de Acnistus arborescens tiene tres periodos más o menos bien definidos.

Este tipo de curva sigmoidea de crecimiento \_ es de común ocurrencia tanto en muchos organismos\_ vivientes como en sus diferentes partes (Fournier, 1961; Sinnot, 1960). Cuando se trata de partes de una planta la forma sigmoidea está determinada en gran parte por la competencia que se establece entre los diferentes componentes de ella. Sin embargo, también la disminución en el crecimiento externo es una manifestación de la diferenciación interna de tejidos.

En general las hojas de Acnistus arborescens de Cartago muestran un crecimiento más lento que\_ las de San José, lo que se debe probablemente a la menor temperatura imperante en el primer sitio.

6- RESUMEN.

En la presente investigación se estudió la actividad del ápice del vástago vegetativo de Acnistus arborescens Schlecht. y el desarrollo de las hojas de esta planta.

Se observó que el ápice del vástago vegetativo 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 en el ápice del vástago vegetativo de la aparición de un primordio foliar 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.

La diferenciación del procambium y del floema se lleva a cabo en forma continua y acrópeta en todas las venas mientras que el xilema lo hace interrumpidamente, apareciendo estos elementos primeramente en el tercio medio de la nervadura central, luego en las venas secundarias y después en las de rangos menores originando así una lámina reticulada.

Las curvas de crecimiento de las hojas observadas en las áreas de San José y Cartago presentan una forma sigmoidea simple con tres periodos de crecimiento bien definidos.

La mayor actividad de crecimiento se presenta en el segundo periodo.

BIBLIOGRAFIA

1. Alvim, P de T.  
1964. Tree growth periodicity in tropical climates. En Zimmerman, H.H. The formation of wood in forest trees. Academic press p.p. 479-495.
2. Avery, G.S., Jr.  
1933. Structure and development of the tobacco leaf Amer. J. Bot. 20: 569-592.
3. Avery, G.S., Jr.  
1935. Differential distribution of a phytohormone in the developing leaf of Nicotiana, and its relation to polarized growth. Torrey Bot. Club Bul. 62: 313-330.
4. Ball, E.  
1962. Plant tissues culture and morphogenesis. North Carolina State College. Agricultural Experiment Station Bulletin N° 1480 pp. 48-77.
5. Bersillón, G.  
1951. Sur le point végétatif de Papaver somniferum: structure et fonctionnement. C.R. Acad. Sci., Paris 232:2470 -2472.
6. Bersillón, G.  
1955. Recherches sur les Papaveracées. Contributions a l'étude du développement des dicotylédones herbacées. Ann. Sci. Nat. Botanique II sér. 16: 225-448.
7. Boke, N.H.  
1940. Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of Acacia. Amer. J. Bot. 27: 73-90.
8. Buvat, R.  
1950. Observations cytologiques sur l'évolution et le fonctionnement du point végétatif de la Giroflée (Cheiranthus cheiri). C.R. Acad. Sci., Paris 230:1968.

9. Buvat, R.  
1953. L'apex de Triticum vulgare; modalités de reprises des mitoses lors de la germination et du fonctionnement végétatif. C.R. Acad. Sci., Paris, 236: 1989-1991.
10. Buvat, R.  
1955. Le méristème apical de la tige. Année biol. 31: 595-656.
11. Camefort, H.  
1956. Etude de la structure du point végétative et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnosperms. Ann. Sci. nat. Botanique II<sup>e</sup> Sér. 17: 1-185.
12. Catteson, A.M.  
1953. Structure, evolution et fonctionnement du point végétative d'une monocotylédone Luzula pedemontana. Ann. Sci. nat. Botanique II<sup>e</sup> Sér. 14: 253-291.
13. Clowes, F.A.L.  
1959. Adenine incorporation and cell divisions in shoot apices. New Phytol. 58: 16-19.
14. Clowes, F.A.L.  
1961. Apical meristems. Oxford Blackwell Scientific Publications. Botanical Monographs. 217 p.
15. Crafts, A.S.  
1943. Vascular differentiation in the shoot apex of Sequoia sempervirens. Amer. J. Bot. 30: 110-121.
16. Crockett, L.J.  
1957. A study of the tunica corpus and anneau initial of irradiated and normal stem apices of Nicotiana tabaccum. Bull. Torrey bot. Cl. 34: 229-236.
17. Cross, G.L.  
1937. The morphology of the bud and the development of the leaves of Viburnum rufidulum. Amer. J. Bot. 24: 266-276.

18. Cutter, E.G.  
1959. On a theory of phyllotaxis and histogenesis. Biol. Rev. 34: 243-263.
19. Denne M.P.  
1966. Leaf development in Trifolium repens, Bot. Gaz. 127: 202-210.
20. Dermen, H.  
1947. Periclinal cytochimeras and histogenesis in cranberry. Amer. Jour.Bot. 34: 32-43.
21. Esau, K.  
1942. Vascular differentiation in the vegetative shoot of Linum. I. The procambium. Amer. J. Bot. 29: 738-747.
22. Esau, K.  
1943a. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. Bot. Rev., 9: 125-206.;
23. Esau, K.  
1943 b. Vascular differentiation in the vegetative shoot of Linum. II. The first phloem and xyleme. Amer. J. Bot. 30: 248-255.
24. Esau, K.  
1953. Plant anatomy. New York, John Wiley.
25. Esau, K.  
1954. Primary vascular differentiation in plants. Biol. Rev. 29: 46-86.
26. Esau, K., Foster, A.S. y Gifford, E.M., Jr.  
1954. Mitosis in the initiation zone of the shoot apex. Proc. VIII Congr s internat. Bot. Section 8: 262-263.
27. Foster, A.S.  
1935. A histogenetic study of foliar determination in Carya buckleyi var. arkansana. Amer. J. Bot. 22: 88-147.
28. Foster, A.S.  
1936. Leaf differentiation in angiosperms. Bot. Rev., 2: 249-272.

29. Foster, A.S.  
1937. Structure and behaviour of the marginal meristem in the bud scales of Rhododendrom. Amer.J., Bot. 24: 301-316.
30. Foster, A.S.  
1939. Structure and growth of the shoot apex of Cycas revoluta. Amer.J. Bot. 26: 372-385.
31. Foster, A.S.  
1940. Further studies on zonal structure and growth of the shoot apex Cycas revoluta. Amer.J. Bot. 27: 487-501.
32. Foster, A.S.  
1949. Practical plant Anatomy, 2<sup>a</sup> ed. New York, D. Van Nostrand Company.
33. Foster, A.S.  
1950a. Morphology and venation of the leaf in Quiina acutangula Ducke. Amer.J., Bot., 37: 159-171.
34. Foster, A.S.  
1950b. Venation and histology of the leaflets in Touroulia gianensis. Aubl. and Froesia tricarpa Pires. Amer. J. Bot. 37: 848-862.
35. Foster, A.S.  
1952. Foliar venation in angiosperms from an ontogenical standpoint. Amer.J., Bot. 39: 752-766.
36. Fournier, L.A.  
1961. Características varietales del fruto de Coffea arabica L. Tesis, Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba, Costa Rica. 78 pp.
37. Fournier, L.A.  
1964 a. Desarrollo del vástago vegetativo en Coffea arabica L. c.v. bourbon choussy. I. Ontogenia del ápice. Revista de Biología Tropical. 12: 237-255.

38. Fournier, L.A.  
1964b. Desarrollo del vástago vegetativo en Coffea arabica L. c.v. bourbon Choussy II. Cambios plastocrónicos. Revista de Biología Tropical 12: 257-273.
39. Fournier, L.A.  
1965. Desarrollo del vástago vegetativo en Coffea arabica L. c.v. bourbon Choussy. IV. Desarrollo del procambium y los tejidos vasculares de la hoja. Revista de Biología Tropical Costa Rica 13: 229-237.
40. Fournier, L.A.  
1967. Estudio preliminar sobre la floración de Tabebuia pentaphylla. Revista de Biología Tropical 15: (en prensa).
41. Gifford, E.M., Jr.  
1950. The structure and development of the shoot apex in certain woody Ranales. Amer. J. Bot., 37: 595-611.
42. Gifford, E.M., Jr.  
1951a. Early ontogeny of the foliage leaf in Drimys winteri var. chilensis. Amer. J. Bot. 38: 93-105.
43. Gifford, E.M., Jr.  
1953. Effect of 2,4-D upon the development of the cotton leaf. Hilgardia 21: 607-644.
44. Gifford, E.M., Jr.  
1954. The shoot apex in angiosperms. Bot. Rev. 20: 477-529.
45. Gifford, E.M., Jr., y B.H. Tepper  
1962. Ontogenical and histochemical changes in the vegetative shoot tip of Chenopodium album. Amer. J. Bot. 49: 902-911.
46. Gunckel, J.E. y Wetmore, R.H.  
1946. Studies of development in long shoots and short shoots of Ginkgo biloba II. Phyllo-taxis and the organization of the primary vascular system; primary phloem and primary xylem. Amer. J. Bot., 33: 532-543.

47. Hanstein, J.  
1868. Die Scheitelzellgruppe im Vegetation  
spunkt der Phanerogamen. Festschr. Nieder-  
rhein. Gesell. Natur-und Heilkunde, 109-  
134.
48. Hanstein, J.  
1870. Die Entwicklung des Keimes der Monokotylen  
und der Dikolyten. Bot. Abhandl. 1: 1-12.
49. Johansen, M.A.  
1940. Plant microtechnique. Mc Graw Hill, New  
York. 523 pp.
50. Johnson, M.A. y R.J. Tolbert  
1960. The shoot apex in Bombax. Bull. Torrey Bot.  
Club. 87: 173-186.
51. Koch, L.  
1891. Weber Bau und Wachstum der Spross pitze  
der Phanerogamew, I Die Gymnospermen,  
Jahrb. Wiss. Bot. 22: 491-680.
52. Kupchan, S.M. et al.  
1966. The Isolation and Elucidation of Structure  
of a Novel Steroidal Tumor Inhibitor form  
Acnistus arborescens. J. Amer. Chem. Soc.,  
May, 1966.
53. Lance, A.  
1952. Sur la structure et le fonctionnement du  
point végétatif de Vicia faba. Ann. Sci.  
nat. Botanique. II<sup>e</sup> Ser. 13: 301-339.
54. Lance, A.  
1953a. Sur l'absence d'initiales apicales et la  
configuration de l'anneau initial chez  
Vicia faba. C.R. Acad. Sci. Paris 236: 510-  
512.
55. Lance, A.  
1953b. Sur la variation nycthémerale de l'activi-  
té mitotique dans l'apex de Vicia faba.  
C.R. Acad. Sci., Paris 236: 844-846.

56. Lance, A.  
1957. Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photoperiodiques. Ann.Sci.nat.Botanique II<sup>e</sup> Sér. 18: 91-421.
57. Lawahrée, A.  
1948. Histogénèse florale et végétative chez quelques Composées. Cellule 52: 215-294.
58. Louis, J.  
1935. L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des dicotylées et des gymnospermes La Cellule 44: 87-172.
59. Mayundar, G.P.  
1942. The organization of the shoot in Heracleum in the light of development. Ann.Bot.N.S. 6: 49-81.
60. Maksymowych, R.  
1959. Quantitative analysis of leaf development in Xanthium pensylvanicum. Amer.J. Bot. 46: 635-644.
61. Maksymowych y Erickson, R.O.  
1960. Development of the lamina in Xanthium pensylvanicum. Amer.J.Bot. 47: 451-459.
62. Miller, H.A. y Wetmore, R.H.  
1946. Studies in the developmental anatomy of Phlox drummondii. III. The apices of the nature plant. Amer.J.Bot. 33: 1-10.
63. Moens, P.  
1963. La vascularization de l'embryon et de la plantule de Coffea canephora Pierre. La Cellule 64: 71-126.
64. Newman, I.V.  
1956. Pattern in meristems of vascular plants. I. Cell partition in living apices and in the cambial zones in relation to the concepts of initial cells and apical cells. Phytomorphology 6: 1-19.

65. Philipson, W.R.  
1949. The ontogeny of the shoot apex in dicotyledons. Biol. Rev. 24: 21-50.
66. Plantefol, L.  
1947. Hélices foliaires, point végétatif et stéle chez les Dicotylédones. Rev.gén.Bot. 54: 49-80.
67. Popham, R.A.  
1951. Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. Ohio J. Sci., 51: 249-270.
68. Popham, R.A. y Chan, A.P.  
1950. Zonation in the vegetative stem tip of Chrysanthemum morifolium. Amer.J.Bot. 37: 476-484.
69. Pray, T.R.  
1954. Foliar venation of angiosperms.I. Mature venation of Liriodendron. Am.J.Bot. 41: 663-670.
70. Pray, T.R.  
1955a. Foliar venation of angiosperms.II. Histogenesis of the venation of Liriodendron. Am.J.Bot. 42: 18-27.
71. Pray, T.R.  
1955b. Foliar venation of angiosperms,III.Pattern and histology of the venation of Hosta. Am.J.Bot. 42: 611-618.
72. Pray, T.R.  
1955c. Foliar venation of angiosperms. IV Histogenesis of the venation of Hosta. Am.J.Bot. 42: 698-706.
73. Poux, N.  
1960. Variations de la repartition des ribonucleoproteins dans l'apex d'un Blé de Printemps (Tridicum vulgare Vill). Comp.Rend Acad.Sci. 250: 585-587.

74. Rouffa, A.S. y Gunckel, J.E.  
1951a. A comparative study of vegetative shoot apices in the Rosaceae. Amer.J.Bot. 38: 290-300.
75. Rouffa, A.S. y Gunckel, J.E.  
1951b. Leaf initiation, origin and pattern of pith development in the Rosaceae. Amer.J. Bot. 38: 301-307.
76. Satina, S., Blakeslee, A.F. y Avery, A.G.  
1940. Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of Datura by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. Amer.J.Bot. 27: 895-905.
77. Schmidt, A.  
1924. Histologische Studien an phanerogamen Vegetationspunkten. Bot.Arch. 8: 345-404.
78. Sharman, B.C.  
1945. Leaf and bud initiation in the Gramineae. Bot.Gaz. 106: 269-289.
79. Sharman, B.C.  
1947. The biology and developmental morphology of the shoot apex in the Gramineae. New Phytol. 46: 20-34.
80. Sifton, H.B.  
1944. Developmental morphology of vascular plants. New Phytol. 43: 87-129.
81. Sinnott, E.W.  
1960. Plant morphogenesis Mc.Graw-Hill 550 pp.
82. Slade, B.F.  
1957. Leaf development in relation to venation, as shown in Cercis siliquastrum, Prunus serrulata and Acer pseudoplatanus. New Phytol. 56: 281-300.
83. Stant, M.Y.  
1952. The shoot apex of some monocotyledons. Ann.Bot. N.S. 16: 115-129.

84. Sterling, C.  
1945a. Growth and vascular development in the shoot apex of Sequoia sempervirens. I. Structure and growth of the shoot apex. Amer.J.Bot. 32: 113-126.
85. Sterling, C.  
1945b. Growth and vascular development in the shoot apex of Sequoia sempervirens. II. Vascular development in relation to phyllo taxis. Amer.J.Bot. 32: 380-386.
86. Sterling, C.  
1947. Organization of the shoot of Pseudotsuga taxifolia. II. Vascularization. Amer.J. Bot. 34: 272-280.
87. Sterling, C.  
1949. The primary body of the shoot of Dianthera americana. Amer.J.Bot. 36: 184-193.
88. Thielke, C.  
1951. Über die Möglichkeiten der Periclinalchimaerenbildung bei Gräsern. Planta 39: 402-430.
89. Thielke, C.  
1959. Der Sprossscheitel in der Gattung Saccharum. Naturwissenschaften, 15: 478-479.
90. Troll, W.  
1937. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzem. Berlin, Gebrüder Borntraeger.
91. Vaughan, J.G.  
1952. Structure of the angiosperm apex. Nature, Lond. 169: 458-459.
92. Zimmermann, W.A.  
1928. Histologische Studien am Vegetationspunkt von Hypericum uralum. Jahrb. f. Wiss.Bot. 68: 239-344.

**FOTOGRAFIAS**

**Y**

**LAMINAS**

Fig. 1 Acnistus arborescens: Hábito



Fig. 2-5

Cortes longitudinales de ápices de vástagos vegetativos de Acnistus arborescens que muestran diferentes estados plastocrónicos.

Fig.2 Corte de un ápice teñido con safranina-verde rápido x220 , muestra el diámetro mayor de un estado de área máxima.

Fig.4-5 Apices teñidos con hematoxilina-safranina x220 , correspondientes a estados de área máxima y área mínima.

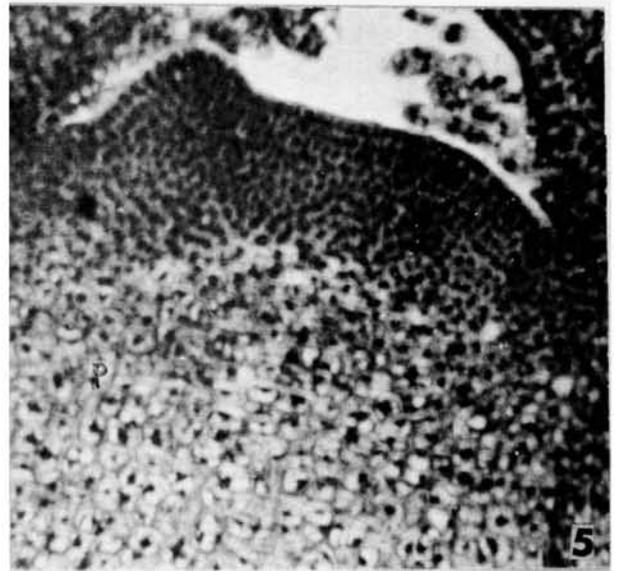
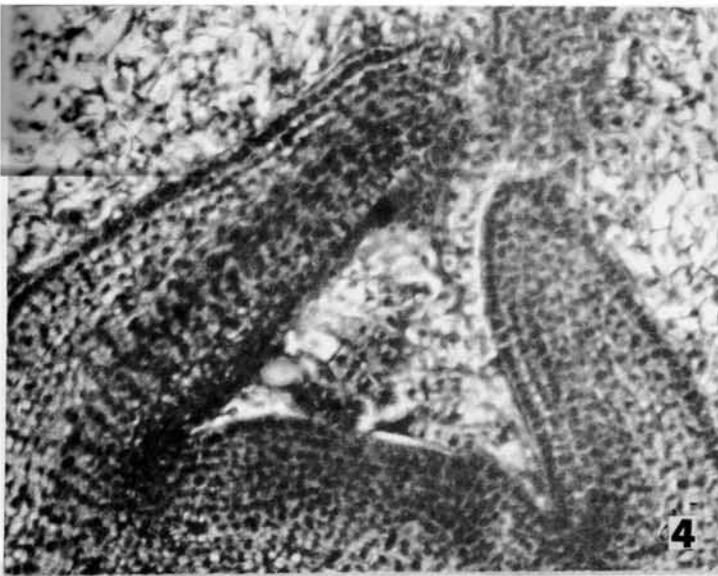
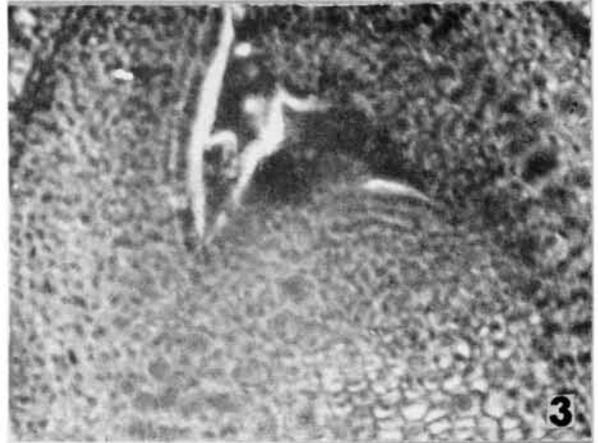
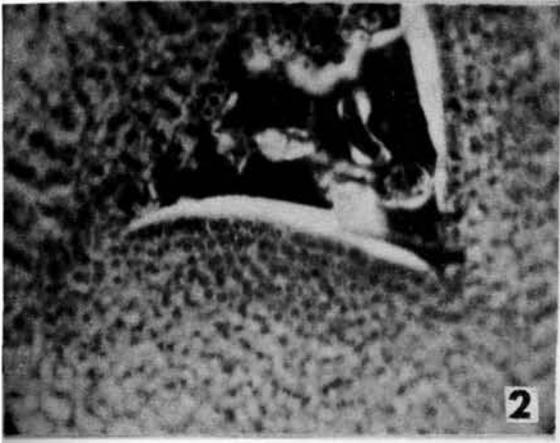


Fig. 6-8

Dibujos en cámara lúcida de cortes longitudinales de ápices de vástagos de Acnistus arborescens.

Fig. 6-7 Apices correspondientes a los diámetros mayor y menor de una área máxima. x66

Fig. 8 Muestra un ápice en estado de área mínima. "a y b" primordios foliares.

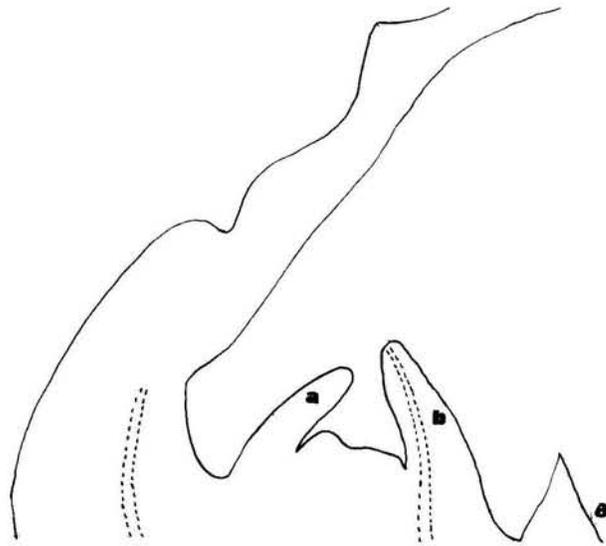
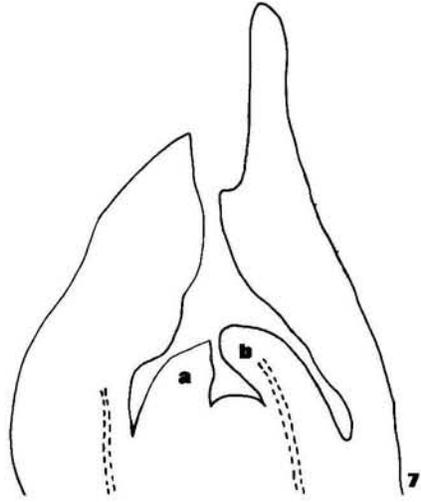
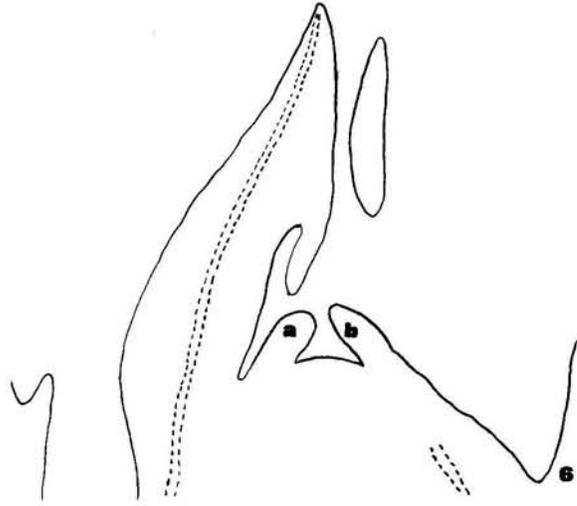


Fig. 9-12

Cortes longitudinales de primordios foliares de Acnistus arborescens teñidos con hematoxilina-safranina. x720

Fig. 9 Corte que muestra las divisiones periclinales de la segunda capa de la túnica.

Fig. 10 Corte que muestra divisiones de las células de la túnica y el cuerpo.

Fig. 11-12 Cortes que muestran la diferenciación acrópeta del procambium. P, procambium.

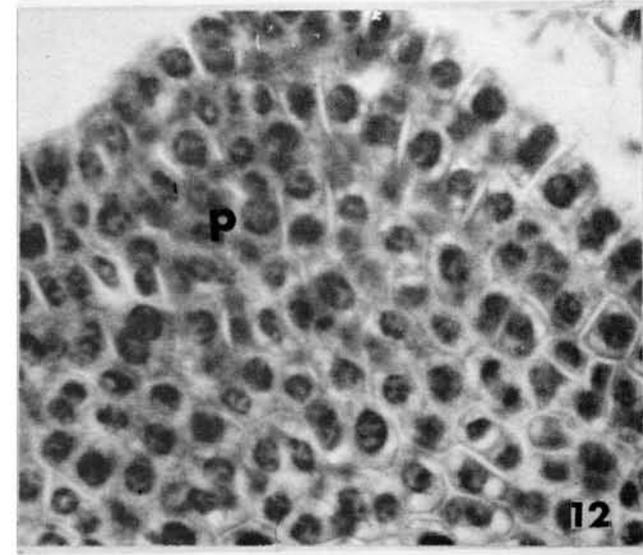
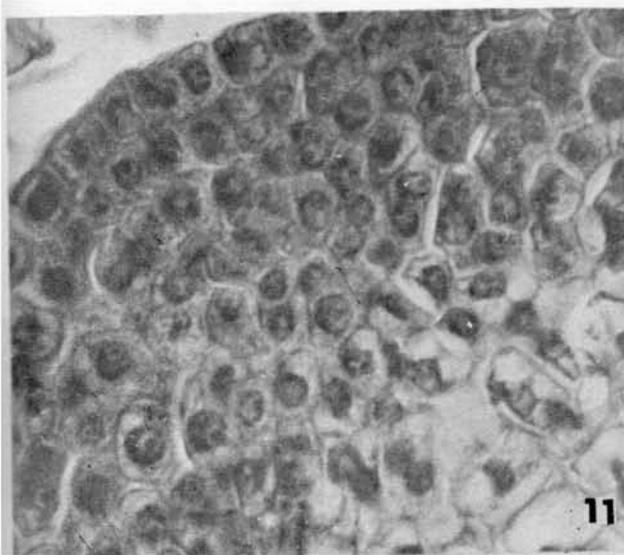
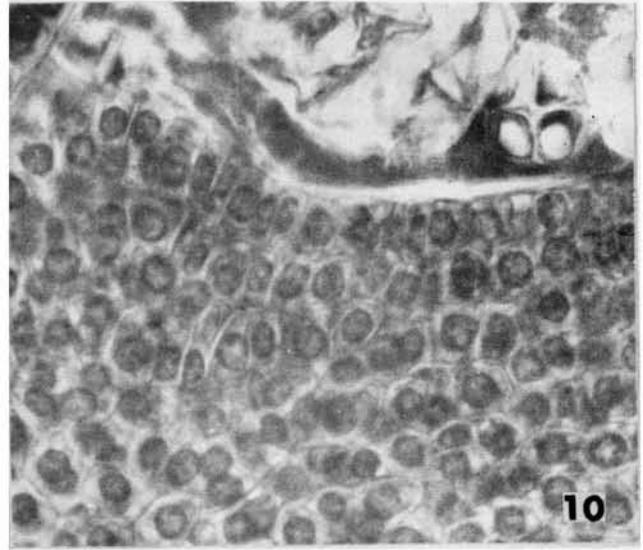
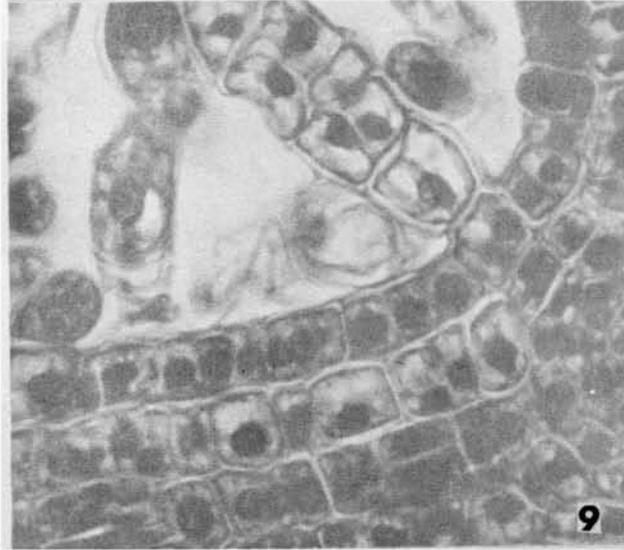


Fig. 13-16

Cortes longitudinales de primordios foliares de Acnistus arborescens teñidos con hematoxilina-safranina. x340

Fig. 13 Corte longitudinal de un primordio que muestra la intensa actividad de las células apicales.

Fig. 14-15 Cortes longitudinales de un primordio que muestra la actividad del meristema adaxial y la formación del pecíolo.

Fig. 16 Corte de un primordio que muestra la actividad de los meristemas marginales.

Fig. 14, x143

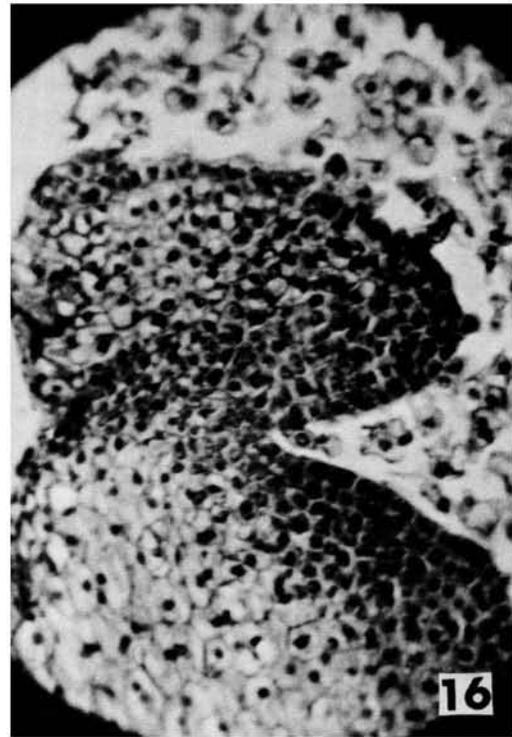
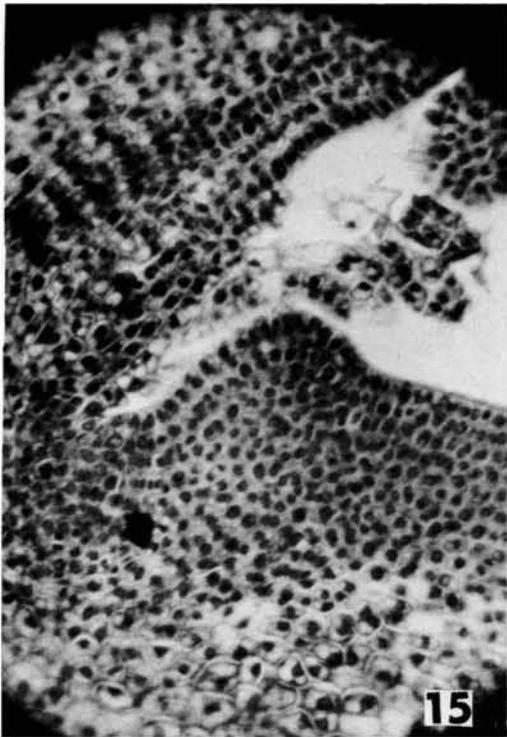
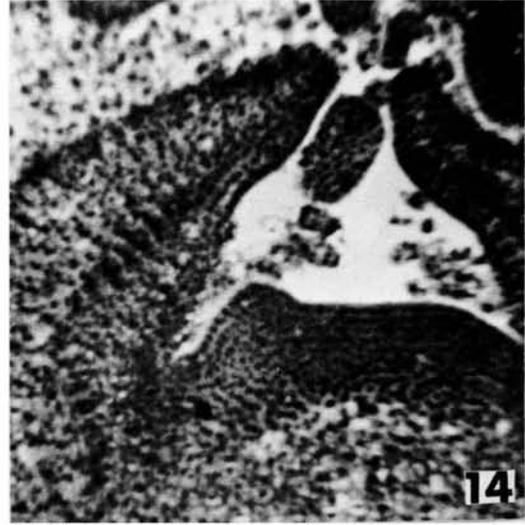
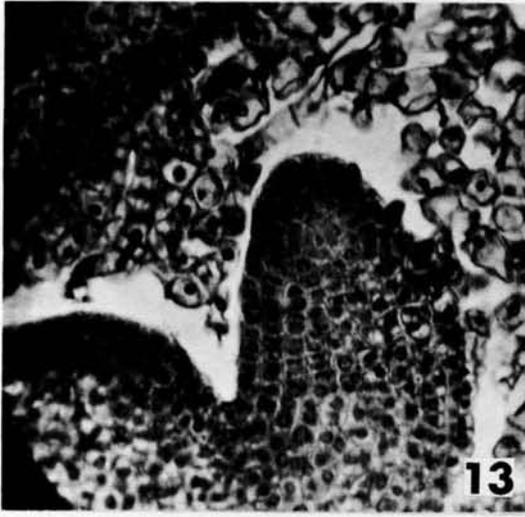


Fig. 17-19

Cortes longitudinales de primordios foliares de Acnistus arborescens teñidos con hematoxilina-safranina x720 que muestra la actividad de las células iniciales marginales y submarginales.

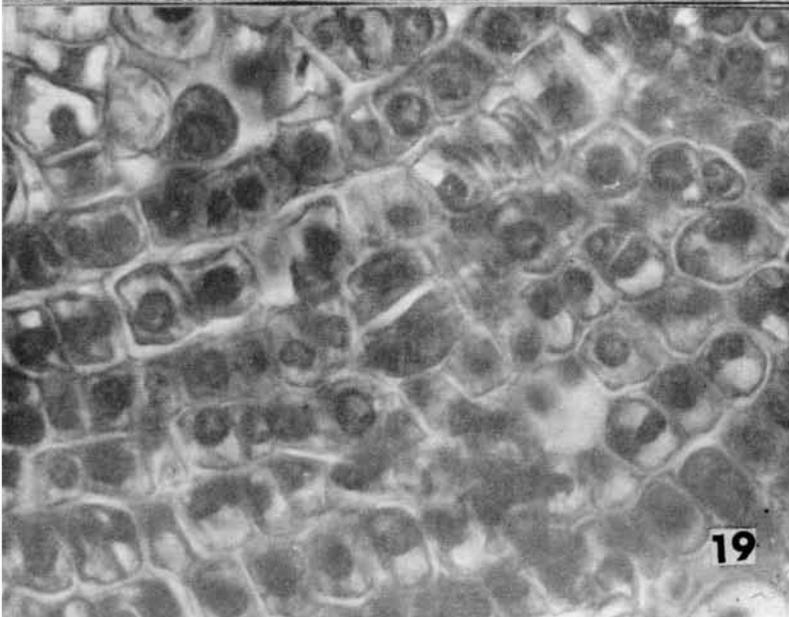
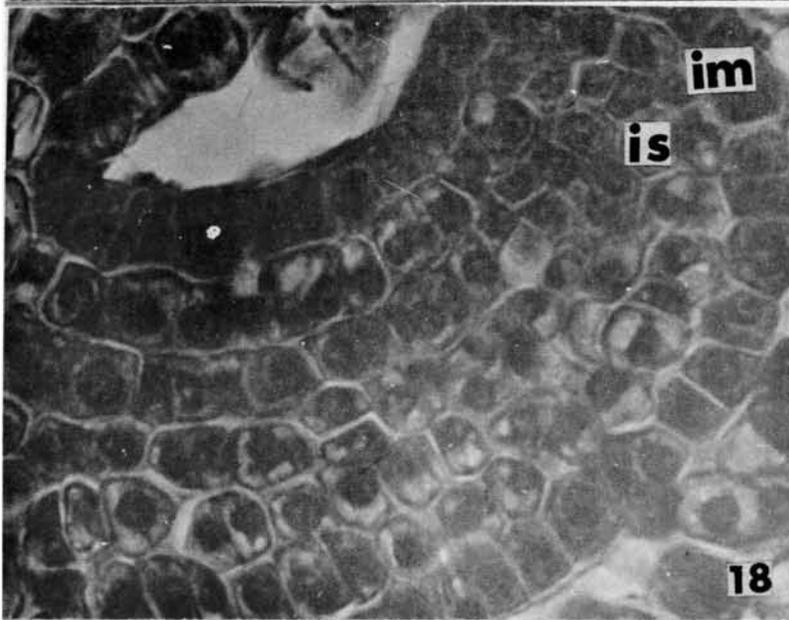
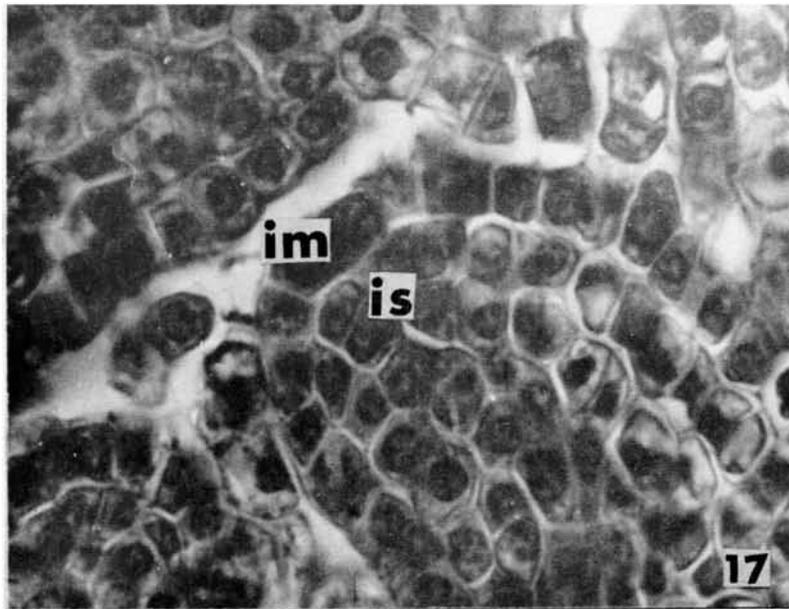


Fig. 21-23

Cortes transversales de hojas de Acnistus arborescens que muestran la formación de la lámina foliar por medio de divisiones anticlinales. x290

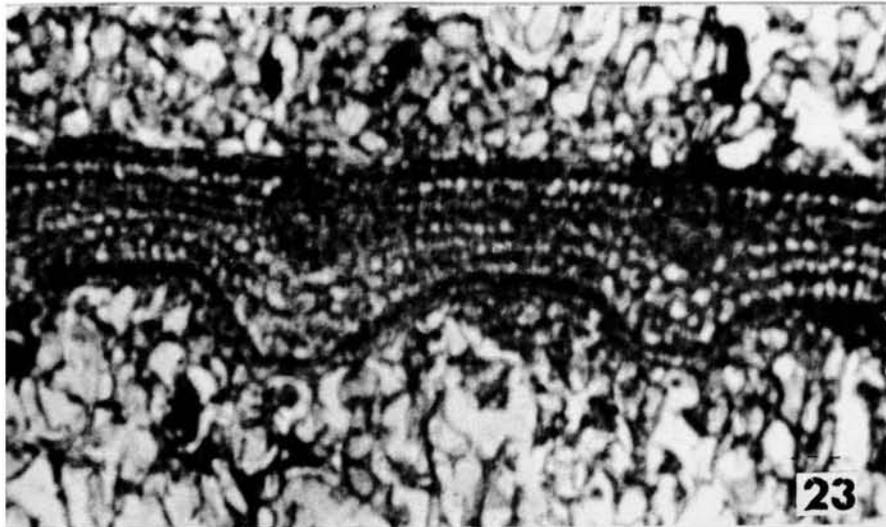
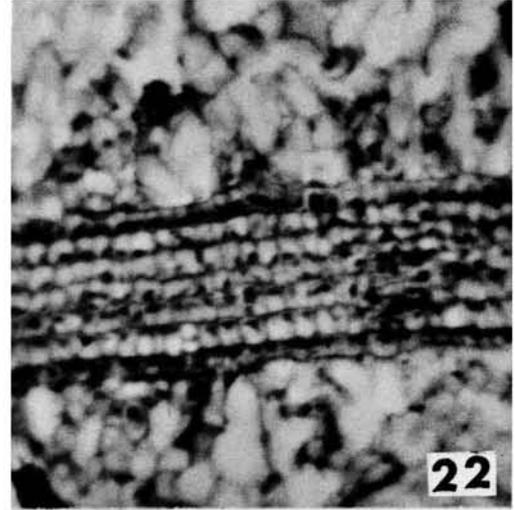
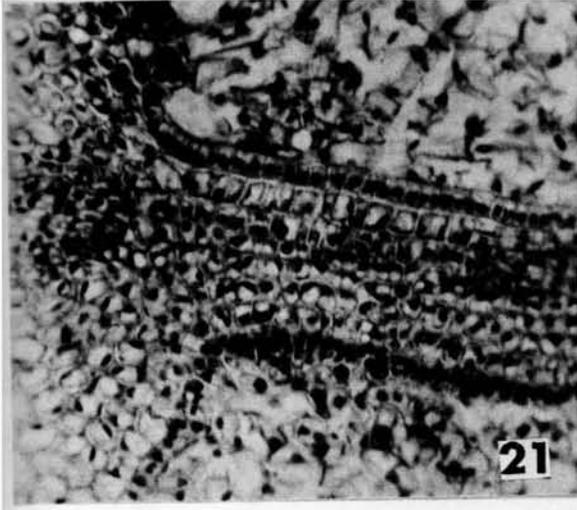


Fig.24-29

Dibujos en microscopio de primordios foliares y de hojas diafanizadas de Acnistus arborescens.

Fig.24-25 Cortes longitudinales de primordios foliares teñidos con hematoxilina-verde rápido.

Fig. 24 Primordio de 471  $\mu$  de altura que muestra un cordón procambial continuo.

Fig. 25 Primordio de 892  $\mu$  de altura en el que se observa un cordón continuo de floema y su diferenciación acrópeta.

Fig.26-A Primordios foliares mostrando la diferenciación del xilema en las venas secundarias en forma paralela y perpendicular a la vena central.

Fig. 26-C Primordio foliar de 2.200  $\mu$  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. 26-D Primordio de 5.928  $\mu$  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. 27 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 27-A se puede observar la delimitación de las aréolas por las venas terciarias.

Fig. 27-B Primordio foliar de 3.470  $\mu$  de altura en el que se muestran dos cordones de xilema a y b, el cordón a sobrepasa en altura al cordón del floema.

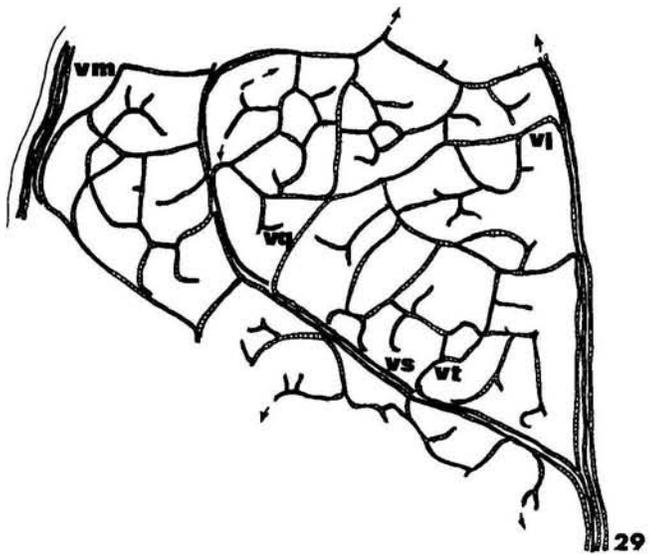
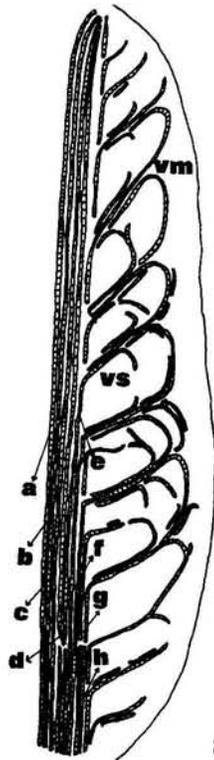
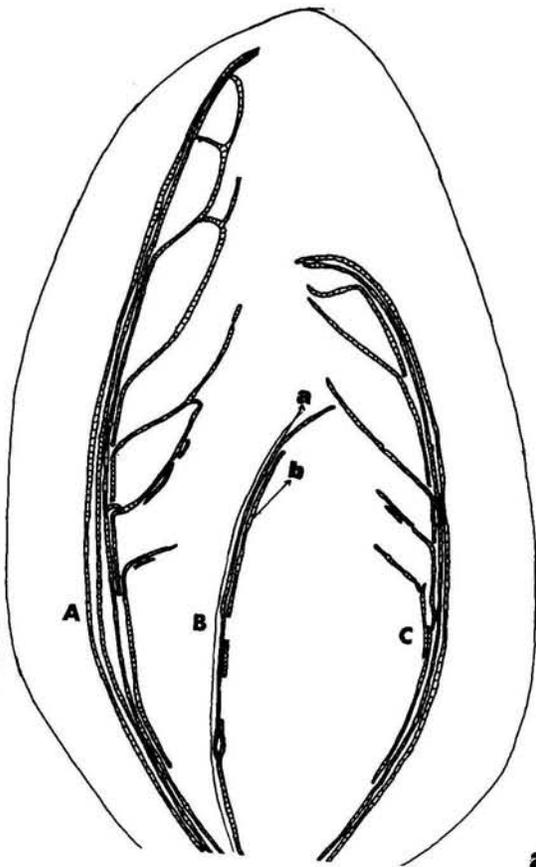
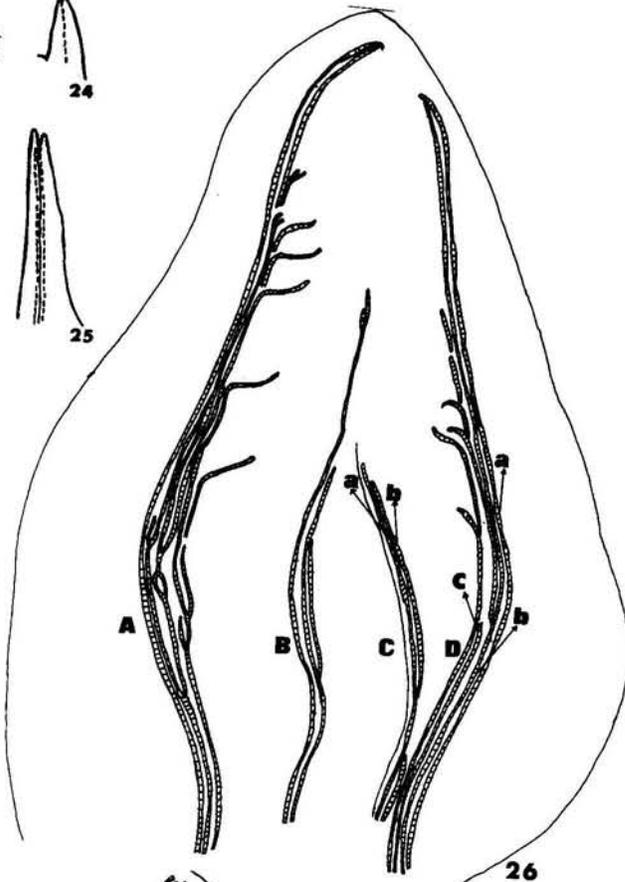
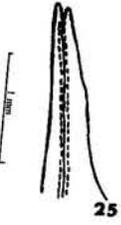
Fig. 24-29

Fig. 28 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. 29 Porción de una hoja diafanizada de 1,84 cm de altura que muestra la diferenciación del xilema en 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.



28

27

26

29

1 mm

Fig. 30

Curvas de crecimiento en longitud  
de ancho de la lámina de la hoja  
de Acnistus arborescens.

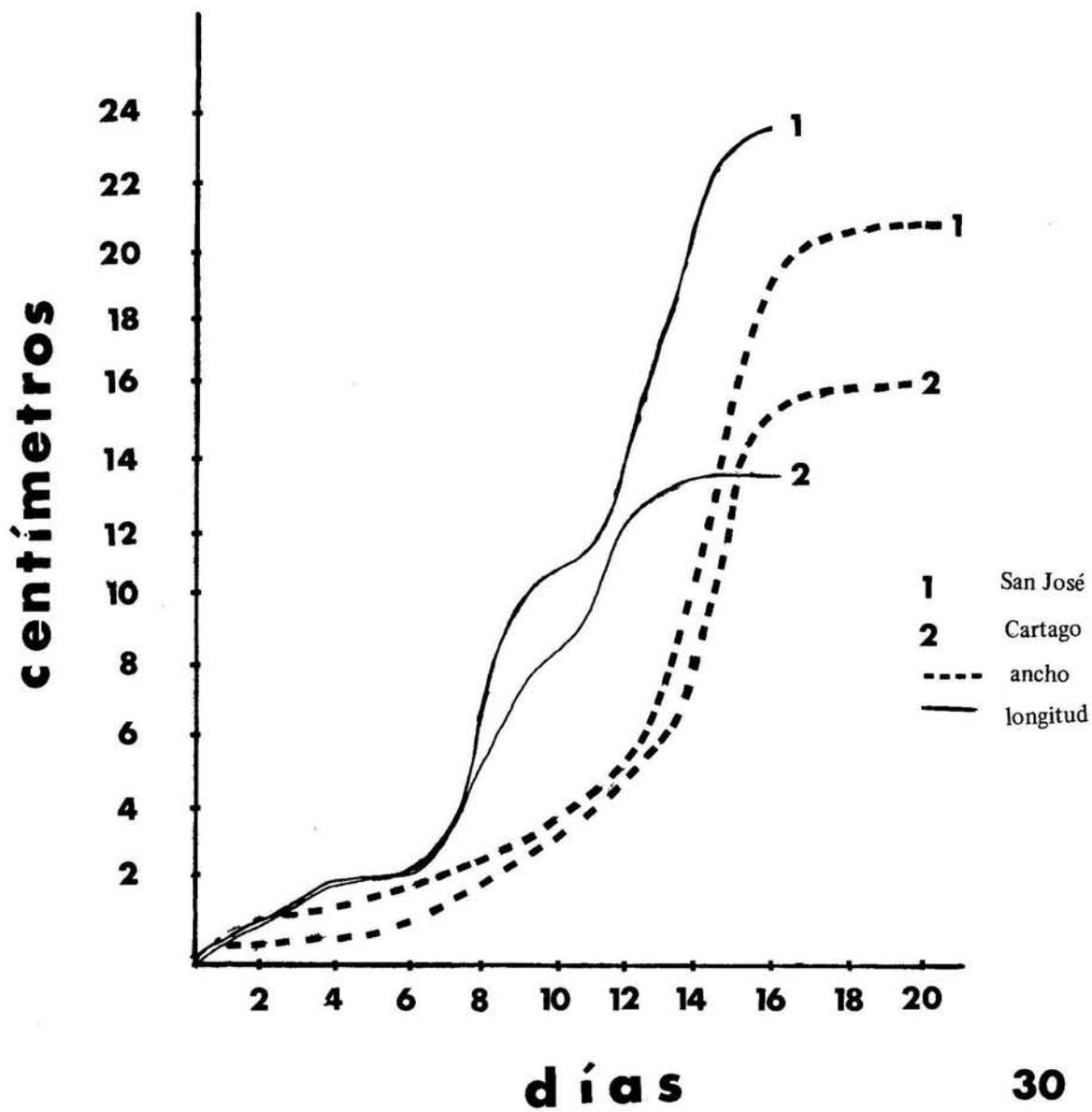


Fig.31

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

