

# Morfología de Plantas Vasculares

## Tema 21: ANATOMÍA FOLIAR

Las hojas, igual que el tallo, están compuestas por los tres sistemas de tejidos: dérmico, fundamental y vascular.

El sistema dérmico está constituido por la epidermis; en el sistema fundamental el tejido más importante es el parénquima clorofiliano, aunque también se encuentran tejidos de sostén: colénquima y esclerénquima. El sistema vascular está integrado por el xilema y el floema.

### 21.1. HOJAS DE EUDICOTILEDÓNEAS

#### PECÍOLO

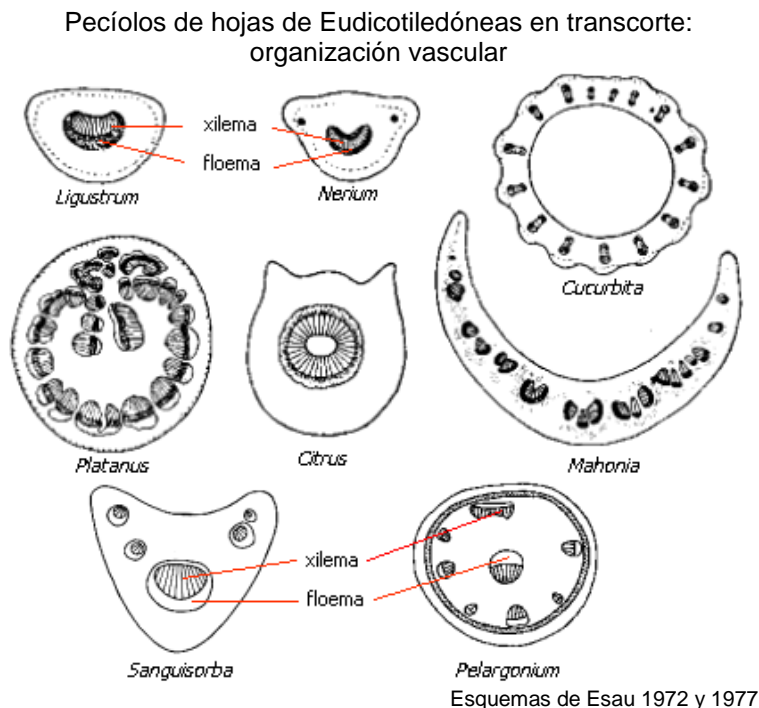
El pecíolo frecuentemente muestra forma redondeada en transcurso; cuando la base foliar es amplia, puede tener forma semilunar (*Mahonia*). La epidermis presenta estomas. El córtex generalmente exhibe un anillo completo de colénquima periférico, o cordones de colénquima si el pecíolo presenta costillas. El parénquima fundamental puede contener estructuras glandulares, y células con cristales. A veces hay fibras alrededor del tejido vascular.

Se observan tres tipos básicos de organización vascular:

a- Un haz vascular con el xilema orientado hacia la cara adaxial y el floema hacia la cara abaxial. Este tipo de organización es muy frecuente (*Camellia*, *Ilex*, *Ligustrum*, *Nerium*, ).

b- Varios haces dispuestos en un semicírculo (*Aristolochia*, *Mahonia*, *Sanguisorba*) o en un círculo completo (*Platanus*, *Pelargonium*, *Liriodendron*, *Vitis*, *Cucurbita*, *Hedera helix*).

c- Los tejidos vasculares pueden formar un anillo continuo, donde el xilema es interno y el floema periférico (*Citrus*, *Catalpa*).



Los pulvinos y pulvínulos, situados en los pecíolos y peciólulos respectivamente, son hinchados, con superficie arrugada. El sistema vascular está en el centro, rodeado por parénquima con paredes delgadas con espacios intercelulares. La epidermis presenta estomas escasos o

ausentes, puede haber tricomas. Los movimientos se producen por cambios rápidos de turgencia, es decir incorporación o pérdida de agua en las células.

*Arachis hypogaea*  
Transcortes de pulvino y pecíolo



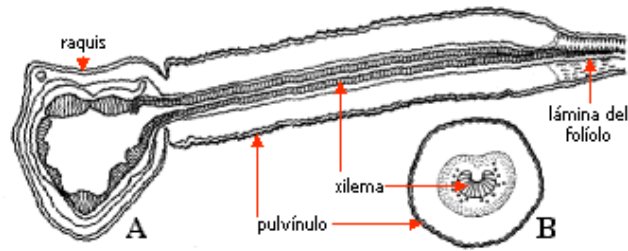
Esau 1972

Hoja



www.cuyamaca.net/

*Robinia pseudoacacia*  
A, transcorte de raquis y corte longitudinal de pulvínulo situado en el peciólulo. B, transcorte de pulvínulo



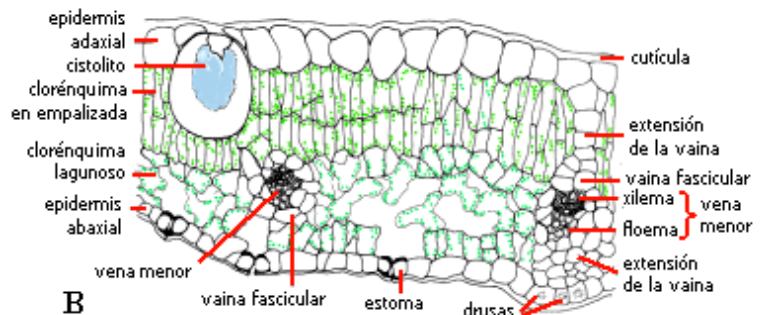
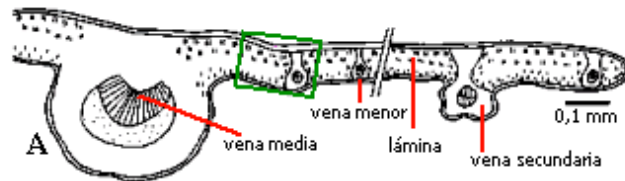
Esau 1972

## LÁMINA FOLIAR

### 1) SISTEMA DÉRMICO

Normalmente la epidermis es el tejido protector de la hoja, aunque excepcionalmente las pérulas de algunas Eudicotiledóneas leñosas pueden desarrollar una peridermis.

*Maclura tinctoria*, esquema de transcorte de lámina foliar y detalle



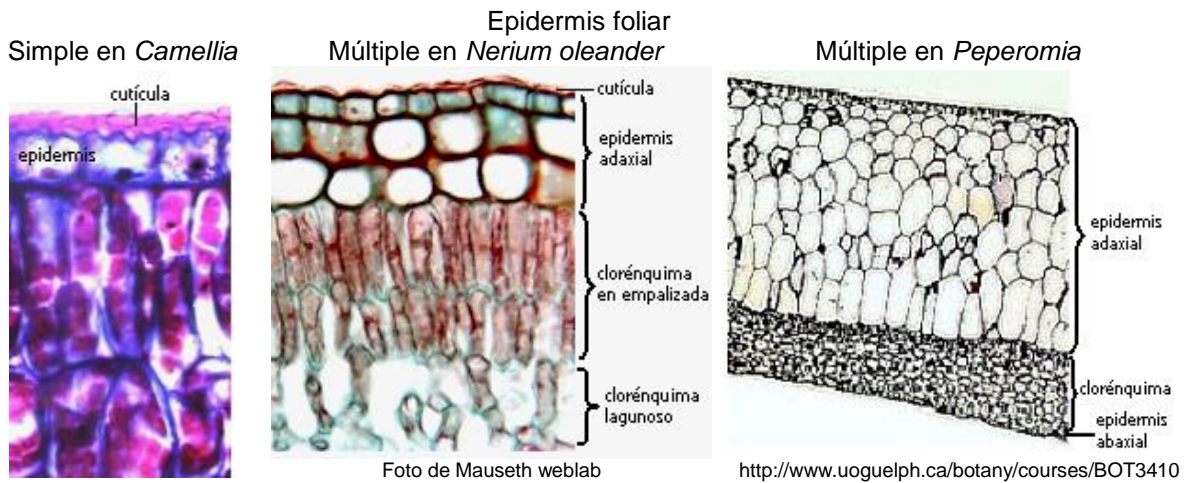
Dibujos de Dal Molín y Gonzalez

Las células epidérmicas fundamentales de la mayoría de las especies carecen de cloroplastos; sin embargo, en las hidrófitas sumergidas y en las higrófitas las células tienen cloroplastos.

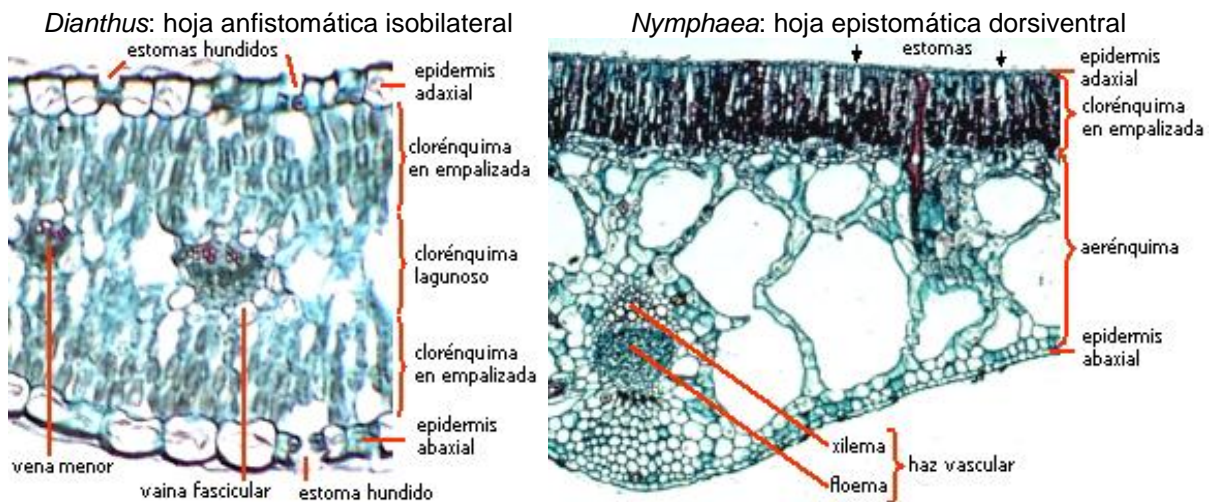
Se distingue la epidermis **adaxial** y la epidermis **abaxial**. La cutícula es generalmente más gruesa en la epidermis adaxial. En plantas de ambientes húmedos la cutícula es delgada, en cambio en las xerófitas, puede ser muy gruesa.

La epidermis es generalmente simple, pero puede ser múltiple (pluriestratificada) como en *Nerium* y *Ficus*. En *Peperomia* la epidermis múltiple puede tener 15 capas de células, siendo más gruesa que el mesófilo.

En algunas especies, como en *Mesembryanthemum crystallinum*, hay células epidérmicas modificadas que cumplen la función de almacenar agua; son células muy voluminosas, de paredes delgadas, que otorgan un aspecto particular a la especie, conocida como "planta de hielo".

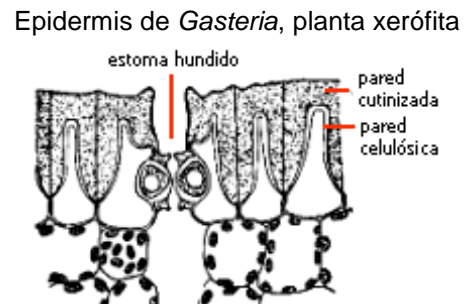
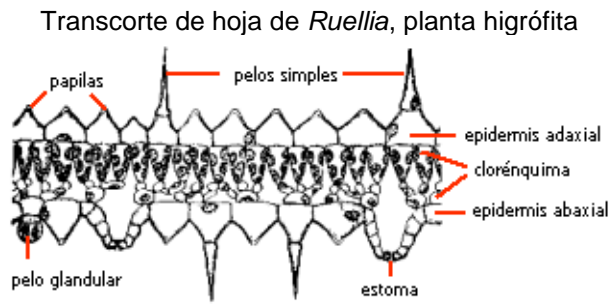


La repartición de los estomas es variable. Comúnmente las hojas son **hipostomáticas**, con estomas sólo en la epidermis abaxial (Ej. *Maclura tinctoria*, *Patagonula americana*, *Camellia*). Las hojas **anfistomáticas** los presentan en ambas caras, generalmente con más estomas en la cara abaxial (Ej. *Dianthus*, clavel). Las hojas **epistomáticas** presentan estomas sólo en la cara adaxial (Ejs. *Nymphaea*, *Victoria cruziana*, irupé).



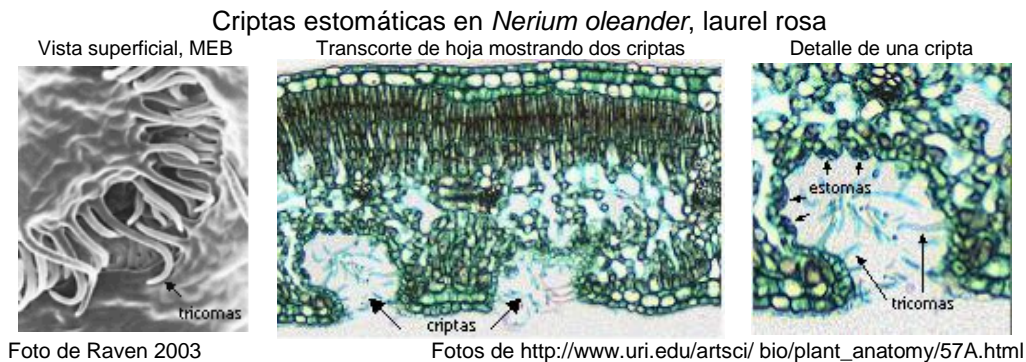
En las hojas amplias de las eudicotiledóneas los estomas están esparcidos. En plantas mesófitas los estomas generalmente están al mismo nivel que las demás células. En plantas higrófitas los estomas están elevados sobre las demás células. Los vegetales de ambientes secos (xerófitos), tienen dispositivos que evitan la pérdida de agua y al mismo tiempo protegen contra la radiación luminosa y calor demasiado intensos: la epidermis con pared externa muy gruesa, cutícula gruesa, revestimientos cerosos, resinosos o calcáreos; estomas estrechos y hundidos. El número de estomas es elevado en las xerófitas para favorecer el intercambio gaseoso cuando el suministro hídrico es favorable, pero pueden estar cerrados permanentemente durante la estación desfavorable.





Dibujos de Strasburger 2003

A veces los estomas se encuentran en surcos o en criptas para evitar la evaporación (Ej.: *Nerium oleander*) con abundantes tricomas muertos que forman una capa protectora.



Las hojas de *Littorella* (Plantaginaceae) carecen de estomas y tienen cutículas gruesas, de manera que sus raíces transportan CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis (Moore, 1995).

La epidermis puede tener idioblastos diversos, por ejemplo *Maclura tinctoria* presenta cistolitos en la epidermis.

Las hojas pueden ser glabras, o pilosas; la variabilidad de los pelos es amplísima, pueden presentarse pelos tectores y/o glandulares. *Cannabis sativa*, la marihuana, presenta numerosos tricomas glandulares y no glandulares.

## 2) SISTEMA FUNDAMENTAL O MESÓFILO

El mesófilo está constituido por el parénquima clorofiliano ubicado entre las dos epidermis. Puede ser: **1) homogéneo**, formado por células más o menos redondeadas, como sucede en plantas herbáceas como el lino (*Linum usitatissimum*), la lechuga (*Lactuca sativa*), la arveja (*Pisum sativum*), o constituido por células alargadas como sucede en la remolacha (*Beta vulgaris*). Las especies de *Eucalyptus* con hojas péndulas también presentan este tipo de mesófilo.

*Mesembryanthemum crystallinum*, planta y transcorte de hoja con mesófilo homogéneo



[www.mma.es/parques/centasoc/mesenb.htm](http://www.mma.es/parques/centasoc/mesenb.htm)

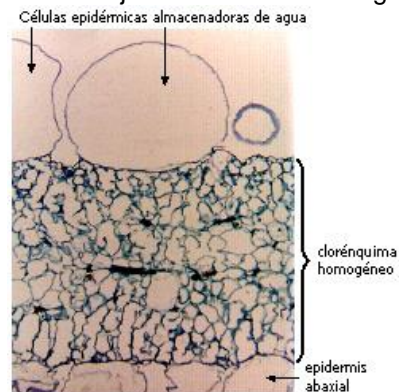


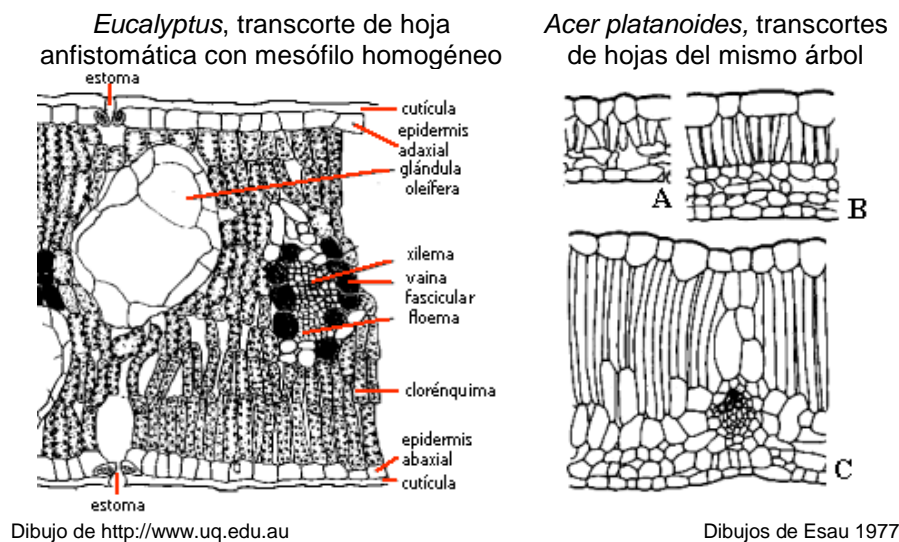
Foto de Mauseth weblab

**2) heterogéneo**, con el parénquima clorofiliano diferenciado en parénquima en empalizada y parénquima lagunoso. Según la ubicación de los dos tipos de parénquima se distinguen tres tipos de estructura del mesófilo:

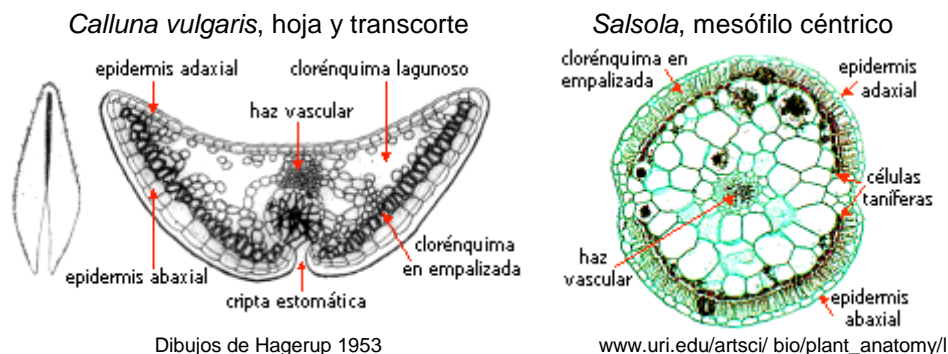
**2A) dorsiventral**, cuando el parénquima en empalizada está hacia la cara adaxial y el parénquima lagunoso hacia la cara abaxial (*Vitis*, *Ligustrum*, *Pyrus*, *Citrus*, *Syringa*). Esta organización se encuentra en las hojas orientadas horizontalmente. Al nivel de cada estoma de la epidermis inferior la laguna del tejido lagunoso constituye la cámara subestomática.

El número de capas de parénquima en empalizada es variable: hay una sola en el tabaco (*Nicotiana tabacum*), la batata (*Ipomoea batatas*), la papa (*Solanum tuberosum*) y el tomate (*Lycopersicon esculentum*), dos en el laurel rosa (*Nerium oleander*), la alfalfa (*Medicago sativa*) o el guayaibí (*Patagonula americana*) y tres en el peral (*Pyrus*).

El número de capas del tejido en empalizada puede variar de una hoja a otra del mismo individuo: en *Fagus silvatica* y *Acer platanoides*, árboles de copa amplia, las hojas periféricas tienen más capas que las del interior de la copa (Figs. A y B). Las hojas que están al sol son más gruesas que las que están en la sombra, el parénquima clorofiliano en empalizada está más desarrollado (Fig. C), y tienen más cloroplastos.



En *Calluna vulgaris* (Ericaceae) las hojas son erectas y adpresas al tallo, y el parénquima en empalizada está sobre la cara abaxial; los estomas están restringidos a la cripta estomática, y protegidos por numerosos pelos. Lo mismo ocurre en *Frankenia*, planta en cojín que vive en los Andes, y en *Thymelaea* y *Tamarix*.



**2B) isobilateral**, cuando el tejido en empalizada se observa sobre las dos caras del limbo foliar, y el parénquima lagunoso queda en el medio. Esta organización es característica de plantas con hojas erguidas o péndulas (*Dianthus*, *Artemisia*, *Silene*).

**2C) céntrico**, modificación que se encuentra en hojas muy angostas, casi cilíndricas: el parénquima en empalizada adaxial forma una capa casi continua con el abaxial (*Salsola*). Esta organización es frecuente en xerófitos y plantas con hojas suculentas, presentan el mesófilo con

células pequeñas, el parénquima en empalizada está más desarrollado que el esponjoso y frecuentemente está reforzado por esclerénquima.

La capa más interna del parénquima en empalizada a veces presenta células en forma de embudo, cada una de las cuales está relacionada con 2 ó 3 células de la capa externa y a menudo con los haces vasculares. Se llaman células colectoras y se cree que recolectan los carbohidratos elaborados por las células del parénquima en empalizada (Lindorf, 1991).

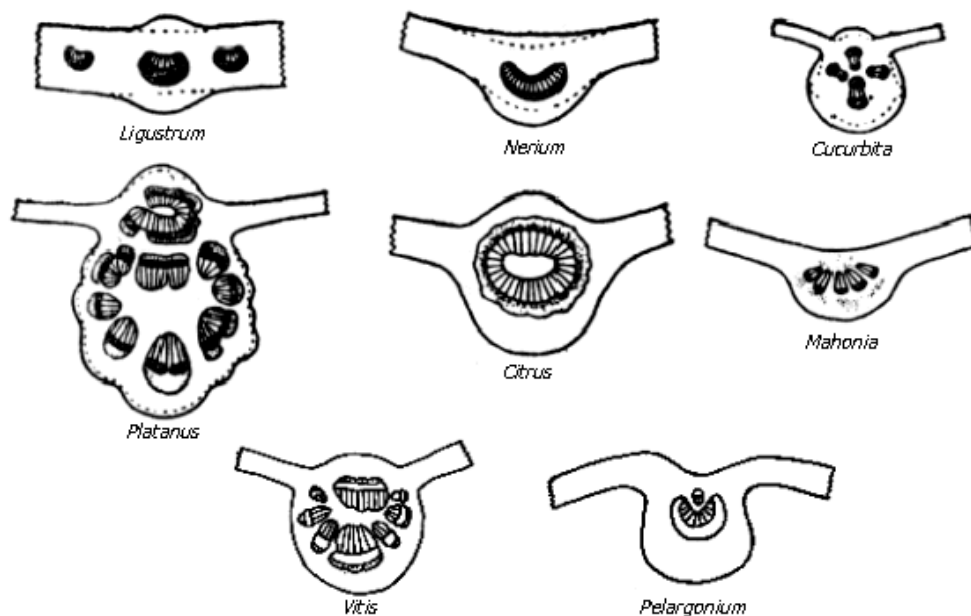
Usualmente las células del mesófilo que se encuentran entre las venas son idénticas a las células del parénquima esponjoso subyacente, pero en algunas especies de Leguminosas como la soja (*Glycine max*) y especies de algunas otras familias (Russin & Evert 1984; Lersten & Brubaker 1989) se diferencian formando una tercera capa llamada capa media (Mittelschicht o paraveinal mesophyll). Dichas células son ramificadas, y se extienden conectando venas menores y vénulas, formando a veces verdaderos puentes. Están especializadas en el transporte lateral de fotosintatos, y también sintetizan y almacenan ciertas proteínas (Lersten & Curtis, 1993).

### 3) SISTEMA VASCULAR

El sistema vascular está formado por todas las venas que discurren en el limbo foliar. Se pueden diferenciar dos niveles de organización: la venación mayor y la venación menor.

**Venación mayor.** En las eudicotiledóneas generalmente hay una vena media o varias venas primarias. La organización vascular de la vena media presenta las mismas variantes que la del pecíolo, ya que es una prolongación del mismo.

Organización vascular de la vena media de hojas de Eudicotiledóneas en transcorte

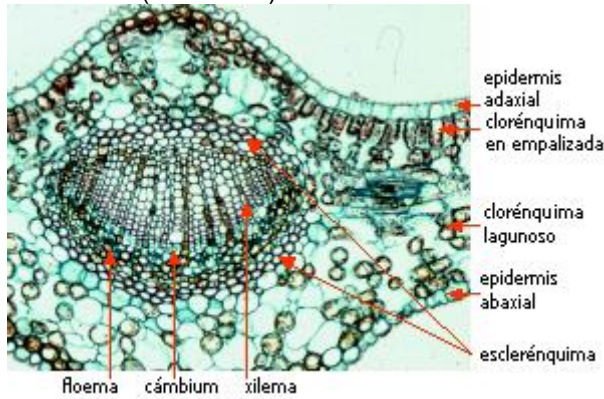


Esquemas de Esau 1972 y 1977

La vena media o vena principal forma crestas salientes, más prominente la de la cara inferior; en el centro se encuentran el xilema y el floema, dispuestos en uno o varios haces vasculares, rodeados por un parénquima pobre en cloroplastos o sin ellos. También se encuentran los tejidos de sostén: colénquima por debajo de las epidermis, y esclerénquima alrededor de los tejidos vasculares. Los tejidos vasculares de las hojas son generalmente primarios, pero a veces se puede observar un cámbium funcional y floema y xilema secundarios.



*Camellia* (Theaceae): vena media en transcorte



*Vitis*, vena media en transcorte

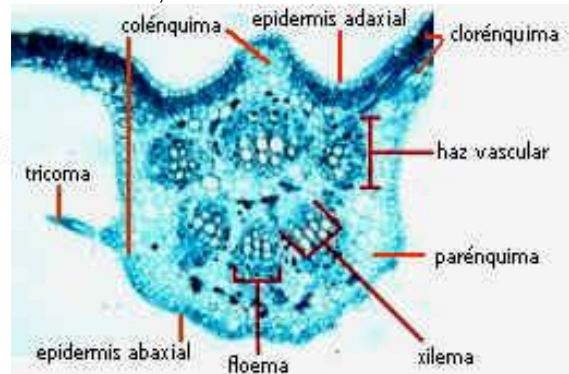
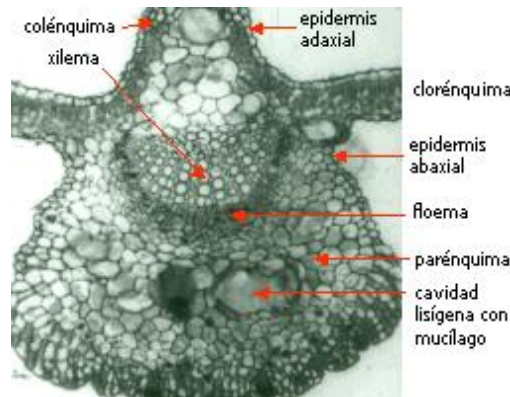


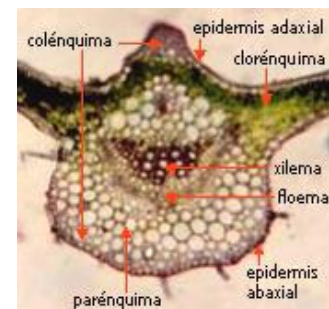
Foto de <http://www.plb.ucdavis.edu>

*Byttneria* (Sterculiaceae) corte de vena media



En la vena media pueden haber cavidades glandulares; en Malváceas y Sterculiáceas hay cavidades que contienen mucílagos, en *Citrus* hay cavidades lisígenas con aceites esenciales.

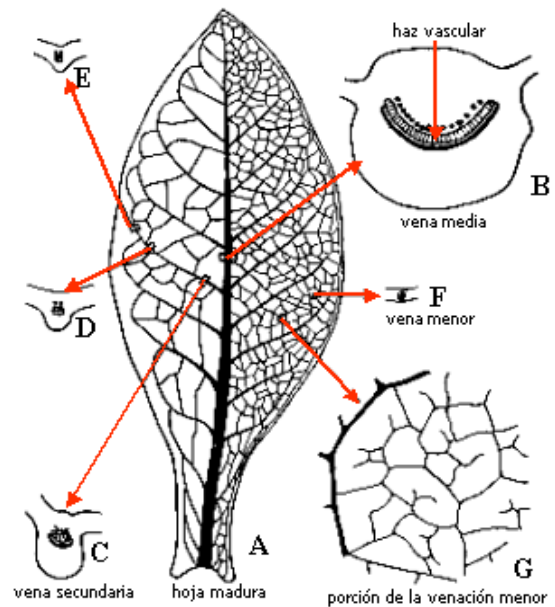
*Acalypha indica*, vena media



Las venas secundarias están constituidas de la misma manera, cuanto más reducida es la vena más pequeño es el haz vascular, y también se reducen las cantidades de parénquima y tejidos de sostén que las acompañan.

**Venación menor.** Las venas menores de las hojas de Eudicotiledóneas generalmente forman una red muy regular. Las **venas menores** no forman costillas salientes. En especies con haces vasculares bicolaterales (por ej. *Nicotiana tabacum*), las venas menores no presentan floema interno. En ellas se observan sólo algunos elementos xilemáticos y floemáticos. Las venas menores están rodeadas por una **vaina fascicular** de una sola capa de células de espesor.

*Nicotiana tabacum* (tabaco): venación foliar

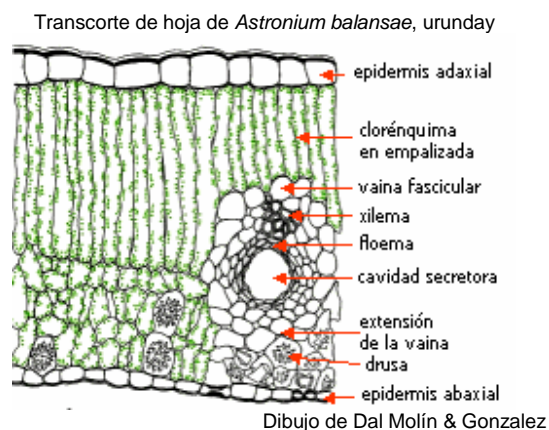


Dibujos de Esau 1972

La vaina puede ser parenquimática o esclerenquimática, o pueden combinarse ambos tipos de células. Cuando la vaina es parenquimática, sus células comúnmente presentan menos cloroplastos que el clorénquima.

Hay ejemplos de haces vasculares acompañados de esclerenquima en Caryophyllaceae, Lamiaceae, Rosaceae y Sterculiaceae.

En muchas especies la vaina fascicular está conectada con la epidermis por paneles de células que constituyen las **extensiones de la vaina**. Esta designación se aplica solamente a las venas menores, que pueden estar en el mesófilo, sin ninguna conexión con la epidermis; no se aplica al tejido asociado a las venas mayores.



Cuando las hojas caen al suelo, las partes blandas son digeridas por la acción de hongos y bacterias, y entonces es posible ver el sistema vascular, que constituye el esqueleto de la hoja. Cuando la venación es reticulada cerrada, es decir que las venas se anastomosan entre sí delimitando **aréolas**, cada parte de la hoja es servida por diferentes rutas, de manera que si alguna parte del sistema de venas es dañado por animales herbívoros, o es rasgado por acción del viento, ninguna parte de la hoja queda aislada (Ingrouille, 1992).

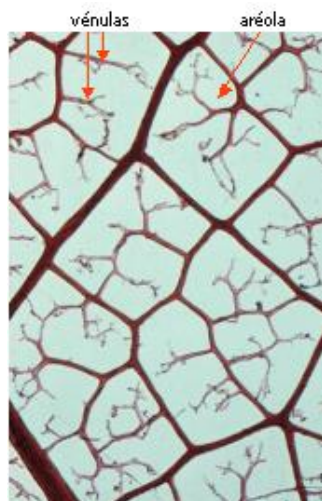
Las aréolas delimitadas por las venas menores pueden presentar **vénulas** o terminaciones libres en su interior. Las vénulas están constituidas comúnmente sólo por elementos del xilema: traqueidas cortas, envueltas por la vaina fascicular; a veces están formadas por xilema y floema (elementos cribosos cortos y angostos y células acompañantes agrandadas). Pueden estar acompañadas por esclereidas, y en algunos casos, las esclereidas son estrictamente terminales.

Sistema vascular de una hoja

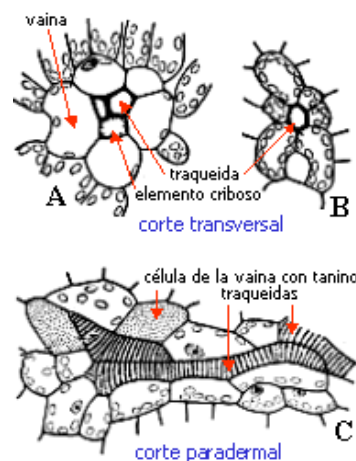


www.ryanphotographic.com

Venación menor en una hoja transparentada



Venas menores de hojas de eudicotiledóneas



Dibujos de Esau 1972



## VENAS MENORES Y TRASLOCACIÓN DE SOLUTOS

El rasgo principal de las venas menores es la prominencia de las células vasculares parenquimáticas, particularmente las del floema.

Las células acompañantes presentan mayor diámetro que los elementos cribosos a los que están unidas.

Muchas de estas células tienen protoplastos densos y numerosos plasmodesmos ramificados conectándolas con los elementos cribosos, y en algunas especies se extienden hasta el extremo del hacesillo, donde ya no hay elementos cribosos.

*Senecio vulgaris*, transcorte de vena menor mostrando células intermediarias con paredes laberínticas (fotografía con MET)

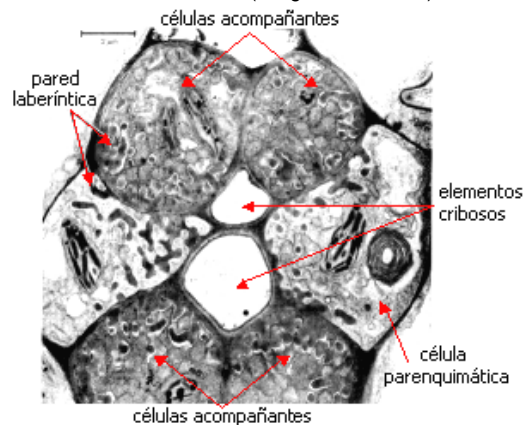


Imagen de Esau 1977

Estas células acompañantes y parenquimáticas también han sido llamadas "células intermediarias" porque su función es la transferencia de fotosintatos (carbohidratos) desde el mesófilo hacia los elementos cribosos. En algunas eudicotiledóneas herbáceas, como *Senecio vulgaris*, las células intermediarias son células de transferencia, con paredes laberínticas (con excrecencias internas), pero otras como *Beta vulgaris* (remolacha) presentan células intermediarias con paredes lisas.

El principal mecanismo de carga del floema es el transporte simplástico, pero las células intermediarias pueden recibir los fotosintatos elaborados en el mesófilo por apoplasto o por simplasto.

Diagrama de un grupo de células de una vena menor, ilustrando el movimiento de los solutos durante el transporte de fotosintatos hacia los elementos del floema

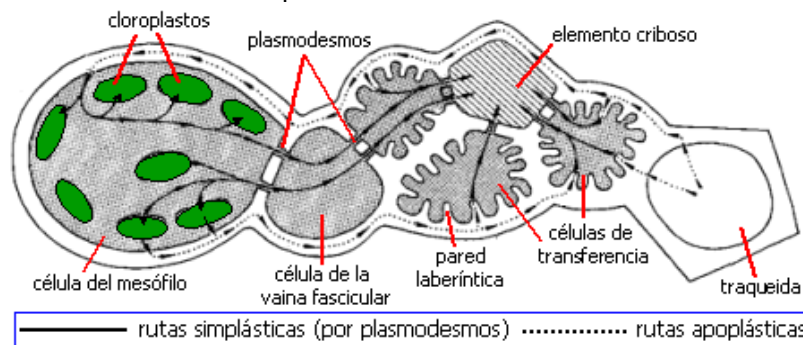


Imagen modificada de Esau 1977

Según Takhtajan (1991), existen dos tipos estructurales de venas menores:

1) Tipo abierto o leñoso, con numerosos plasmodesmos entre el mesófilo y el floema, o sea que el mecanismo de carga es el transporte simplástico.

2) Tipo cerrado o herbáceo, sin plasmodesmos entre mesófilo y floema, donde el mecanismo de carga es el transporte apoplástico. Las últimas incluyen tres variantes:

2a) con células intermediarias de superficie interna lisa;

2b) con células intermediarias de transferencia;

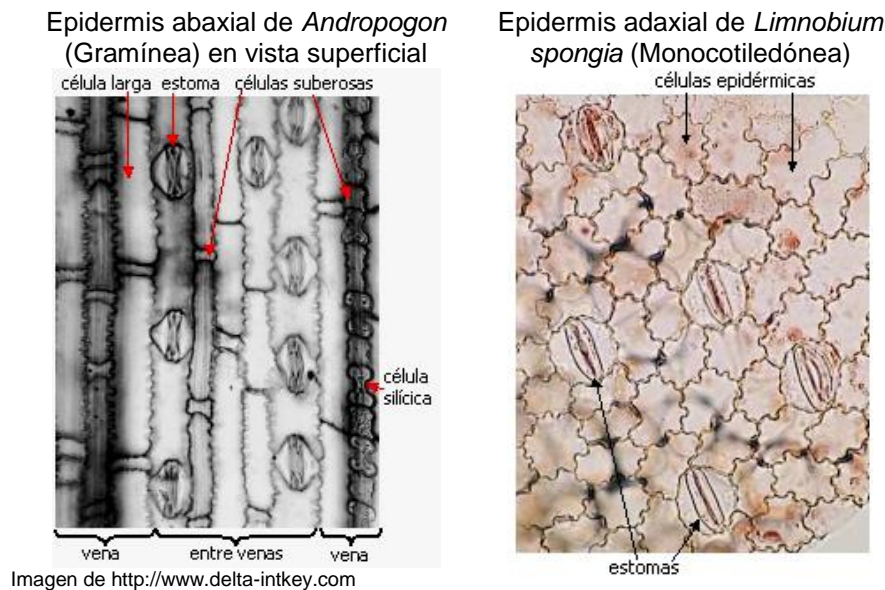
2c) con vaina fascicular (bundle sheath) conectada simplásticamente al mesófilo pero no al floema.

## 21.2. HOJAS DE MONOCOTILEDÓNEAS

### 1) SISTEMA DÉRMICO

En las hojas angostas y alargadas de Monocotiledóneas las células epidérmicas son generalmente alargadas en sentido paralelo al eje de la hoja y los estomas están ordenados en filas longitudinales en las zonas intercostales, es decir entre las venas. Ésto no es una regla general, las hojas de las Aráceas y Marantáceas presentan estomas dispersos, igual que las de la "cucharita de agua" (*Limnobium spongia*).

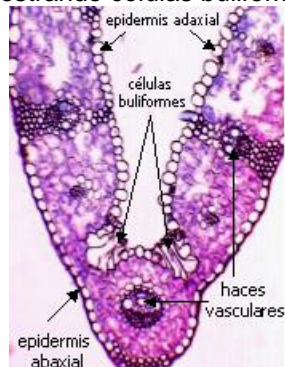
En las Gramíneas la epidermis comprende células largas, angostas, que a menudo tienen paredes anticlinales muy onduladas. En los estomas, las células oclusivas angostas están asociadas con células subsidiarias; pueden haber células silíceas (cuerpos en forma de cruz o de silla de montar), células suberosas y tricomas.



En las Gramíneas xerófitas con numerosos estomas en la cara adaxial, la epidermis adaxial presenta células buliformes o células motrices, que se diferencian de las demás por su forma y su mayor tamaño. Su función es la protección de las hojas contra la desecación, cuando el aire está seco, las hojas se pliegan protegiendo la cara adaxial y evitando la transpiración.

La planta de arroz (*Oryza sativa*) vive parcialmente sumergida, sin embargo sus hojas no se mojan, porque quedan capas de aire atrapadas entre la superficie hidrofóbica de la epidermis foliar hoja y el agua circundante. Los gases difunden desde la atmósfera a la parte sumergida de la planta a través de estas capas de aire atrapadas (Moore, Clark & Stern, 1995).

*Poa*, transcorte de hoja mostrando células buliformes



Hojas de arroz (*Oryza sativa*), con superficie hidrofóbica

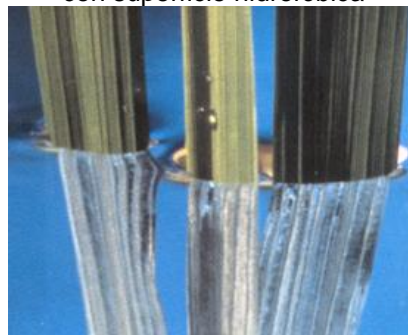


Foto de Moore, Clark & Stern 1995

## 2) SISTEMA FUNDAMENTAL O MESÓFILO

En corte transversal, la estructura de las hojas de monocotiledóneas es similar a la de las hojas de eudicotiledóneas. En *Heliconia* y *Musa sapientium*, con hojas horizontales, hay varias capas de empalizada y una amplia región de parénquima esponjoso con grandes lagunas. En *Lilium* y algunas otras especies se puede distinguir una capa de tejido en empalizada y el resto es parénquima lagunoso. En monocotiledóneas de hojas erguidas el mesófilo es generalmente homogéneo.

*Acoelorrhapha wrightii* (Palmae), transcorte de hoja con mesófilo homogéneo

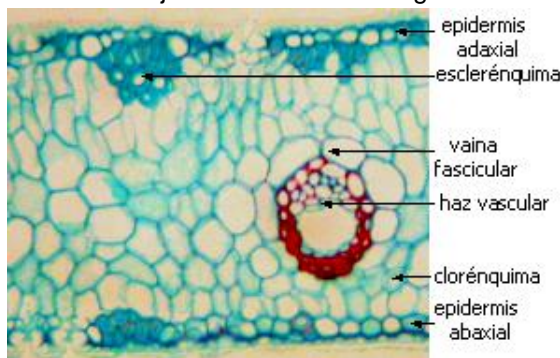
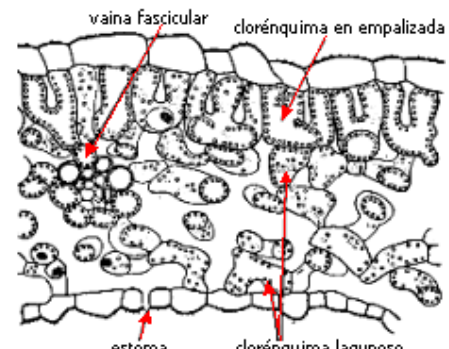


Foto de <http://www.virtualherbarium.org/palmresearch/>

*Lilium* (Liliaceae), transcorte de hoja



Dibujo de Esau 1972

En las hojas tubulares de *Allium* el tejido en empalizada aparece cerca de la epidermis alrededor de la circunferencia entera, y por debajo de ella hay parénquima esponjoso. En el centro de la hoja hay una gran cavidad. Las hojas ensiformes presentan mesófilo homogéneo o isobilateral.

*Allium* (cebolla), esquema de transcorte de hoja cilíndrica y detalle del corte

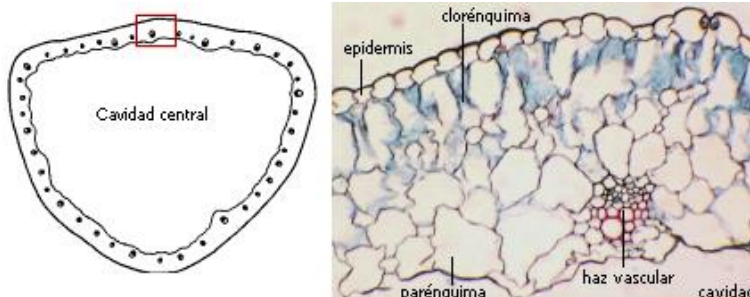
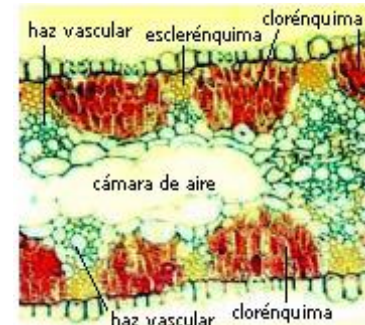


Foto de <http://botweb.uwsp.edu/Anatomy/>

*Typha* (totora), transcorte de hoja con mesófilo isobilateral



[www.botgard.ucla.edu/html/botany](http://www.botgard.ucla.edu/html/botany)

En algunas Gramíneas, especialmente Eragrostoideae y Panicoideae, el clorénquima es radial, es decir que sus células rodean los haces vasculares ordenados radialmente; pueden ser algo lobadas en Bambusoideae y en algunas especies son profundamente lobadas o ramificadas.

## 3) SISTEMA VASCULAR

El sistema vascular de las hojas de Monocotiledóneas está formado por venas paralelas que convergen en el ápice, ligadas entre sí por finas venas comisurales transversales, es decir que a nivel microscópico el sistema es también reticulado (cerrado).

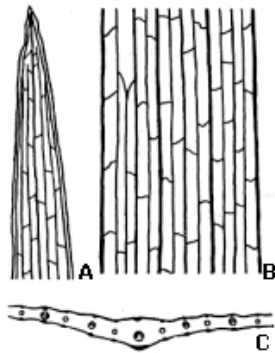
En las Gramineae el haz mediano puede ser más grande, o la parte mediana de la lámina está engrosada sobre el lado adaxial, por la presencia de parénquima incoloro masivo; en ese caso la costilla lleva numerosos haces vasculares (*Canna*).

Las hojas unifaciales ensiformes de *Iris* presentan los haces vasculares en parte en una fila, en parte en dos muy próximas, todos los haces se orientan con el xilema hacia adentro. Las hojas

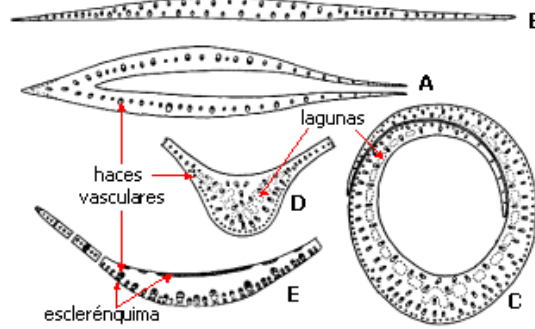


tubulares de *Allium* son una modificación de estas últimas, en la que todos los hacecillos se encuentran en un círculo, con el xilema hacia adentro.

*Avena*, venación foliar  
A, ápice foliar; B, venación paralela cerrada; C, transcorte



Venación foliar en hojas de Monocotiledóneas  
A-B, *Iris*, vaina y lámina ensiforme; C-D, *Canna*, vaina y vena media;  
E, *Zea mays* (Gramineae) vena media



Dibujos de Esau 1972

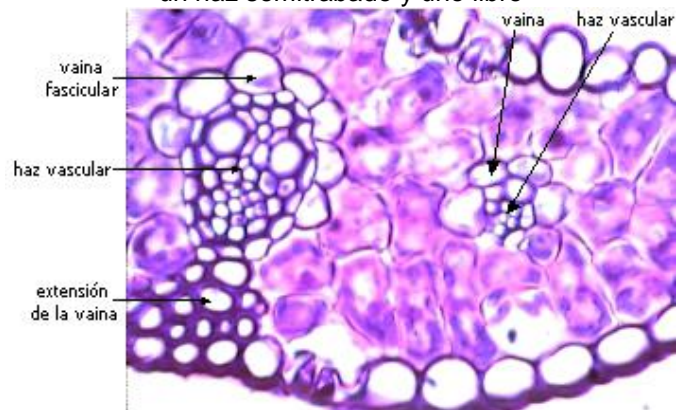
Cada hacecillo está rodeado por una vaina. En las gramíneas la vaina muestra variaciones que son significativas taxonómicamente y son indicadoras del tipo de fotosíntesis característico de las especies.

En muchas Gramineae se observan extensiones de la vaina: bandas de tejido que unen los hacecillos con una (hacecillo semitrabado) o ambas epidermis (hacecillo trabado). Las extensiones pueden estar constituidas solo por tejido parenquimático o por tejido esclerenquimático. Cuando no hay extensiones los hacecillos son libres.

Transcorte de hoja de *Ammophyla* (Gramínea) con haces trabados



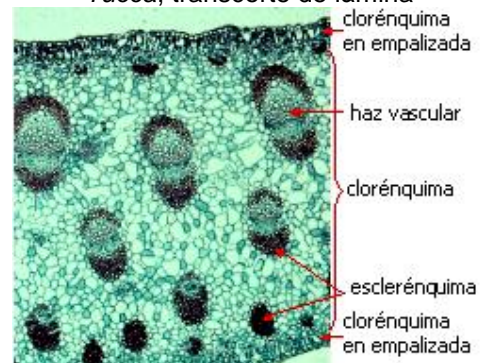
*Poa* (Gramínea), transcorte de hoja mostrando un haz semitrabado y uno libre



En muchas hojas de monocotiledóneas hay grandes cantidades de esclerénquima; este tejido constituye en algunas especies de *Agave*, *Yucca*, *Phormium*, *Sansevieria*, una importante fuente comercial de fibras duras.

Las fibras están asociadas con los haces vasculares o aparecen como cordones independientes en el mesófilo.

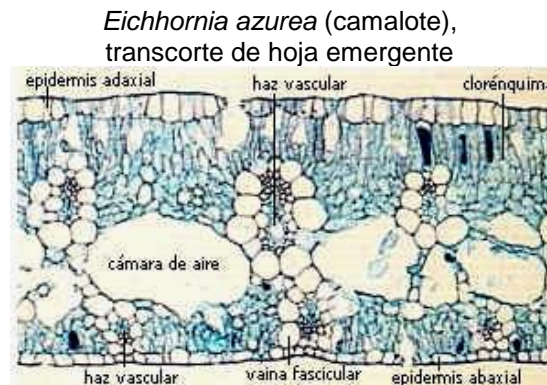
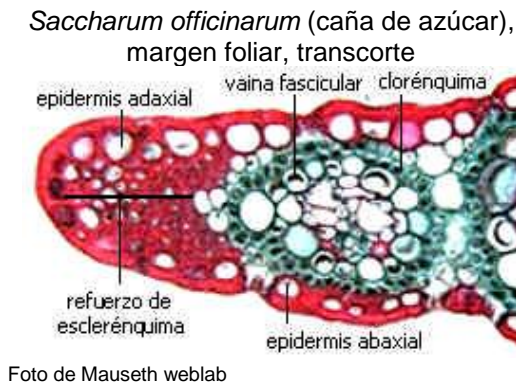
*Yucca*, transcorte de lámina



La lígula de las gramíneas es membranacea, y puede estar formada solamente por las dos capas epidérmicas. En algunas especies de *Poa* se observan lígulas con tejido vascular y parénquima clorofiliano asociado (Chaffey, 1984).

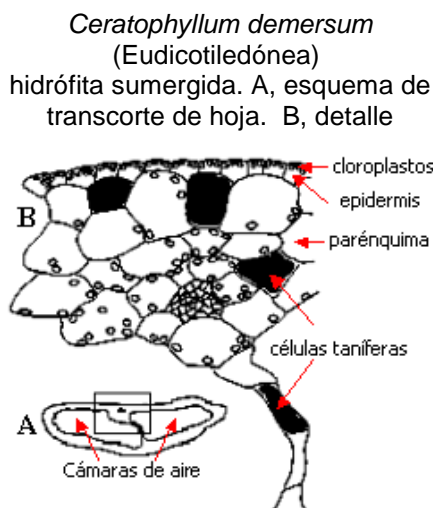
## MODIFICACIONES EN HOJAS DE ANGIOSPERMAS RELACIONADAS CON EL AMBIENTE

Muchas especies presentan sobre los márgenes refuerzos de esclerenquima bajo la epidermis que previenen las roturas por acción del viento (Mauseth, 1988).

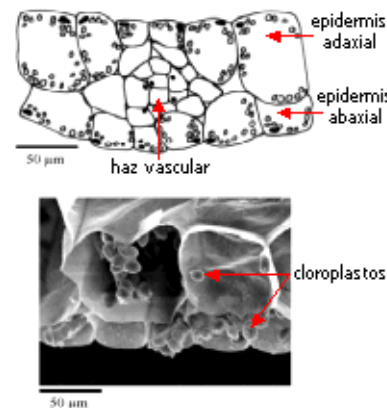


En las hidrófitas sumergidas el mesófilo está formado apenas por unas pocas capas de células.

En las hidrófitas de hojas flotantes o emergentes predomina el aerénquima, igual que en las plantas palustres.



Transcorte de hoja de *Egeria najas*, hidrófita con hojas sumergidas



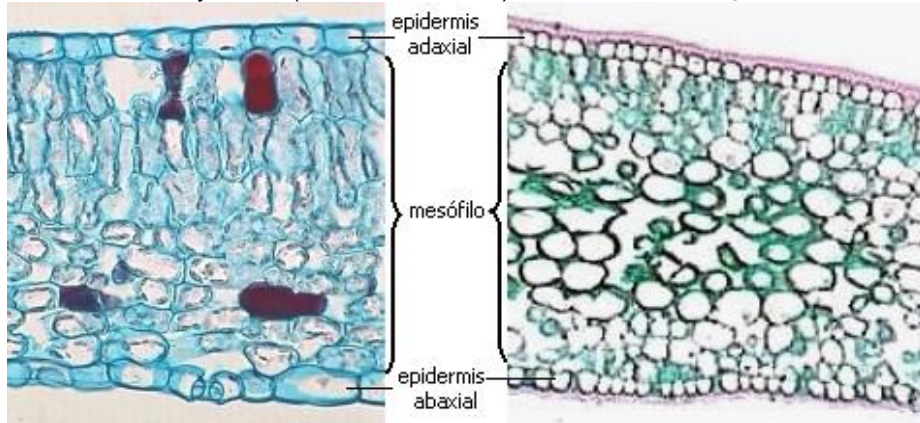
## VARIACIONES EN ANGIOSPERMAS RELACIONADAS CON EL TIPO DE FOTOSÍNTESIS

En las plantas de ciclo fotosintético  $C_3$  o de Calvin-Benson el primer producto de la fotosíntesis es tricarbonado. Estas especies ocupan con frecuencia hábitats sombreados, fríos o muy húmedos, donde la eficiencia del proceso fotosintético aumenta al disminuir la temperatura. La mayoría de las eudicotiledóneas, entre ellas muchas de interés económico como la soja, el algodón, la mandioca, el tabaco, tienen este ciclo fotosintético. La anatomía que describimos hasta ahora corresponde a este tipo de plantas.

Entre las Monocotiledóneas varias gramíneas como *Poa*, *Triticum* (trigo), *Avena*, *Hordeum* (cebada), *Bromus* (cebadilla), pertenecen al grupo  $C_3$ . Estos cereales están en las tribus Poideae y Festucoideae, en las cuales los haces vasculares presentan dos vainas, una interna o mestomática con paredes gruesas y lignificadas, con banda de Caspary, y otra externa constituida por células pobres en cloroplastos y con paredes delgadas; observando al microscopio con bajo aumento las células parecen claras en contraste llamativo con el mesófilo rico en cloroplastos.



Transcortes de hoja de *Hydrocotyle* (Eudicotiledónea) y *Clivia* (Monocotiledónea) con fotosíntesis C<sub>3</sub>

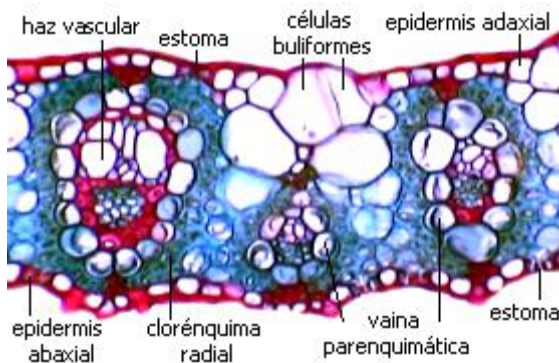


Otras plantas, de regiones tropicales, tienen ciclo fotosintético C<sub>4</sub> o de Hatch-Slack, en el cual el primer producto de la fotosíntesis es tetracarbonado. Ocupan hábitats soleados, calientes y áridos y tienen tasa fotosintética mayor que las plantas C<sub>3</sub>. Las plantas C<sub>4</sub> tienen el clorénquima foliar dispuesto radialmente alrededor de los haces vasculares; el conjunto de caracteres anatómicos y fisiológicos que poseen se designa como "estructura Kranz" (palabra alemana que significa "corona"). Los cloroplastos del parénquima clorofiliano tienen una estructura vesiculosa característica: retículo periférico, formada por invaginaciones de la membrana interna (este retículo también existe, menos desarrollado, en los cloroplastos de la vaina y en los de algunas plantas C<sub>3</sub>).

En las Panicoideae (*Zea mays*, *Saccharum officinarum*, *Paspalum*, *Cynodon dactylon*) la vaina es simple, formada solo por células parenquimáticas, con paredes más gruesas que las de las células del mesófilo y cloroplastos grandes que acumulan almidón y tienen grana poco desarrollados. Según Fahn (1990) los cloroplastos de la vaina de *Saccharum* no tienen grana.

En las Eragrostoideae hay dos vainas, una interna formada por células con paredes más o menos engrosadas, y una externa parenquimática, con paredes más gruesas que las células del mesófilo, con grandes campos de puntuaciones y numerosos plasmodesmos y cloroplastos grandes con grana, mayores que los de las células del mesófilo.

Transcortes de hoja de especies con fotosíntesis C<sub>4</sub> y estructura Kranz  
*Saccharum officinarum*, caña de azúcar



*Bouteloua* (Gramineae-Eragrostoideae)

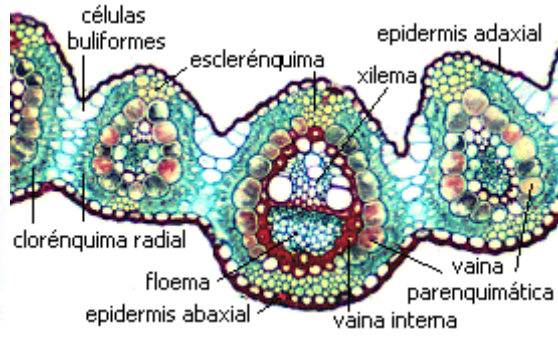
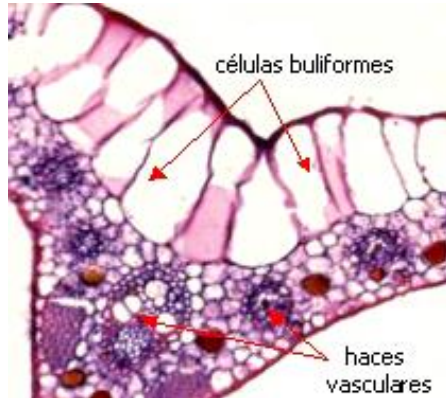


Foto de [www.uri.edu/artsci/bio/plant\\_anatomy/99.html](http://www.uri.edu/artsci/bio/plant_anatomy/99.html)

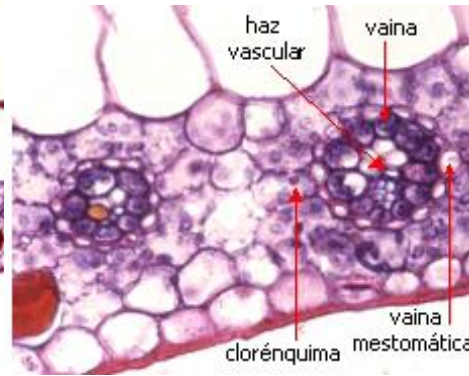
Las Cyperaceae tienen la vaina mestomática por fuera de la vaina Kranz (Lindorf, pag. 390). El metabolismo C<sub>4</sub> tiene un costo energético mayor, lo cual excluye a estas plantas de las regiones frías y de los lugares sombreados. El maíz, el sorgo, el pasto elefante, la caña de azúcar y muchas malezas muy agresivas de los géneros *Cyperus*, *Echinochloa* y *Rottboellia* pertenecen a este grupo.



*Cyperus*, transcorte de hoja



*Cyperus*, detalle: haces vasculares con vaina mestomática externa

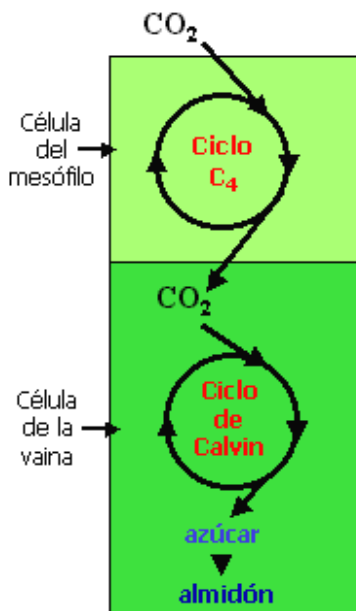


Fotos de <http://www.cars.desu.edu/faculty/rnaczi/SedgeSystematics.htm>

Las células del mesófilo fijan el  $\text{CO}_2$  (anhídrido carbónico) atmosférico en un compuesto que pasa a las células de la vaina, donde los cloroplastos realizan la segunda parte del proceso fotosintético. Hay una separación espacial de los dos procesos.

Las células del mesófilo fijan el  $\text{CO}_2$  atmosférico en un compuesto tetracarbonado: oxalacetato, que se convierte en aspartato o malato según las especies; éste pasa a las células de la vaina, donde se descompone en piruvato (tricarbonado) y  $\text{CO}_2$ . El compuesto tricarbonado vuelve al mesófilo, donde recomienza el ciclo, y el  $\text{CO}_2$ , que se acumula en alta concentración en el citoplasma, es procesado por los cloroplastos de la vaina a través del ciclo de Calvin.

Esquema de la separación espacial de los procesos de la fotosíntesis  $\text{C}_4$



Fotosíntesis  $\text{C}_4$  en *Zea mays*, maíz  
Observe la diferencia entre los cloroplastos del mesófilo y de la vaina

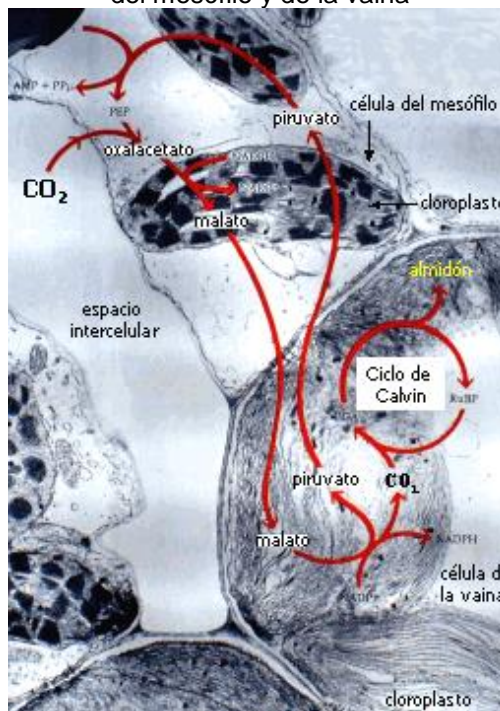
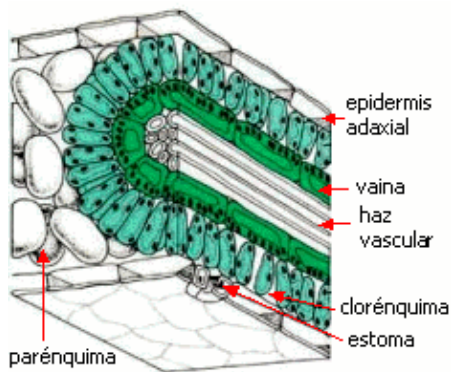


Foto de Raven 2003

Disposición del clorénquima en hojas de Eudicotiledóneas con fotosíntesis C<sub>4</sub>



Entre las eudicotiledóneas, las familias Amaranthaceae, Aizoaceae, Compositae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Nyctaginaceae, Portulacaceae, Zygophyllaceae tienen especies que poseen anatomía Kranz; todas estas especies presentan fotosíntesis C<sub>4</sub>.

Sin embargo, se han encontrado especies de Chenopodiaceae con fotosíntesis C<sub>4</sub> y sin anatomía Kranz, como *Borszczowia aralocaspica* y *Bienertia cycloptera* (Voznesenskaya et al. 2001 y 2002).

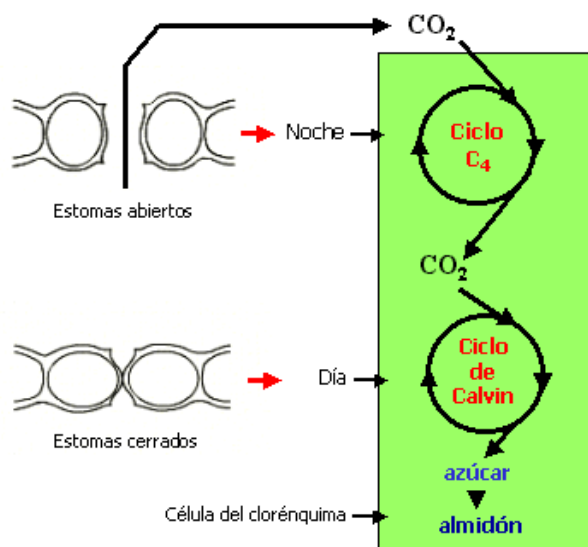
Las plantas CAM (Crassulacean Acid Metabolism: metabolismo ácido de las Crasuláceas) tienen fijación nocturna de anhídrido carbónico (CO<sub>2</sub>) atmosférico porque los estomas están cerrados durante el día y sólo se abren durante la noche. Este tipo de metabolismo se presenta en especies de Crassulaceae pero también en especies de Agavaceae, Aizoaceae, Asclepiadaceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Compositae, Cucurbitaceae, Euphorbiaceae, Geraniaceae, Labiatae, Liliaceae, Orchidaceae, Oxalidaceae, Piperaceae, Portulacaceae y Vitaceae, también en la Gimnosperma *Welwitschia* y en las Pteridofitas en *Isoetes* y algunas Polypodiaceae.

Generalmente las plantas CAM son plantas suculentas, con relación área/volumen baja en comparación con las plantas C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>. Las vacuolas tienen volumen considerable, allí se acumulan los ácidos orgánicos (especialmente el ácido málico) en los que se fija el CO<sub>2</sub> atmosférico durante la noche, cuando se abren los estomas porque baja la temperatura y no hay insolación. Durante el día sus estomas se cierran para evitar la pérdida de agua por transpiración, y se realiza la segunda parte del proceso (el ácido málico se descarboxila liberando al citoplasma el CO<sub>2</sub>; éste es captado por los cloroplastos que realizan el proceso fotosintético a través del ciclo de Calvin). Las dos partes del proceso ocurren en la misma célula, pero con separación temporal, la fijación inicial del CO<sub>2</sub> es nocturna, mientras la fotosíntesis es diurna.

Transcorte de hoja de *Echeveria* (Crassulaceae)



Esquema de la separación temporal de los procesos de la fotosíntesis en las plantas CAM



Este tipo de metabolismo es ventajoso en hábitats áridos, con condiciones hídricas desfavorables, en climas muy cálidos. Asegura la supervivencia de las plantas, pero no un gran crecimiento del cuerpo vegetativo (Mauser, 1991). Este mecanismo fotosintético se encuentra también en numerosas plantas epífitas.

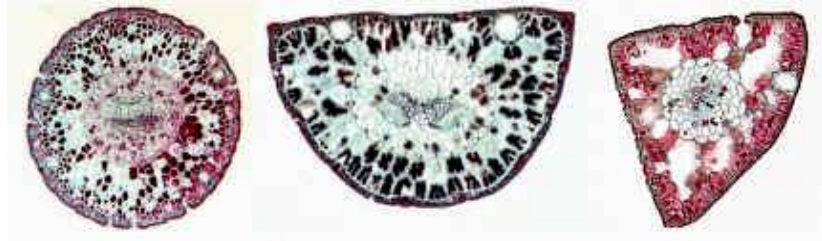


### 21.3. Hojas de Gimnospermas

Las especies de algunos géneros como *Abies*, *Larix* y *Pinus* presentan hojas aciculares.

En *Pinus* varía la forma del corte transversal, de suborbicular a triangular, según sea el número de hojas que presenta cada especie en los braquiblastos.

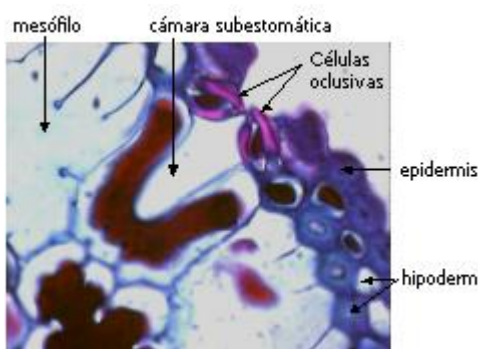
Transcortes de hoja de distintas especies de *Pinus*



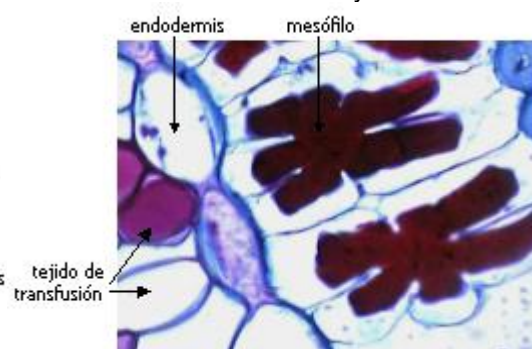
La epidermis está formada por células con paredes gruesas, fuertemente cutinizadas, a veces los lúmenes están completamente obliterados. Por debajo de la misma hay una capa, la **hipodermis**, con células de paredes gruesas y lignificadas.

Los estomas están distribuidos siguiendo líneas paralelas al eje de la hoja. La hipodermis se interrumpe a la altura de los estomas, de manera que en corte, éstos se muestran profundamente hundidos, las células oclusivas, situadas más profundamente que las células epidérmicas, están en contacto con las del mesófilo.

*Pinus*: estoma en transcorte

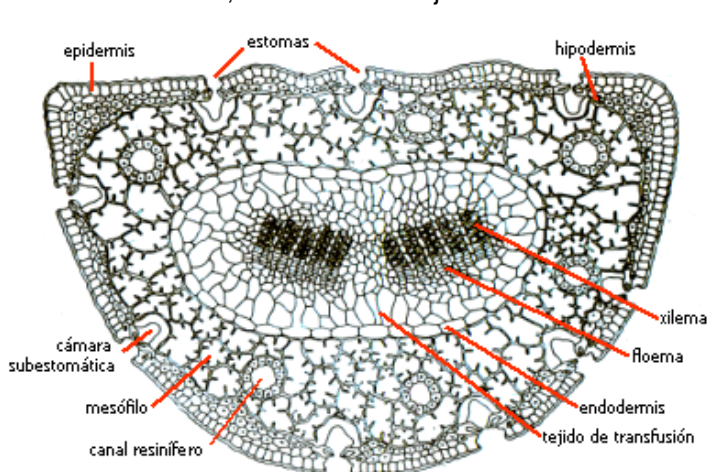


Detalle de la endodermis y el mesófilo

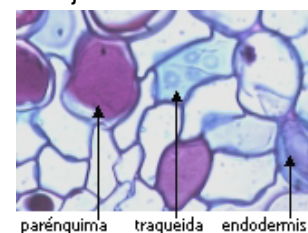


El mesófilo está formado por parénquima clorofiliano homogéneo. Las células tienen en corte un aspecto singular debido a la presencia de crestas internas formadas por las paredes. Se observan 2 a 6 canales resiníferos esquizógenos situados en el mesófilo.

*Pinus*, transcorte de hoja acicular



Tejido de transfusión



Endodermis temprana



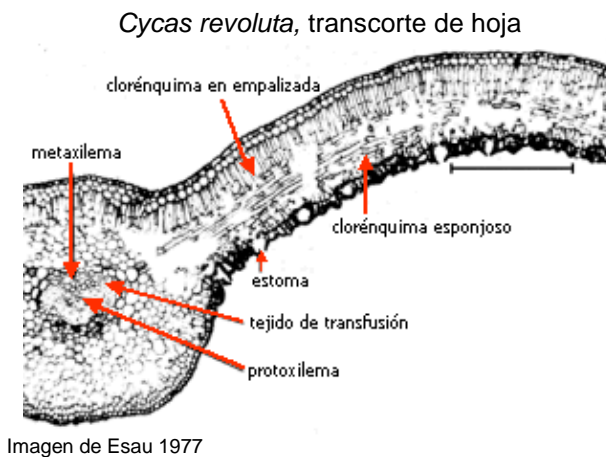
Imagen de Mauseth weblab

En las hojas aciculares de *Pinus* el tejido vascular está representado por dos haces con xilema hacia la cara adaxial y floema hacia abajo. Los haces están rodeados por un tejido particular, el

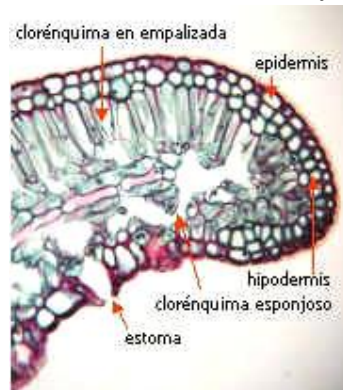


**tejido de transfusión**, típico de Gimnospermas, que comprende dos clases de células: las parenquimáticas, vivas, con paredes celulósicas, y las traqueidas de transfusión, muertas, con paredes lignificadas con puntuaciones areoladas. Este tejido puede observarse en la mayor parte de las gimnospermas, varía en cantidad y disposición.

El tejido de transfusión está separado del parénquima clorofiliano por una capa de células con paredes muy gruesas: **endodermis** o vaina protectora. En estados tempranos presenta banda de Caspary, y a la madurez tiene paredes secundarias lignificadas con la suberina confinada a las paredes anticlinales. La endodermis está presente en Pinaceae, *Ginkgo* y *Cycas*. En *Sequoia sempervirens*, *Metasequoia glyptostroboides* y *Araucaria excelsa* los haces vasculares están rodeados sólo por una vaina parenquimática.



Detalle del borde de la hoja



En algunas especies de *Abies*, *Sequoia*, *Cycas* y *Ginkgo*, con limbo laminar, el mesófilo está diferenciado en parénquima en empalizada y lagunoso. En *Araucaria* y *Podocarpus* el mesófilo es isobilateral, hay parénquima en empalizada a ambos lados. En *Araucaria* la hipodermis es esclerosada de hasta 5 capas de espesor; está ausente en *Taxus*, *Torreya* y *Ginkgo*. Los canales resiníferos muestran disposición y número variables, entre los géneros uninervados sólo *Taxus* carece de ellos.

## 21.4. Hojas de Pteridófitas

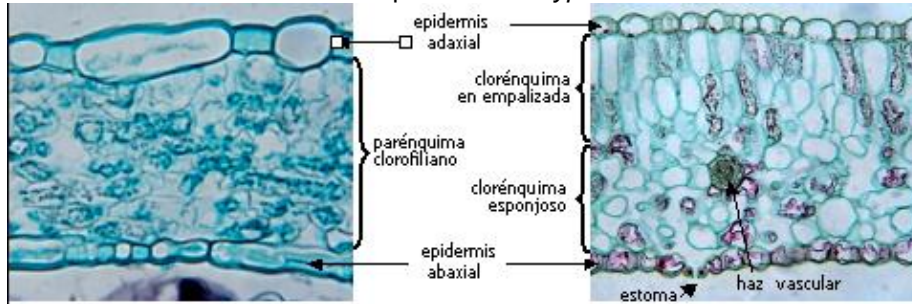
La estructura anatómica de las hojas de las Pteridófitas es muy similar a la de las Eudicotiledóneas.

Las células epidérmicas propiamente dichas frecuentemente poseen cloroplastos, y los estomas están ubicados en la epidermis abaxial.

El mesófilo generalmente es homogéneo, formado por parénquima clorofiliano indiferenciado. Algunas especies, tanto especies con microfílos como especies con megafílos, presentan mesófilo heterogéneo, dorsiventral, constituido por parénquima clorofiliano en empalizada y parénquima clorofiliano lagunoso.

Las hojas de los helechos presentan numerosos haces vasculares que pueden estar anastomosados o no, determinando que la venación sea cerrada o abierta.

Mesófilo homogéneo y heterogéneo en transcorte de hoja de dos especies de *Polypodium*



Algunas especies de *Isoetes* de los Andes Peruanos no presentan estomas, obtienen CO<sub>2</sub> para la fotosíntesis del sustrato cenagoso donde viven.

## ORIGEN DE LAS HOJAS (ONTOGENIA)

Las hojas se originan en los meristemas apicales de tallo. Su formación está estrechamente asociada a la construcción del tallo. El desarrollo de la hoja está ligado inicialmente a la aparición de los primordios foliares en el ápice, luego depende de factores ambientales (Hay & Kemp 1990). Durante la formación de una hoja se distinguen 2 etapas:

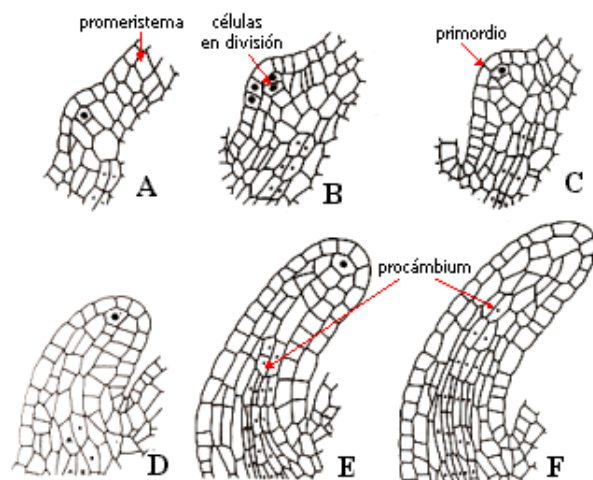
### 1) FORMACIÓN DE UN PRIMORDIO FOLIAR

Cada primordio comienza en la periferia del meristema, por la ocurrencia de numerosas mitosis en una porción bien localizada, en las 2-3 capas celulares más externas.

Esta actividad mitótica hace salir a la superficie, inmediatamente por debajo del promeristema, una protuberancia, una masa homogénea de células meristemáticas: el primordio foliar.

El primordio se alarga por la formación de nuevas células. Pronto comienza la diferenciación de una futura vena: se diferencia un haz de procambium en el seno de las células meristemáticas.

Formación de un primordio foliar en lino, *Linum usitatissimum* (cortes longitudinales)



Dibujos de Girolami 1954

### 2) FORMACIÓN DE LAS DIFERENTES PARTES DE LA HOJA

Las modalidades de este desarrollo varían e un tipo morfológico a otro.

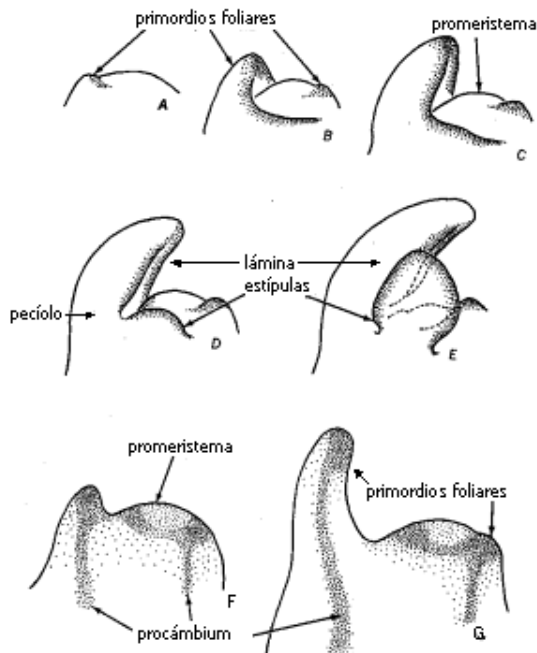
**Hojas sin vaina foliar.** Primero se forma el eje foliar (pecíolo y vena media) por alargamiento vertical; la joven hoja tiene ahora la forma de una lengüeta o clavija angosta. En Eudicotiledóneas la actividad meristemática se localiza en el ápice del primordio, y en las Monocotiledóneas y Gimnospermas, en su base.

A medida que ocurre el alargamiento vertical, comienza la formación de la lámina en la parte superior de la lengüeta, por expansión lateral. Si la hoja es peciolada la parte basal permanece angosta para constituir el peciolo.

**Hojas de limbo simple.** La parte superior de la lengüeta se agranda formando una costilla media y 2 paneles de lámina por la actividad de un meristema apical en el extremo y dos meristemas marginales situados sobre ambos bordes de la lengüeta. La función del meristema marginal es el establecimiento de la estratificación característica en la lámina foliar.

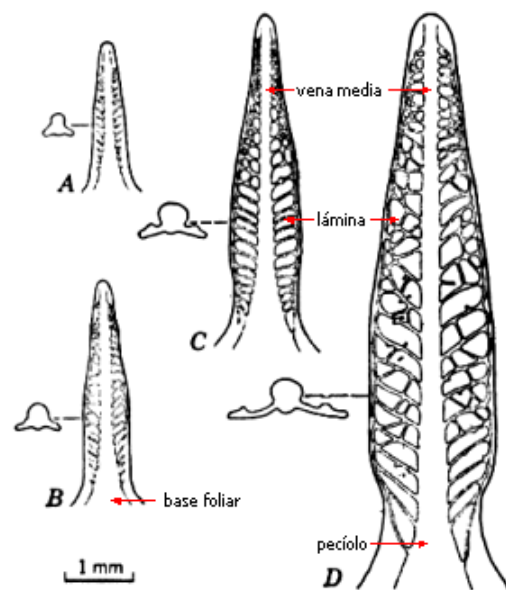
Ontogenia de hoja en *Oenothera biennis* (Eudicotiledónea). A-E, esquemas tridimensionales; F-G, esquemas en corte longitudinal.

La actividad meristemática se indica con el punteado denso



Esquemas de Esau 1977

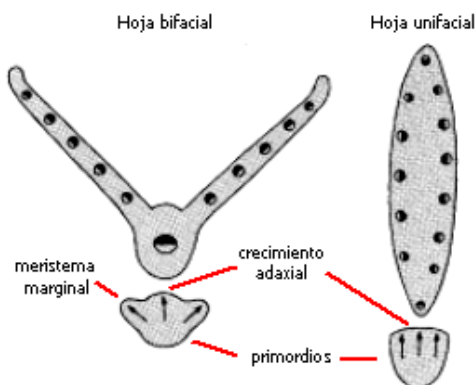
Desarrollo de la lámina foliar en *Nicotiana tabacum* (Eudicotiledónea), esquemas en vista general y transcurso



Modificado de Esau 1972

La formación de una lámina acicular, como la de las hojas de *Pinus* se produce por la falta de crecimiento marginal. En las hojas ensiformes de Monocotiledóneas (hojas unifaciales aplanadas radialmente), se suprime la actividad de los meristemas marginales, en cambio se acentúa la actividad meristemática adaxial que lleva a cabo la extensión radial de la hoja

Diagramas comparativos del desarrollo de una hoja bifacial y una unifacial en transcurso.



Dibujos de Esau 1977

*Hordeum* (Monocotiledónea), primordio foliar de hoja envainadora, foto MEB

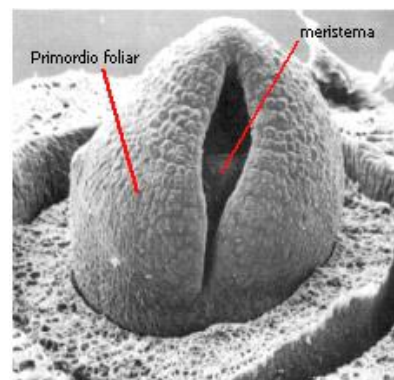


Foto de Raven 2003



**Hojas con vaina foliar.** Este caso es característico de las Monocotiledóneas. La formación de la hoja comienza con la aparición del primordio foliar. Muy precozmente, la base del primordio se ensancha rodeando el punto vegetativo. Este rodete anular así formado es el esbozo de la vaina foliar, que se agranda muy rápidamente, antes de que el limbo tenga un desarrollo apreciable. Cuando la vaina es cerrada se forma un anillo completo; si es abierta, los bordes pronto se superponen.

En las Pteridofitas el crecimiento apical persiste mucho tiempo, a veces es ilimitado y puede continuar durante años.

### Ontogenia de la lámina

Las relaciones ontogenéticas entre las células submarginales y las capas de células en la lámina pueden ser muy variables.

El número de capas del mesófilo es constante (meristema en placa) y el aumento de tamaño de la hoja se produce por divisiones intercalares anticlinales que se distribuyen al azar. La formación de espacios intercelulares en el parénquima esponjoso precede a la del tejido en empalizada; los estomas se diferencian en concomitancia. Los tejidos foliares se diferencian y maduran en dirección basípeta, y esto es especialmente conspicuo en monocotiledóneas.

En el interior de la lámina comienza a diferenciarse el procambium donde estarán las venas, en sentido acrópeto en la vena media, y desde allí hacia los márgenes en las venas secundarias. En el procambium ocurren divisiones oblicuas y periclinales además de anticlinales. La formación de los últimos haces vasculares ocurre durante la totalidad del crecimiento intercalar.

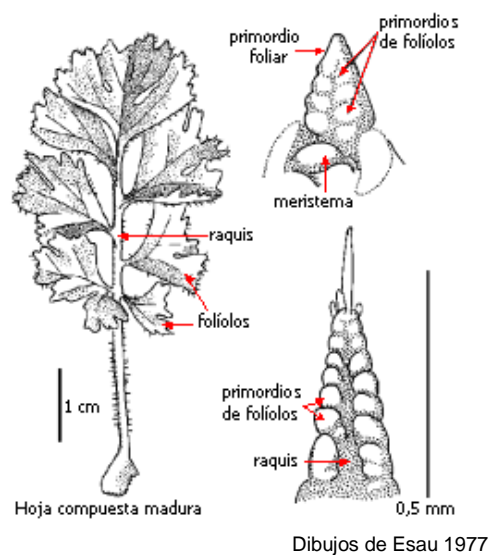
### Hojas con lámina compuesta

En hojas palmaticompuestas los futuros folíolos se diferencian en sentido basípeto. En hojas pinnaticompuestas se diferencian en sentido acrópeto: a lo largo del eje foliar (futuro raquis) se diferencian 2 filas de primordios de folíolos.

Cada primordio foliolar es una masa de células meristemáticas que se comportará de manera similar a la descrita para un primordio de hoja simple. Si la lámina fuera bipinnada, se repite el proceso descrito.

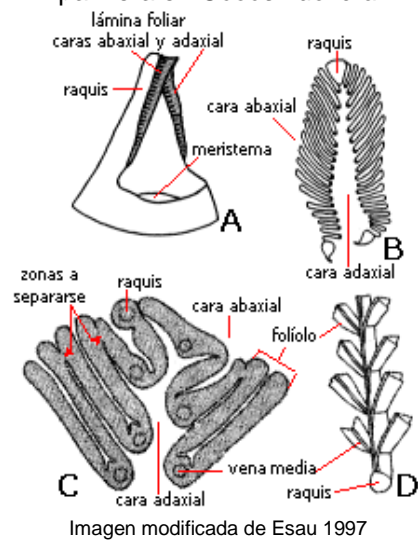
En *Guarea* (Meliaceae) el meristema apical permanece activo durante dos años, formando nuevos folíolos.

Ontogenia de hoja pinnaticompuesta en *Pelargonium alternans*

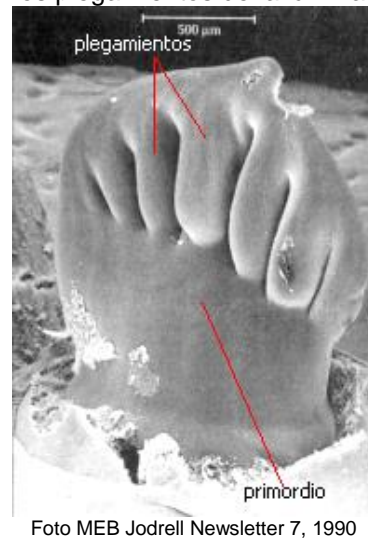


Las hojas pinnadas de las palmeras se inician como hojas simples: en el primordio la lámina foliar se desarrolla sobre el raquis como dos paneles marginales, al principio lisos (Fig. A). Pronto desarrollan plegamientos, que aparecen como una serie de dobleces en zig-zag (Fig. B). En cada pliegue adaxial se desarrolla el tejido vascular, formándose la vena media de cada folíolo (Fig. C); los pliegues abaxiales se separan, y al madurar la hoja el alargamiento del raquis separa los folíolos entre sí (Fig. D).

### Ontogenia de una hoja pinnada de palmera en *Cocos nucifera*



### Primordio mostrando el inicio de los plegamientos de la lámina



## ABSCION

En las plantas anuales la mayor parte de las hojas mueren al mismo tiempo que el resto del cuerpo vegetal. Algunas de ellas pueden morir precozmente.

En las plantas leñosas, la defoliación es un fenómeno periódico, muy complejo, que se produce, en la mayoría de las especies por un mecanismo de abscisión. Siguiendo el ritmo y modo de defoliación, se pueden distinguir los siguientes tipos:

**1) plantas con defoliación anual:** las hojas viven solo algunos meses, generalmente desde primavera a otoño. Entre ellas se reconocen:

**1a) plantas con hojas marcescentes:** las hojas amarillean, y mueren sin separarse del tallo, donde pueden quedar por mucho tiempo (numerosas especies de encinos). Su caída es pasiva, generalmente arrastradas por el viento.

**1b) plantas con hojas caducas:** la defoliación es un fenómeno activo, ocurre a través de tejidos especializados que forman la zona de abscisión. La caída de las hojas es precedida de una migración de sustancias hacia el tallo. Las hojas amarillean y a veces enrojecen por la acumulación de antocianinas. Se separan del tallo todavía vivas, mueren después de caer.

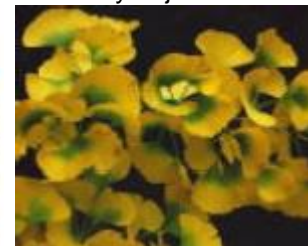
**2) plantas con follaje persistente:** los pinos tienen hojas que viven varios años, 2-5, son siempreverdes y sus hojas se renuevan parcialmente cada año. La caída de las hojas en este caso se debe también a la presencia de una zona de abscisión.

La abscisión es una adaptación que sirve para eliminar hojas seniles, frutos maduros y flores que no cuajaron. La regulación de la abscisión se está volviendo indispensable en conexión con la creciente mecanización de la agricultura, en prácticas tales como defoliación controlada, raleo de frutos y ajuste del momento de la caída de los frutos.

*Quercus*, encina, árbol y hojas marcescentes



*Ginkgo biloba*, árbol otoñal y hojas caducas



## Mecanismo de abscisión

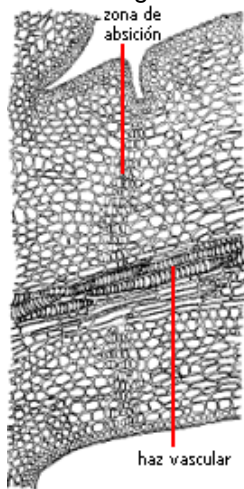
La caída de las hojas antes de su muerte es debida a la intervención de tejidos especializados que constituyen una **zona de abscisión** localizada en la base de la hoja, a menudo visible exteriormente como una constricción anular.

Esta zona aparece en forma de un disco de pequeñas células de paredes delgadas, regularmente alineadas y sin ningún tejido de sostén. A este nivel los únicos elementos diferenciados son los vasculares.

La zona de abscisión se diferencia después en dos capas superpuestas: una **capa de abscisión** o separación hacia la hoja y una **capa protectora** suberosa hacia el tallo.

En la capa de abscisión o separación las laminillas medias y a menudo las paredes primarias de las células se gelifican, de manera que las células ya no están soldadas entre sí y se separan. La hoja queda sostenida solamente por los haces vasculares, donde los vasos son obstruidos por tálides, y entonces cae, ya sea por su propio peso o por la acción del viento.

*Prunus*, base foliar en corte longitudinal



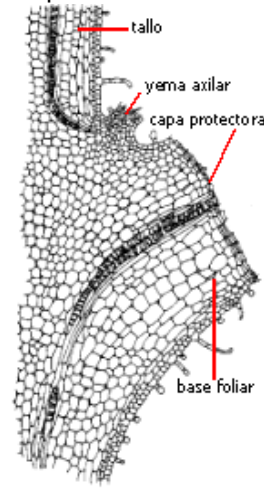
Dibujo de Fahn 1990

Capas de la zona de abscisión



Foto de Moore 1995

*Coleus*, base foliar después de la abscisión



Dibujo de Fahn 1990

En la capa protectora suberosa las paredes celulares se impregnan de suberina y forman un súber cicatricial que protege la cicatriz dejada sobre el tallo por la caída de las hojas. El súber cicatricial puede formarse antes de la caída de las hojas (*Magnolia*) o inmediatamente después (*Ficus*, *Olea*). En las especies leñosas la capa protectora tarde o temprano es reemplazada por la peridermis que se desarrolla debajo de la capa protectora en continuidad con la peridermis de otras partes del tallo.

Las auxinas son agentes inhibidores de la abscisión foliar, mientras el etileno es un agente inductor, que se utiliza como defoliante en la cosecha mecánica de algunos cultivos.

## Glosario

**Abscisión:** separación, cuando se descompone el estrato celular que produce la separación de un órgano, tal como flor, hoja o fruto.

**Anfistomático:** Dícese de las hojas que presentan estomas en ambas caras de la lámina, o sea tanto en la adaxial como en la abaxial.



- Apoplasto:** Conjunto de paredes celulares, lúmenes de las células muertas y espacios intercelulares que rodean al simplasto y forman un continuo. El movimiento de sustancias en él se conoce como transporte apoplástico.
- Aréola:** Dícese del pequeño espacio limitado por haces vasculares anastomosados en la lámina foliar.
- Banda de Caspary:** Estructura de la pared primaria de ciertas células que contienen lignina y suberina.
- Dorsiventral:** Que sólo tiene un plano de simetría. Dícese del tipo de estructura del mesófilo en el que el parénquima en empalizada se encuentra hacia la cara adaxial y el parénquima lagunoso hacia la cara abaxial.
- Epistomático:** Situado por encima del estoma. Dícese de las hojas que presentan estomas sólo en la epidermis adaxial.
- Hipodermis:** Estrato celular de número variable que se ubica inmediatamente por debajo de la epidermis, reforzando su acción.
- Hipostomático:** Situado por debajo del estoma. Dícese de las hojas que presentan estomas sólo en la epidermis abaxial.
- Isobilateral:** Dícese del tipo de estructura del mesófilo en el que el tejido en empalizada se observa sobre las dos caras del limbo foliar, y el parénquima lagunoso queda en el medio.
- Mesófilo:** Tejido fundamental (parénquima) de una hoja, situado entre las capas de la epidermis y entre los nervios de la misma.
- Nástico/a:** Propio de las nastias, o relativo a ellas - *Nastia*: Toda encorvadura y, en consecuencia, todo movimiento debido a ella, provocada por un estímulo externo de carácter difuso.
- Parénquima clorofiliano en empalizada:** Situado hacia la cara superior de la hoja formado por células cilíndricas, alargadas, que logran así más superficie y menor volumen, muy ricas en cloroplastos, con espacios intercelulares pequeños.
- Parénquima clorofiliano lagunoso o esponjoso:** Situado hacia la cara inferior de la hoja, formado de células cortas, redondeadas o variadamente lobuladas, menos ricas en cloroplastos y dejando espacios intercelulares grandes, llamados lagunas, por donde circula el aire necesario para el intercambio gaseoso y la respiración.
- Pecíolo:** extensión generalmente rolliza y zigomorfa que une la lámina de la hoja a la base foliar o al tallo.
- Pérula:** Dícese del conjunto de catafilos que constituyen la envoltura de las yemas en estado de vida latente, llamadas cerradas, escamosas o aperuladas.
- Pulvino (Pulvinulo):** Base foliar engrosada en forma de cojinete, con tejido parenquimático, que por variaciones de turgencia de sus células puede provocar en las hojas movimientos násticos.
- Vaina fascicular:** Conjunto de células generalmente un poco prolongadas que, a manera de vaina o estuche, envuelve a ciertos tejidos o conjunto de tejidos diversos.
- Venación (Nervadura):** Manera en que se disponen los haces vasculares o venas.
- Simplasto:** Conjunto de protoplastos de las células vivas, unido por medio de plasmodesmos, que forman un continuo. El movimiento de sustancias a través de los plasmodesmos se denomina transporte simplástico.
-

## Bibliografía

- Camefort, M.** 1972. Morphologie des Végétaux Vasculaires. 2<sup>da</sup> ed. Doin, Éditeurs.
- Chaffey N.J.** 1984. Epidermal structure in the ligules of four species of the genus *Poa* (Poaceae). Bot. J. Linnean Soc. 89: 341-354.
- Curtis J.D., Lersten N.R. & Nowak M.D.** Photographic Atlas of Plant Anatomy.  
<http://botweb.uwsp.edu/Anatomy/>
- Dal Molín P. & Gonzalez A.M.** 2005. Anatomía foliar de algunas especies arbóreas del Parque Chaqueño. Rojasiana 7(1): 151-161
- Esau, K.** 1977. Anatomy of Seed Plants. 2nd. Ed. John Wiley and Sons. New York.
- Fahn A.** 1990. Plant Anatomy. 4th Ed. Pergamon Press.
- Girolami G.** 1954. Leaf histogenesis in *Linum usitatissimum*. Amer.J.Bot. 41: 264-273.
- Gonzalez A.M.** 2002. Anatomía del vástago en especies selectas de plantas hidrófitas. En Arbo M.M. & Tressens S.G., Flora del Iberá. EUDENE, Corrientes.
- Hagerup O.** 1953. The morphology and systematics of the leaves in Ericales. Phytomorphology 3: 359-464.
- Hay R.H. & Kemp D.R.** 1990. Primordium initiation at the stem apex as the primary event controlling plant development: preliminary evidence from wheat for regulation of leaf development. Pl. Cell & Environ. 13: 1005-1008.
- Hickey L.** 1979. Revised classification of the architecture of Dicotyledonous leaves. En Metcalfe & Chalk, Anatomy of the Dicotyledons 1: 25-39.
- Ingrouille, M.** 1992. Diversity and evolution of land plants. Chapman & Hall, London. 340 pags.
- Lee S.H. et al.** 1977. Comparative studies on chloroplast development and photosynthetic activities in C3- and C4-plants. 1. Studies on ultrastructure of developing chloroplasts within vascular bundle sheaths and mesophyll cells of barley and maize leaves. J.Fac.Agr.Kyushu Univ. 22: 65-74.
- Lersten N.R. & Brubaker C.L.** 1989. Paraveinal mesophyll and its relationship to vein endings in *Solidago canadensis* (Asteraceae). Can.J.Bot. 67: 1429-1433
- Lersten N.R. & Curtis J.D.** 1993. Paraveinal mesophyll in *Calliandra tweedii* and *C. emarginata* (Leguminosae, Mimosoideae). Amer.J.Bot. 80: 561-568
- Lindorf H., L.de Parisca & Rodriguez P.** 1991. Botanica. Clasificación - Estructura - Reproducción. Univ. Central Venezuela. Ediciones de la Biblioteca, Caracas. 584 pags.
- Mauseth, J.** 1988. Plant Anatomy. Benjamin/Cummings  
<http://www.esb.utexas.edu/mauseth/web/lab.htm>
- Mauseth, J.** 1991. Botany. An introduction to plant biology. Saunders College Publishing. Philadelphia.
- Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern.** 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.
- Raven, Evert & Eichhorn.** 2003. Biology of Plants. 6th. ed. W.H. Freeman and Company. New York.
- Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E. & Stocking C.R.** 1979. Botany. A brief introduction to plant biology. John Wiley & Sons. New York.
- Russin W.A. & Evert R.F.** 1984. Studies on the leaf of *Populus deltoides* (Salicaceae). Morphology and anatomy. Amer.J.Bot. 71(10): 1398-1415.
- Takhtakan A.** 1991. Evolutionary trends in flowering plants. Columbia Univ. Press. New York. 241 pags.

- Voznesenskaya, E. V., Franceschi, V. R., Kiirats, O., Freitag, H., and Edwards, G. E.** 2001. Kranz anatomy is not essential for terrestrial C<sub>4</sub> plant photosynthesis. *Nature* 414: 543-546.
- Voznesenskaya, E. V., Franceschi, V. R., Kiirats, O., Artyusheva, E. G., Freitag, H., and Edwards, G. E.** 2002. Proof of C<sub>4</sub> photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae). *Plant Journal*. 31: 649-662.