

## CAPÍTULO 9

**Anatomía del vástago en especies selectas de plantas hidrófilas**

Ana M. Gonzalez

Las plantas terrestres evolucionaron a partir de organismos acuáticos fotosintetizadores (algas verdes) debiendo alcanzar una serie de características para vivir en tierra firme (Raven, 1992). En este estudio se ha analizado el grupo de plantas que “decidió” regresar al medio original: el ambiente acuático. Al retornar al agua, estas plantas han tenido que desarrollar adaptaciones para adecuarse a las condiciones limitantes del medio ambiente, las cuales varían desde muy leves en los órganos emergentes a extremas en los órganos sumergidos.

El estudio detallado de las células y tejidos permite un mejor entendimiento de las adaptaciones de la planta a una función en especial y por ende de los diversos órganos al ambiente en el que se desarrollan.

Este capítulo intenta ofrecer una visión del mundo microscópico de las plantas hidrófilas. El objetivo es analizar y mostrar la anatomía del vástago de algunas especies hidrófilas que crecen en el macrosistema Iberá. El propósito no es brindar un extensivo detalle de la anatomía de estas plantas, sino introducir al lector en el tema y, mediante el uso de la tecnología de observación microscópica, maravillarlo ante la belleza que está oculta a nuestros ojos.

**Material y Métodos**

Para este trabajo se seleccionaron 28 especies de plantas acuáticas y palustres. Se utilizó material fresco o fijado en FAA (formol-alcohol 70% - ácido acético). Los números de cada especie se corresponden con los de las respectivas claves de identificación.

1.36. <i>Alternanthera philoxeroides</i>	1.55. <i>Myriophyllum aquaticum</i>
1.30. <i>Azolla caroliniana</i>	1.22. <i>Nymphaea amazonum</i>
1.13. <i>Cabomba caroliniana</i>	1.23. <i>Nymphoides indica</i>
1.54. <i>Cephalanthus glabratus</i>	1.44. <i>Oplismenopsis najada</i>
1.5. <i>Ceratophyllum demersum</i>	1.35. <i>Pistia stratiotes</i>
1.84. <i>Cyperus giganteus</i>	1.193. <i>Polygonum acuminatum</i>
1.15. <i>Egeria najas</i>	1.68. <i>Pontederia cordata</i>
1.49. <i>Eichhornia azurea</i>	1.18. <i>Potamogeton gayi</i>
1.40. <i>Eichhornia crassipes</i>	1.25. <i>P. ferrugineus</i>
1.103. <i>Fuirena robusta</i>	1.34. <i>Salvinia biloba</i>
1.42. <i>Heteranthera reniformis</i>	1.53. <i>Schoenoplectus californicus</i>
1.267. <i>Hydrocotyle bonariensis</i>	3.4. <i>Utricularia foliosa</i>
1.41. <i>Limnobium spongia</i>	3.12. <i>U. poconensis</i>
1.134. <i>Mayaca sellowiana</i>	1.19. <i>Victoria cruziana</i>

En la mayoría de los casos se realizaron cortes histológicos a mano alzada, observación y registro inmediato, dado que las plantas acuáticas conservan mejor su textura y turgencia en fresco, además de no tolerar bien el proceso de deshidratación y montaje usualmente empleado en histología. En unas pocas especies pudieron confeccionarse preparados definitivos, para ello se realizó la deshidratación del material con deshidratante y aclarante Biopur®, inclusión en parafina y posterior corte con micrótopo rotativo, (Gonzalez y Cristóbal, 1997); se efectuaron









cortes transversales (ct) y paradermales de hoja, transversales y longitudinales (cl) de tallo. Para la identificación de los tejidos se usó doble coloración: safranina seguida de azul de Astra (Luque *et al.* 1996); la determinación de almidón se realizó mediante reactivo de Lugol (D'Ambrogio de Argüeso, 1986) y la identificación de cristales por medio de la observación con luz polarizada (Johansen, 1940).

Las observaciones se realizaron con microscopio óptico (MO) que permite ver la estructura celular mediante cortes histológicos del material, logrando hasta 1000 aumentos (Lám. 9.I C, H). Se utilizó un microscopio Olympus BMAX equipado con cámara clara para la realización de dibujos y esquemas y un Olympus CH30 en el cual una cámara de video conectada a una PC provista de placa digitalizadora permite el registro de las imágenes.

Otra herramienta utilizada para el estudio anatómico es el microscopio electrónico de barrido (MEB), el cual, a diferencia del microscopio óptico, permite observar hasta 300.000 aumentos (Lám. 9.I A, B, D-G, I-K). Para la observación en este microscopio, el material fijado fue deshidratado en una serie acetónica ascendente, secado por punto crítico en CO<sub>2</sub> y metalizado con oro-paladio. El registro se realiza por grabado de las imágenes en disquetes.

La unidad de medida utilizada para las observaciones microscópicas es la micra, equivalente a la milésima parte del milímetro (1 µm = 0,001 mm).

Para los esquemas se utilizó la simbología propuesta por Metcalfe & Chalk (1950):

	Parénquima fundamental		Xilema		Aerénquima		Clorénquima en empalizada
	Colénquima		Floema		Esclerénquima		Clorénquima lagunoso

#### Abreviaturas usadas en las figuras

**alm:** almidón, **bul:** células buliformes, **col:** colénquima, **dr:** drusas, **emp:** clorénquima en empalizada, **end:** endodermis, **esc:** esclerénquima, **est:** estoma, **fib:** fibras, **fl:** floema, **lag:** clorénquima lagunoso, **lp:** laguna protoxilemática, **par:** parénquima, **raf:** rafidios, **sti:** estiloide; **tan:** taninos, **xil:** xilema; **ct:** corte transversal, **cl:** corte longitudinal.

### Anatomía

#### Órganos sumergidos

##### *Factores condicionantes del medio ambiente*

Las hojas y tallos que viven bajo el agua deben adaptarse a condiciones particulares: una es la recepción y captación de suficiente luz para la fotosíntesis, otra es la escasa disponibilidad de dióxido de carbono, oxígeno y los nutrientes de menor disolución en agua. Sin embargo tienen solucionado el problema del soporte al que deben enfrentarse las especies que viven fuera del agua, ya que el sostén es provisto por el medio (Fahn, 1974; Sculthorpe, 1967).

##### *Hojas*

Predominan dos tipos de formas foliares en las plantas sumergidas: enteras y divididas. Las hojas enteras se observan en *Potamogeton gayi*, *P. ferrugineus* y *Egeria najas*, son delgadas a translúcidas, acintadas, lineares o lanceoladas. Esta forma es la que muestra mayor relación entre superficie y volumen, lo que incrementa la eficiencia de absorción de CO<sub>2</sub>, O<sub>2</sub> y nutrientes. La lámina dividida en segmentos lineares a filiformes caracteriza a *Cabomba caroliniana*, *Ceratophyllum demersum* y *Utricularia foliosa*. Dichas hojas ofrecen menor

resistencia mecánica al movimiento del agua, beneficiando además la captación de luz (Sculthorpe, 1967).

La epidermis presenta adaptaciones al ambiente como son: cutícula delgada, que facilita el pasaje de sustancias desde y hacia el medio acuático y la presencia de cloroplastos, transformándose en tejido fotosintético. Esto está directamente relacionado con la reducción del espesor de la lámina, llegando a extremos tales como las hojas sumergidas de *Egeria najas* (Lám. 9.3 A, B) donde la lámina está reducida a ambas epidermis, careciendo por completo de mesófilo; en este caso la epidermis es el único tejido fotosintetizador de la hoja. Otra característica de la epidermis en hojas sumergidas es la ausencia de estomas, sólo se observaron estomas anómicos agrupados en la epidermis abaxial en la zona apical de las lacinias de *Cabomba caroliniana* (Lám. 9.2 E; 3 I), Galati (1981) los considera estomas acuíferos o hidátodos por los cuales se elimina agua. Las hojas generalmente son glabras, es decir carecen de pelos, *Ceratophyllum demersum* es la única especie que posee aguijones en los bordes de las hojas (Lám. 9.3 E).

El mesófilo es homogéneo en todas las especies analizadas, la ausencia de diferenciación en clorénquima en empalizada y lagunoso se debe a la posición variable de la hoja con respecto a la luz incidente (Sculthorpe, 1967). El mesófilo puede estar ausente por completo como en la lámina de *Egeria najas* (Lám. 9.3 A, B), reducido a una capa de células como en las hojas sumergidas de *Cabomba caroliniana* (Lám. 9.3 G), *Potamogeton gayi* (Lám. 9.3 J) y *Potamogeton ferrugineus* (Lám. 9.7 M), o presentar varias capas de células y dos cámaras aeríferas como en *Ceratophyllum demersum* (Lám. 9.3 C, D). Las hojas sumergidas carecen en general de tejidos de sostén y el sistema vascular está muy reducido, solo se observa una vaina de fibras rodeando los haces principales y laterales en las hojas sumergidas de *Potamogeton gayi* y *P. ferrugineus*, la última especie presenta además la vena media con cámaras dispuestas radialmente alrededor del haz vascular (Lám. 9.7 L).

### **Tallos**

Son delgados y gráciles, la principal característica es la reducción del número y la lignificación de elementos xilemáticos como también la frecuente organización del sistema vascular en una protostela (Arber, 1920). El sostén no es un problema para las plantas sumergidas, por lo que se observa un escaso desarrollo de tejidos como colénquima y esclerénquima (Fahn, 1974; Sculthorpe, 1967). En este grupo se encuentran *Potamogeton gayi* y *P. ferrugineus*, *Egeria najas*, *Cabomba caroliniana*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia foliosa* y *U. poconensis*; también se incluye a *Myriophyllum aquaticum* a pesar de que presenta la porción apical emergente.

En transcorte, el tallo presenta una epidermis similar a la de las hojas sumergidas (Lám. 9.4). La característica de los tallos sumergidos es la formación de extensas cámaras aeríferas, cuyo número y tamaño puede variar de acuerdo al tamaño y edad del órgano, sin embargo su diseño es bastante específico, en *Potamogeton gayi* (Lám. 9.3 K), *P. ferrugineus* (Lám. 9.7 H-J) y *Cabomba caroliniana* (Lám. 9.4 A, B) se presentan varios ciclos de cámaras pequeñas; en *Egeria najas* disminuyen de tamaño hacia el interior del córtex (Lám. 9.4 E); en *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum aquaticum* y en las especies analizadas de *Utricularia* hay un solo círculo de cámaras dispuestas radialmente alrededor del cilindro vascular (Lám. 9.4 C, D, F, G, I, J).

En general la porción externa del córtex posee parénquima compacto (Lám. 9.4 A, B) o colénquima con delicados engrosamientos en sus paredes (Lám. 9.4 D, col) o esclerénquima en pequeños fascículos como en *Potamogeton* (Lám. 9.3 K; 9.7 I, fib). Distribuidos en el córtex se encuentran frecuentemente células con abundantes granos de almidón (Lám. 9.4 E, alm), células

taníferas (Lám. 9.4 D, tan) y células con cristales, muy abundantes en *Myriophyllum aquaticum*, especialmente en los delgados tabiques que delimitan las lagunas (Lám. 9.4 G, cr); la célula especializada o idioblasto que contiene estas drusas se colapsa rápidamente y sólo puede ser observada con MEB en tallos jóvenes (Lám. 9.4 H).

El sistema vascular se encuentra representado frecuentemente por una protostela, donde el xilema está reducido a elementos no lignificados, parenquimatosos, con una o unas pocas lagunas protoxilemáticas centrales (Lám. 9.4 D, E, lp), rodeado por elementos floemáticos (Lám. 9.4 D, E, fl). También puede presentarse fraccionado en dos haces concéntricos perifloemáticos como en *Cabomba caroliniana* (Lám. 9.4 A) o en varios haces colaterales como en *Myriophyllum aquaticum* (Lám. 9.IV F) o *Utricularia foliosa* (Lám. 9.4 J). Una endodermis rodea cada hacecillo en *Cabomba caroliniana* (Lám. 9.4 A, end), o limita a todo el cilindro vascular (Lám. 9.4 C, D, E, F, end); esta capa regula la transferencia de iones minerales y agua entre el córtex y el cilindro central (Fahn, 1974).

#### ***Tallos y pecíolos sumergidos de plantas con láminas foliares flotantes***

En especies como *Victoria cruziana* los pecíolos deben acomodarse para mantener grandes láminas flotantes, y por lo tanto deben extenderse para evitar que las mismas se superpongan unas con otras (Sculthorpe, 1967). En *Nymphoides indica* el tallo posee numerosas cámaras aeríferas (Lám. 9.5 J, K), mientras que el pecíolo de *Nymphaea amazonum* y *Victoria cruziana* se caracteriza por la presencia de colénquima y parénquima periférico (Lám. 9.I A) y dos a cuatro lagunas grandes en el centro rodeadas de otras menores en un diseño específico en cada especie (Lám. 9.5 A, B, D).

La presencia de estas grandes cámaras aeríferas, sumada a la fragilidad del tejido representa un peligro de anegamiento, el cual se contrarresta con la existencia de *diafragmas*, los que se disponen transversalmente en las cámaras aeríferas, perpendiculares a la dirección del órgano (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967). Los diafragmas generalmente presentan una sola capa de células, con espacios intercelulares muy pequeños, se los observó en *Nymphoides indica* (Lám. 9.5 O) y en los tallos sumergidos de *Potamogeton ferrugineus* (Lám. 9.7 J, K). Curiosamente los diafragmas están ausentes en los pecíolos de *Nymphaea amazonum* y *Victoria cruziana*.

Las únicas células de sostén encontradas en estos tejidos son esclereidas de forma estrellada: astroesclereidas, con paredes secundarias lignificadas (Lám. 9.5 C, H, I, M, N); en *Nymphaea amazonum* y *Victoria cruziana* presentan además cristales de oxalato de calcio (Lám. 9.I K), ubicados entre la pared primaria y la secundaria (Gaudet, 1960; Ling-Long Kuo-Huang *et al.* 2000).

### **Órganos flotantes**

#### ***Factores condicionantes del medio ambiente***

Existe un grupo de plantas que se caracteriza por presentar hojas flotantes, donde el envés está en contacto permanente con la superficie del agua. Estas hojas deben mantener la estabilidad, adaptarse a la flotación y resistir el plegado e inmersión provocados por el agua, la lluvia y el viento (Sculthorpe, 1967).

#### ***Lámina foliar***

*Nymphoides indica*, *Nymphaea amazonum* y *Victoria cruziana* forman un grupo con características anatómicas similares. *Nymphoides indica* y *Nymphaea amazonum* tienen hojas suborbiculares u ovadas, de base acorazonada. Las hojas de *Victoria cruziana* presentan láminas circulares, peltadas, fuertes, con pecíolos largos y flexibles, el borde de la lámina se encuentra

plegado formando una pared vertical de 2 a 10 cm de altura, con margen entero; presenta además estructuras denominadas estomatodos, verdaderos orificios por los cuales pueden escapar las burbujas que se forman debajo de la lámina y que, de no ser liberadas, la levantarían separándola del agua (Valla & Martin, 1976).

Anatómicamente estas hojas tienen características únicas, ya que presentan la cara superior expuesta al aire y la inferior en contacto con el agua, esto se traduce en una estructura típicamente dorsiventral (Lám. 9.5 E, F, P). La epidermis superior de la hoja es glabra y presenta una importante capa de cutícula, lo que la ayuda a repeler el agua; posee abundantes estomas (Lám. 9.2 D, G; 9.3 F, I; 9.5 F, P, est). La epidermis inferior puede presentar ocasionalmente estomas, presumiblemente no funcionales; una característica particular de esta epidermis es la presencia de grupos de células que se colorean diferencialmente, denominados *hidropotes* por Mayr en 1915 (Sculthorpe, 1967), considerados estructuras de absorción de iones desde el agua. En *Nymphoides indica* son grupos de 25-40 células (Lám. 9.5 L) mientras que en *Nymphaea amazonum* están formados solo por tres células (Lám. 9.5 G). También se los observa en los vástagos sumergidos de ambas especies de *Utricularia* (Lám. 9.4 K). En *Victoria cruziana* la epidermis inferior presenta conspicuos pelos simples uniseriados y aguijones multicelulares, también se observa gran cantidad de tricomas en la cara inferior de las hojas flotantes de *Cabomba caroliniana* (Lám. 9.3 F, H).

El mesófilo está constituido por un parénquima clorofiliano en empalizada interrumpido por numerosas cámaras subestomáticas, presenta de una a cuatro capas de células alargadas con abundantes cloroplastos. Hacia la cara inferior de la hoja hay aerénquima dispuesto en columnas que llegan hasta la epidermis inferior, delimitando importantes lagunas o cámaras aeríferas (Lám. 9.5 E-F, P, emp, lag). En *Nymphoides indica*, *Nymphaea amazonum* y *Victoria cruziana* se destaca la presencia de *astroesclereidas* distribuidas por el mesófilo (Lám. 9.1 K; 9.5 E-F, P), en *Nymphaea* se encuentran además esclereidas columnares en el parénquima en empalizada con los extremos ramificados que se proyectan hacia los espacios intercelulares del parénquima lagunoso (Lám. 9.5 F). Los haces vasculares se encuentran bien desarrollados, poseen una laguna protoxilema, el floema está bien diferenciado y están rodeados de vainas parenquimáticas; las venas principales presentan un grueso cordón de colénquima hacia la epidermis inferior de la hoja (Lám. 9.5 E).

*Potamogeton ferrugineus* tiene hojas sumergidas y flotantes, éstas últimas difieren de las sumergidas en un mayor desarrollo del mesófilo, con un par de capas de células en el parénquima en empalizada y el parénquima lagunoso con cámaras aeríferas, los haces vasculares son colaterales y presentan vainas esclerenquimáticas; igual que en la hoja sumergida, hay abundantes cámaras en la zona de la vena media (Lám. 9.7 N). La lámina posee estomas paracíticos en la epidermis superior (Lám. 9.2 L).

*Cabomba caroliniana* tiene hojas sumergidas y brácteas flotantes. En la bráctea flotante se observan estomas en la epidermis adaxial (Lám. 9.2 F); el mesófilo está reducido a un par de capas de células, la inferior constituida por células más pequeñas (Lám. 9.3 F).

Las hojas flotantes de *Limnobium spongia* presentan la epidermis adaxial con células epidérmicas de contorno ondulado y numerosos estomas paracíticos (Lám. 9.2 I). El mesófilo es dorsiventral, con parénquima en empalizada hacia la cara adaxial y aerénquima hacia la cara abaxial, el cual actúa como flotador (Lám. 9.6 H, I). *Oplismenopsis najada* posee hojas vegetativas flotantes envainadoras, las que presentan el mesófilo con cámaras aeríferas rellenas con un aerénquima de células estrelladas (Lám. 9.9 F, G, H).

### **Tallos y pecíolos**

*Azolla caroliniana*, *Salvinia biloba*, *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, *Heteranthera reniformis*, *Limnobium spongia*, *Pistia stratiotes* son hierbas estoloníferas. Los estolones son tallos horizontales cuyas yemas desarrollan nuevas rosetas de hojas. Los tallos tienen las características citadas anteriormente al describir tallos sumergidos, destacándose la presencia de cámaras aeríferas. En algunas especies las cámaras están periódicamente obliteradas por diafragmas, los cuales varían en la forma de las células y el grado de desarrollo de los espacios intercelulares: son pequeños en el pecíolo de *Eichhornia crassipes* (Lám. 9.8 H, I); en el tallo de *E. azurea* aumenta el tamaño de los espacios intercelulares hasta que las células presentan brazos cortos (Lám. 9.8 D). El tallo de *Salvinia biloba* es muy frágil y presenta en el córtex un anillo de cámaras aeríferas con diafragmas cuyas células tienen una particular forma arriñonada (Lám. 9.7 F; G). No se encontraron diafragmas en *Pistia stratiotes* ni en *Limnobium spongia*.

En *Heteranthera reniformis* (Lám. 9.1 H-I), *Pistia stratiotes* (Lám. 9.1 J; 9.7 A, D), *Eichhornia crassipes* y en *E. azurea* (Lám. 9.1 E-F; 9.8) es particularmente llamativa la presencia de idioblastos con rafidios, estiloides, drusas y sustancias tánicas en los diafragmas y en el aerénquima que delimita las cámaras.

En *Heteranthera reniformis* el tallo presenta un cilindro central con numerosos hacecillos incluidos en parénquima con abundantes granos de almidón, esta estructura está rodeada por una endodermis y un estrato exterior formado por células de paredes gruesas; el córtex presenta cámaras aeríferas sin diafragmas y hacecillos colaterales (Lám. 9.10 H); el pecíolo presenta una cámara central importante y cámaras pequeñas en la periferia, todas presentan diafragmas; los haces vasculares del tallo y del pecíolo son colaterales y están rodeados por una vaina esclerenquimática (Lám. 9.10 H, I, J).

*Oplismenopsis najada* es una poácea (gramínea). Tiene tallos huecos con diafragmas sólo en los nudos, formados por varias capas de células estrelladas (4-6 brazos) cuyos brazos delimitan espacios intercelulares (Lám. 9.9 K).

### **Órganos emergentes**

#### ***Factores condicionantes en plantas flotantes libres***

Estas plantas se deben adaptar a vivir en el ambiente acuático y aéreo de manera simultánea. Se deben adaptar a flotar, resistir el hundimiento, presentar la superficie repelente al agua, etc. (Sculthorpe, 1967).

#### ***Hojas dispuestas sobre tallos flotantes***

*Azolla caroliniana*, *Salvinia biloba*, *Pistia stratiotes*, *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, *Heteranthera reniformis*, *Limnobium spongia*.

*Azolla caroliniana* y *Salvinia biloba* son plantas muy reducidas, en *Azolla caroliniana* la flotabilidad está dada por los diminutos pelos que atrapan aire (Sculthorpe, 1967), ubicados en la epidermis de los lóbulos emergentes de las hojas (Lám. 9.2 J; 6 A, B). En *Salvinia biloba* la cara superior de las hojas presenta emergencias con una base conoidal hueca formada por la epidermis y el parénquima clorofiliano, que remata en cuatro brazos que al permanecer unidos en el ápice atrapan una burbuja de aire, por lo que el agua no puede penetrar permitiéndole mantenerse a flote (Lám. 9.6 C, D, E); Sculthorpe (1967) los denominó pelos repelentes del agua. La hoja presenta mesófilo formado por parénquima clorofiliano que delimita grandes lagunas aeríferas, la epidermis inferior presenta pelos simples uniseriados y estomas (Lám. 9.6 E, F, est).

*Pistia stratiotes* posee un indumento muy denso, formado por pelos simples uniseriados que de acuerdo con Sculthorpe (1967) atrapan el aire de la misma manera que los de *Salvinia biloba* (Lám. 9.7 A, E); estos tricomas caen en las hojas viejas, ocasionando su inmersión progresiva. La lámina foliar de *Pistia stratiotes* (Lám. 9.7 A, B) y la de las hojas de *Limnium spongia* (Lám. 9.6 J), presentan marcada dorsiventralidad, tienen parénquima clorofiliano en empalizada hacia la cara superior, entre este tejido y la epidermis inferior hay aerénquima cuyas abundantes cámaras permiten la flotabilidad de la planta. En el mesófilo de *Pistia stratiotes* se destaca la presencia de abundantes cristales de oxalato de calcio, tanto en forma de drusas como en manojos de rafidios ubicados en idioblastos que se proyectan al interior de las cámaras de aire (Lám. 9.1 J; 7 B, dr, ra C, D).

Las hojas de *Eichhornia azurea* y *E. crassipes* poseen estomas paracíticos en ambas caras (Lám. 9.2 A-B; 9.8 A-B); parénquima en empalizada bajo ambas epidermis, de mayor desarrollo en la cara adaxial y parénquima con cámaras y diafragmas en la zona media (Lám. 9.8 A, C, B, F). En el pecíolo dilatado de *Eichhornia crassipes* el aerénquima presenta grandes cámaras aeríferas formando verdaderos órganos flotadores (Lám. 9.8 G, M), curiosamente estas estructuras presentan escasos tejidos de sostén, limitados a los pocos elementos lignificados de los haces por lo que el soporte mecánico depende principalmente de la turgencia celular, característica ya fuera señalada por Siegel (1962) en *Salvinia biloba*.

El sistema vascular de estas hojas está formado por abundantes haces vasculares, el protoxilema deja al destruirse una laguna protoxilemática y, en general, carecen de elementos de sostén.

La característica más interesante es la presencia de haces invertidos en las hojas de *Limnium spongia*, *Pistia stratiotes* y *Eichhornia azurea* (Lám. 9.8 A), la presencia de estos haces enfrentados se explicaría por la compresión y expansión lateral de la porción apical de un pecíolo ancestral (Arber, 1918, 1920; Sculthorpe, 1967).

#### **Factores condicionantes en plantas arraigadas**

Anegamiento temporal de las plantas y hojas jóvenes que permanecen determinado tiempo bajo el agua antes de emerger. Medio ambiente de alta humedad atmosférica una vez fuera del agua las hojas deben controlar tanto la pérdida de agua por transpiración como el intercambio gaseoso, del cual depende el suministro a las porciones del vegetal que permanecen sumergidas (Sculthorpe, 1967).

Los cambios que presenta este grupo de plantas son más bien cualitativos que cuantitativos, representan una transición hacia las profundas modificaciones que presentan las plantas sumergidas, constituyen un estado intermedio entre las plantas terrestres y las acuáticas (Sculthorpe, 1967).

#### **Hojas dispuestas sobre tallos emergentes**

*Alternanthera philoxeroides*, *Cephalanthus glabratus*, *Polygonum acuminatum* (dicotiledóneas) y *Cyperus giganteus*, *Mayaca sellowiana*, *Fuirena robusta* (monocotiledóneas).

En las dicotiledóneas las hojas presentan características típicas: lámina con mesófilo dorsiventral, presencia de idioblastos con drusas, parénquima en empalizada con dos a tres capas de células de espesor, el parénquima lagunoso en general no presenta un sistema de espacios intercelulares muy desarrollado, las hojas pueden ser hipostomáticas o anistomáticas (Lám. 9.10 F, G; 11 B, C, F, G), con estomas dispersos, diacíticos en *Alternanthera philoxeroides* (Lám. 9.2 H). Los haces vasculares, bien diferenciados, están rodeados por una

vaina parenquimática, salvo en las venas principales donde presentan normalmente un casquete esclerenquimático (Lám. 9.11 B, F).

En las monocotiledóneas la estructura foliar es la característica de las plantas terrestres. *Mayaca sellowiana* es la única especie analizada que tiene el mesófilo reducido a una capa de células y dos cámaras aeríferas que corren laterales a la vena media, interrumpidas por tenues diafragmas (Lám. 9.11 I, J). La epidermis presenta estomas dispuestos en filas longitudinales, en *Pontederia cordata* la cutícula forma estrías (Lám. 9.2 C). El mesófilo puede ser isobilateral con parénquima en empalizada en ambas caras como en *Pontederia cordata* (Lám. 9.9 A) u homogéneo sin diferenciación en parénquima en empalizada y lagunoso como en *Fuirena robusta*, en correspondencia con la posición erecta de estas hojas, la epidermis posee estomas en ambas caras (hojas anfistomáticas), también se observan células buliformes (Lám. 9.12 K, bul).

***Tallos y pecíolos emergentes (con porciones sumergidas)***

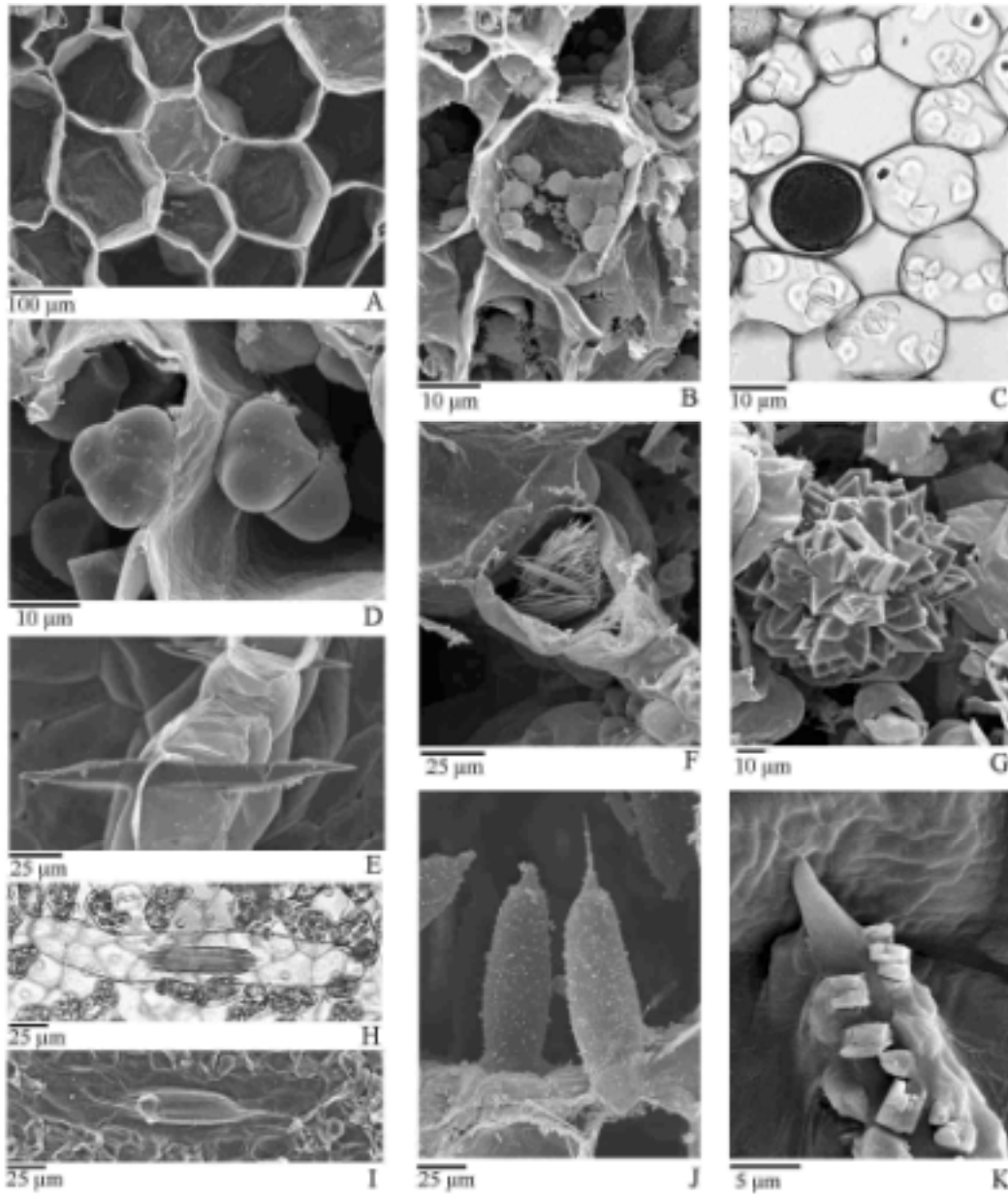
*Alternanthera philoxeroides*, *Cephalanthus glabratus*, *Polygonum acuminatum*, *Hydrocotyle bonariensis* (dicotiledóneas) y *Cyperus giganteus*, *Mayaca sellowiana*, *Fuirena robusta*, *Schoenoplectus californicus* (monocotiledóneas).

Pueden ser macizos (Lám. 9.12 A, C, H), con aerénquima (Lám. 9.9 D; 9.10 A-C, H; 9.11 A), con médula hueca (Lám. 9.10 E; 9.11 D), o huecos con diafragmas (Lám. 9.10 H, J).

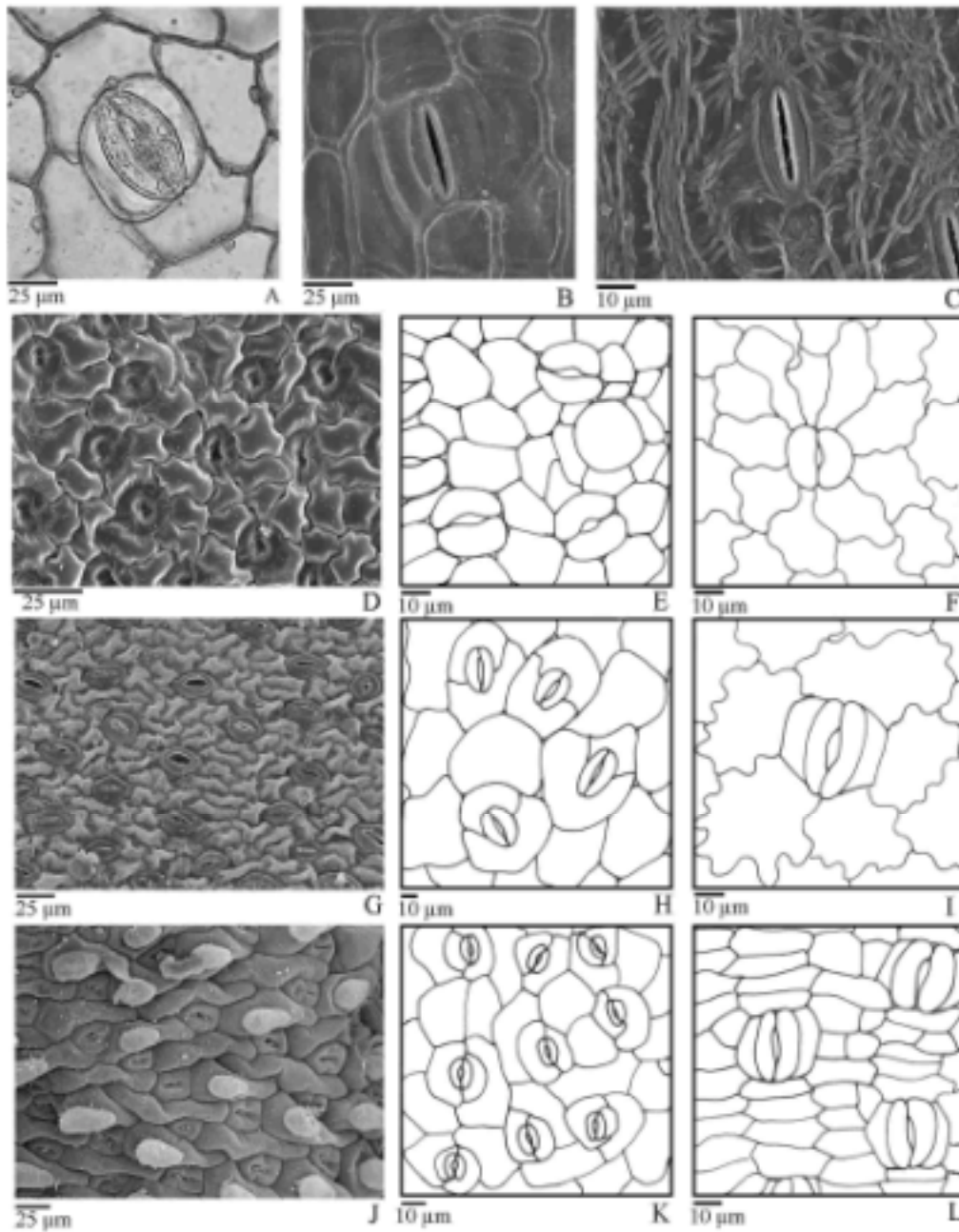
En las dicotiledóneas el córtex presenta parénquima (Lám. 9.1 B; 9.10 E; 9.11 A, D), o aerénquima (Lám. 9.10 B, C), las células pueden contener granos de almidón (Lám. 9.1 C-D) o cristales (Lám. 9.1 G). Como tejidos de sostén se observan colénquima (Lám. 9.10 E; 9.11 A, D, E) y fibras, que pueden ser perifloemáticas (Lám. 9.10 E) o estar dispuestas en un anillo continuo (Lám. 9.11 A, D). Los tejidos de conducción forman una eustela con hacillos en un solo ciclo (Lám. 9.10 A, E) o se disponen en un cilindro continuo cuando el tallo presenta crecimiento secundario (Lám. 9.11 A, D).

En las monocotiledóneas el tallo posee abundantes cámaras aeríferas, pequeñas y sin diafragmas en *Cyperus giganteus* y *Fuirena robusta* (Lám. 9.12 H, L), con diafragmas en el tallo y pecíolo de *Pontederia cordata* (Lám. 9.9 D). El tallo de *Schoenoplectus californicus* presenta cámaras ocupadas con aerénquima de células estrelladas y diafragmas periódicamente distribuidos (Lám. 9.12 E-G); en esta especie las hojas están reducidas a las vainas foliares por lo que la región externa del tallo presenta un parénquima clorofiliano en empalizada para realizar la fotosíntesis (Lám. 9.12 B). El sostén está dado por fibras ubicadas en forma de casquetes subepidérmicos (Lám. 9.12 B, L) y en las vainas de los haces (Lám. 9.12 D, I). El sistema vascular está organizado en una atactostela, con varios ciclos de hacillos (Lám. 9.12 B, H). Los haces vasculares colaterales están rodeados por una vaina de fibras, presentan el xilema con una notable laguna protoxilemática y dos grandes vasos metaxilemáticos (Lám. 9.12 D, I).

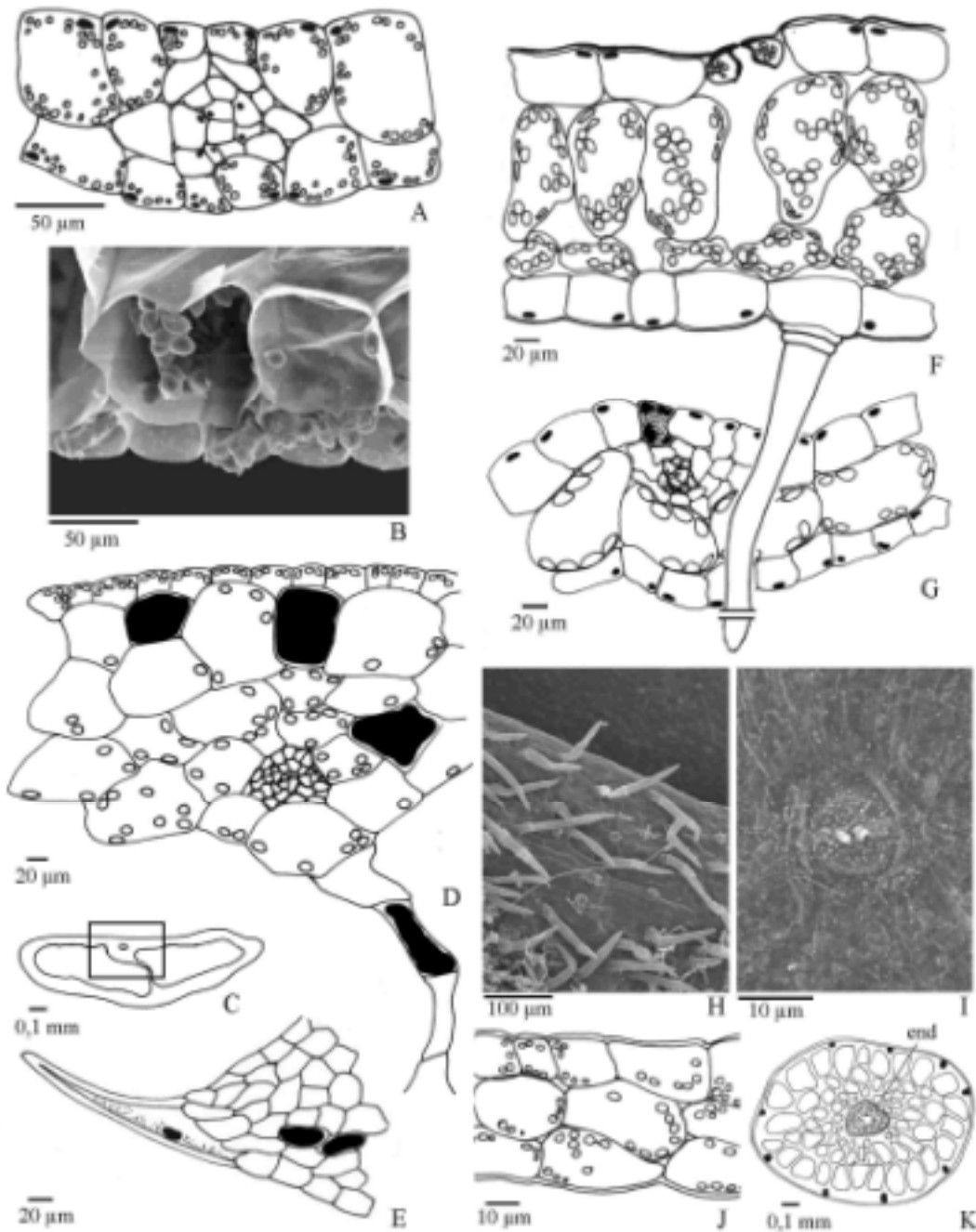




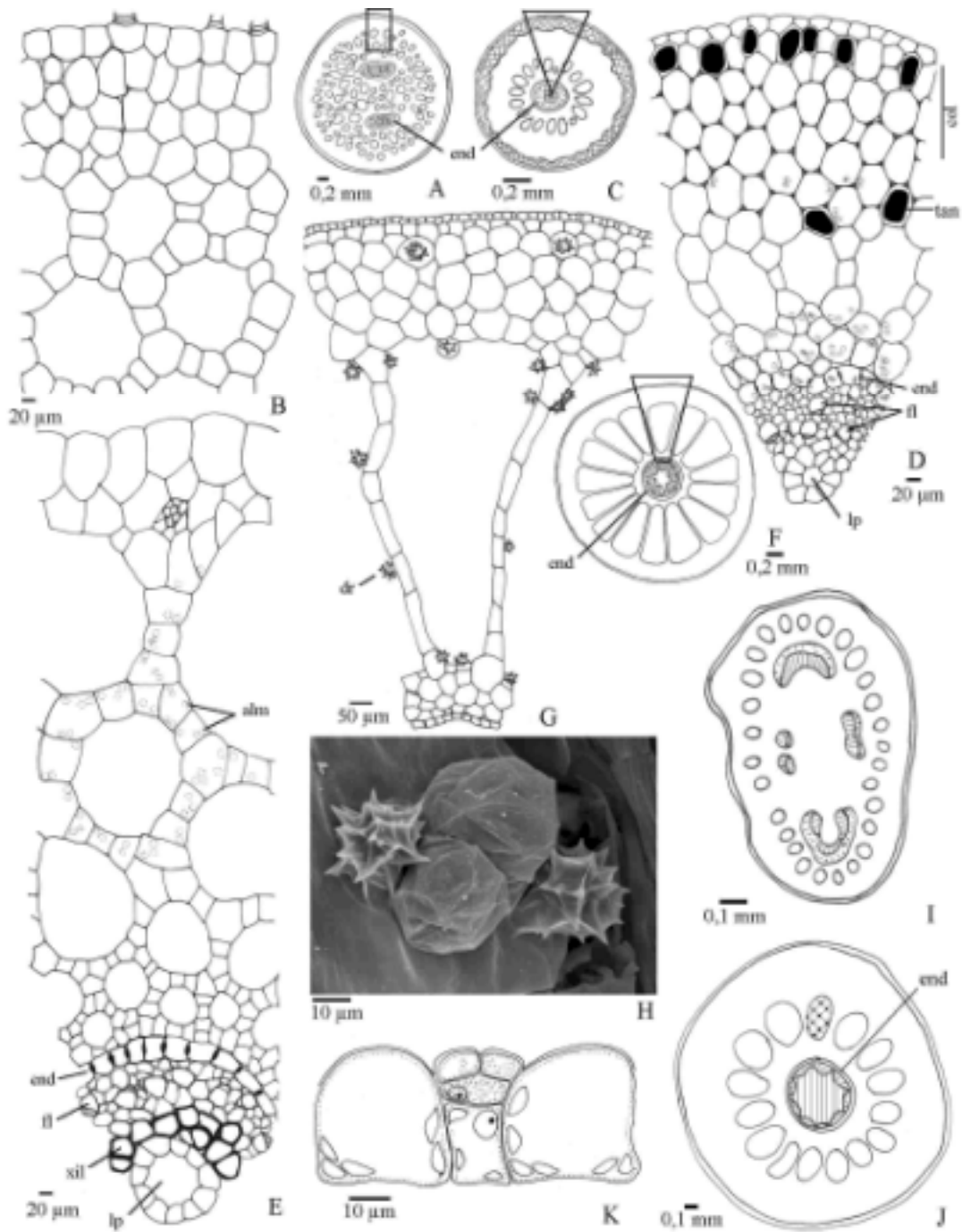
**LÁMINA 9.1** *Victoria cruziana*: A, células parenquimáticas. *Hydrocotyle bonariensis*: B, parénquima clorofiliano; C-D, aerénquima con granos de almidón; C, MO, D, MEB. *Eichhornia crassipes*: E, estiloide; F, rafidios. *Alternanthera philoxeroides*: G, drusa. *Heteranthera reniformis*: H-I, idioblasto con rafidios, H, MO; I, MEB. *Pistastratiotes*: J, idioblasto con rafidios. *Nymphaea amazonum*: K, detalle de astroesclereida con cristales de Calcio.



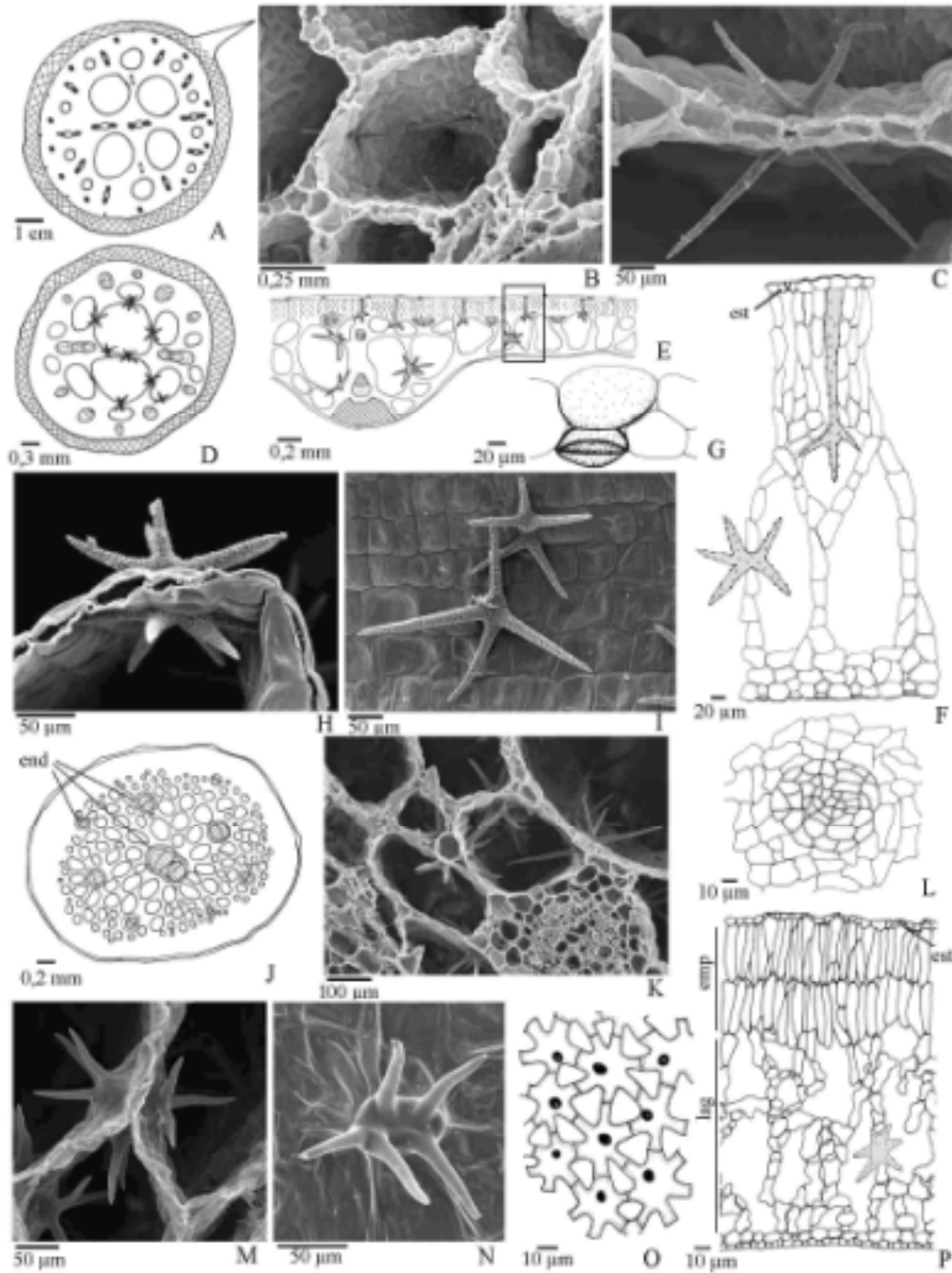
**LÁMINA 9.2 Epidermis.** *Eichhornia crassipes*: **A-B**. *Pontederia cordata*: **C**. *Victoria cruziana*: **D**. *Cabomba caroliniana*: **E**, hoja sumergida, **F**, hoja flotante. *Nymphaoides indica*: **G**. *Alternanthera philoxeroides*: **H**. *Limnobium spongia*: **I**. *Azolla caroliniana*: **J**. *Hydrocotyle bonariensis*: **K**. *Potamogeton ferrugineus*: **L**. epidermis inferior: A, B, C, E, J, K; ep. superior: D, F, G, H, I, L.



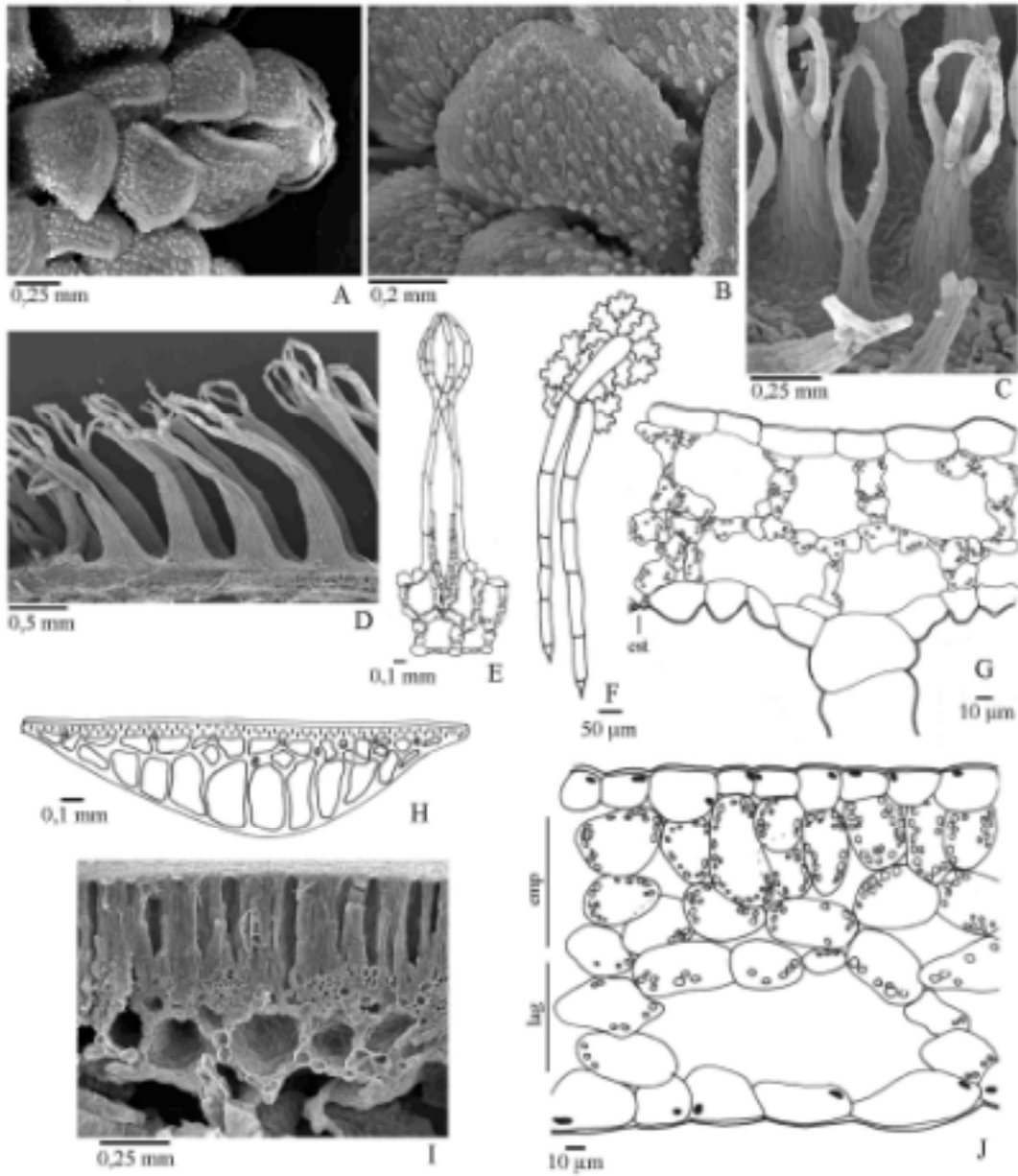
**LÁMINA 9.3** *Egeria najas*: A-B, ct de hoja. *Ceratophyllum demersum*: C, ct de hoja; D, detalle del sector señalado en C; E, aguijón del borde de la lámina. *Cabomba caroliniana*: F, ct de hoja flotante; G, ct hoja sumergida; H, epidermis inferior lámina foliar flotante; I, estoma no funcional en epidermis adaxial. *Potamogeton gayi*: J, CT hoja; K, ct del tallo.



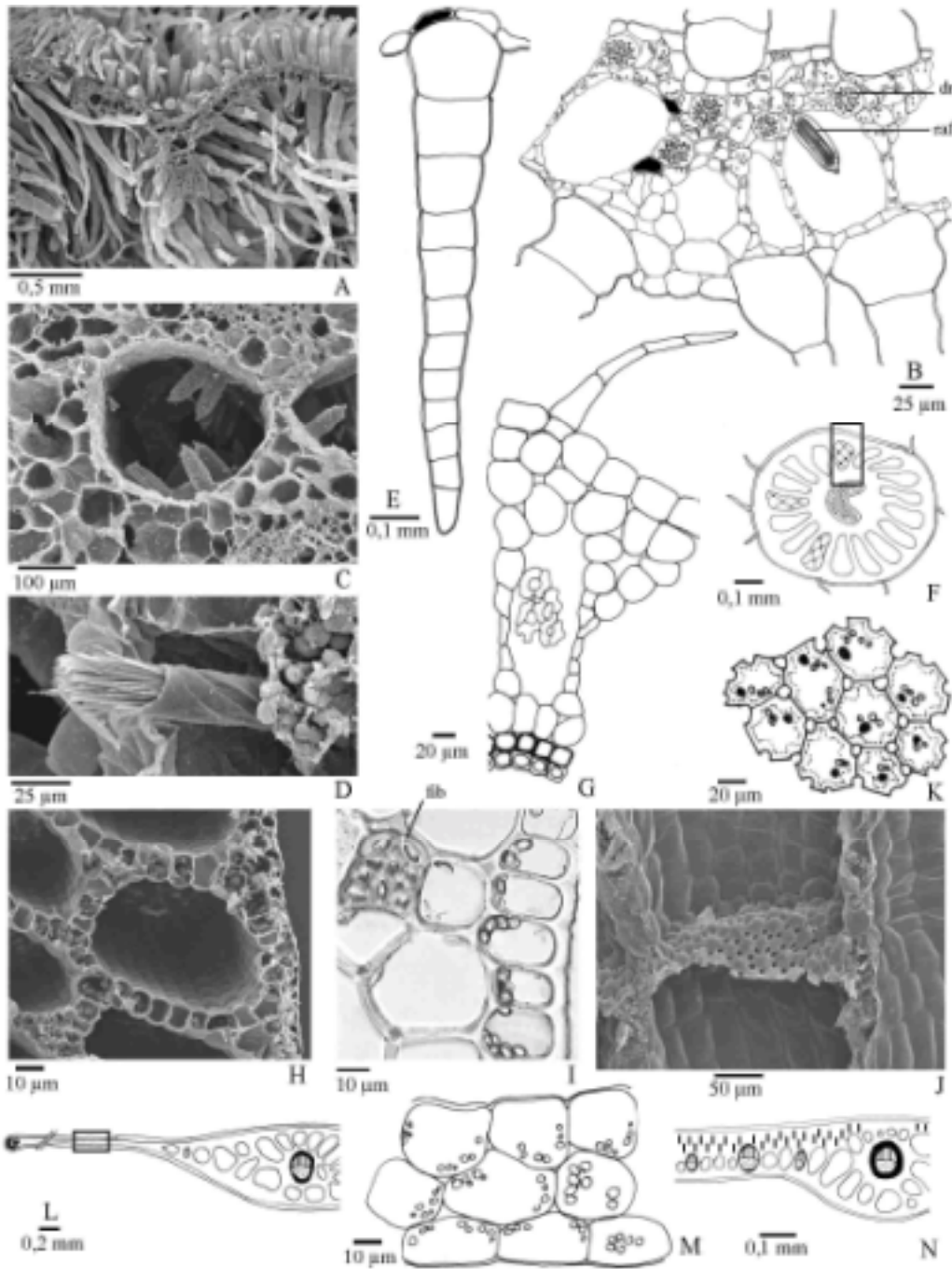
**LÁMINA 9.4** *Cabomba caroliniana*: **A**, ct de tallo; **B**, detalle señalado en **A**. *Ceratophyllum demersum*: **C**, ct de tallo; **D**, detalle de la porción señalada en **C**. *Egerianajas*: **E**, porción del tallo. *Myriophyllum aquaticum*: **F**, ct de tallo; **G**, detalle señalado en **F**; **H**, células con drusas. *Utricularia foliosa*: **I**, ct tallo; *U. poconensis*: **J**, ct tallo; **K**, detalle del hidropote en ct.



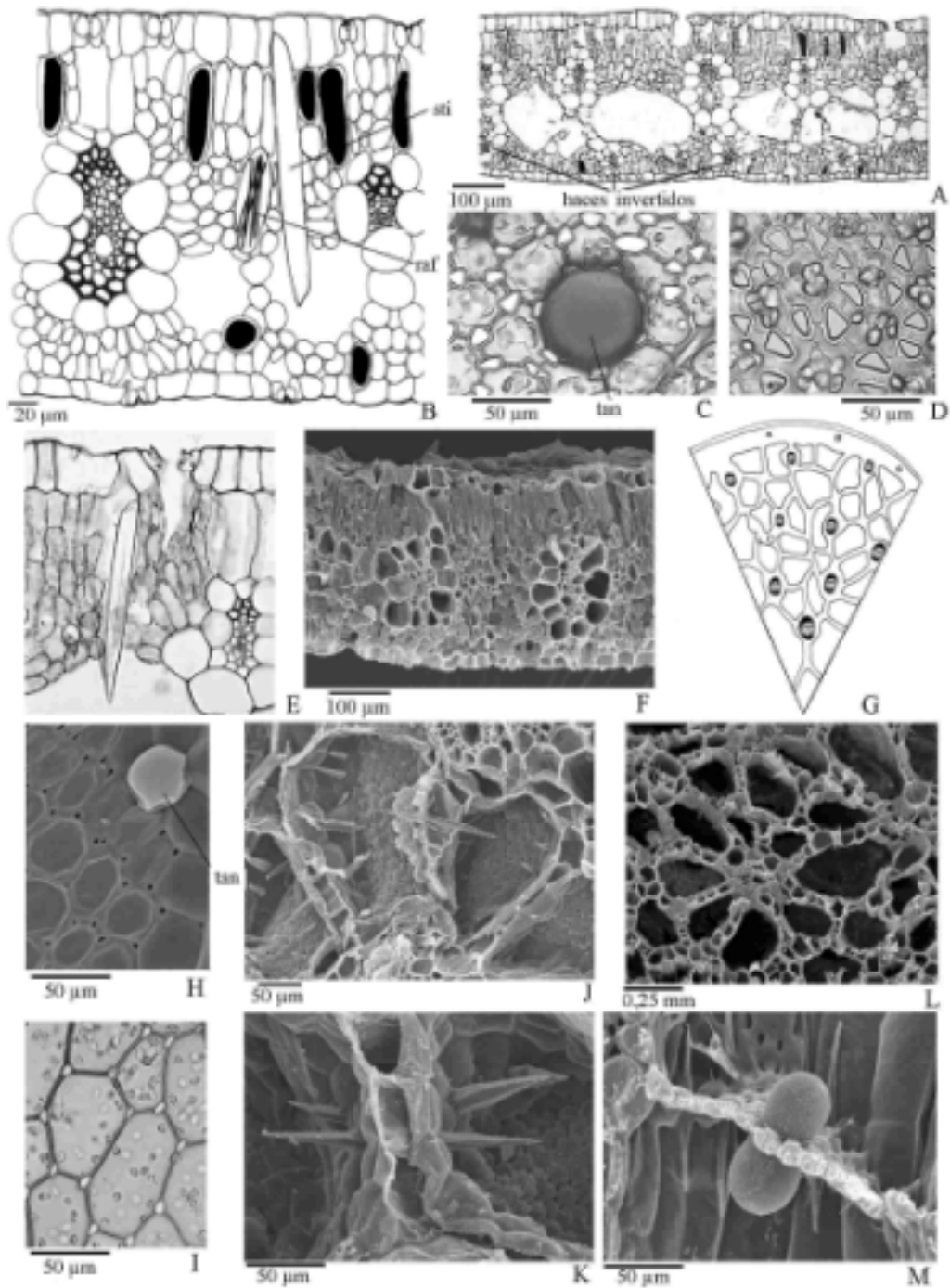
**LÁMINA 9.5** *Victoria cruziana*: A, ct de pecíolo; B, detalle; C, astroesclereida. *Nymphaea amazonum*: D, ct de pecíolo; E, ct de hoja; F, detalle; G, cl de hidropote; H-I, astroescleridas en ct y cl. *Nymphoides indica*: J, ct tallo; K, detalle. L, hidropote en vista superficial; M-N, astroescleridas en ct y cl; O, diafragma del tallo; P, ct de hoja.



**LÁMINA 9.6** *Azolla caroliniana*: **A**, vista general desde arriba; **B**, lóbulo foliaremergente. *Salvinia biloba*: **C**, **D**, **E**, emergencias de la cara superior de la hoja; **C-D**, MEB, **D**, MO; **D**, ct de hoja; **F**, tricomas de la cara inferior de la hoja, **G**, ct hoja. *Limnobium spongia*: **H-I**, ct hoja flotante; **J**, ct hoja emergente; **H**, esquema; **I**, MEB; **J**, detalle.

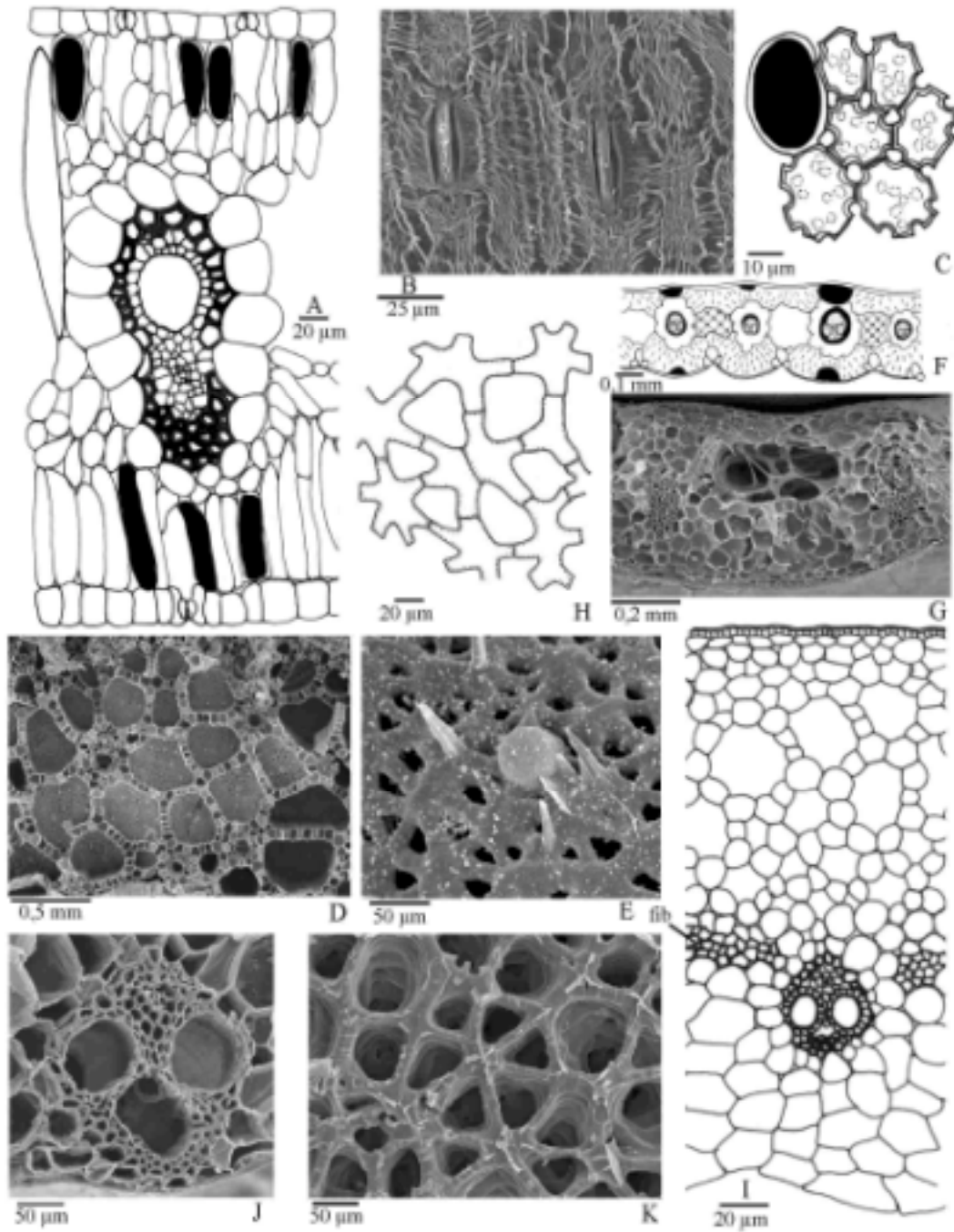


**LÁMINA 9.7** *Pistia stratiotes*: A- B, ct de hoja; C, cámara aerífera; D, idioblasto con rafídios; E, tricoma de la epidermis inferior de la hoja. *Salvinia biloba*: F, ct de tallo; G, detalle del tallo señalado en F. *Potamogeton ferrugineus*: H-I, ct tallo; J, el tallo en la zona del diafragma; K, células del diafragma; L-M, ct hoja sumergida; N, ct hoja flotante.

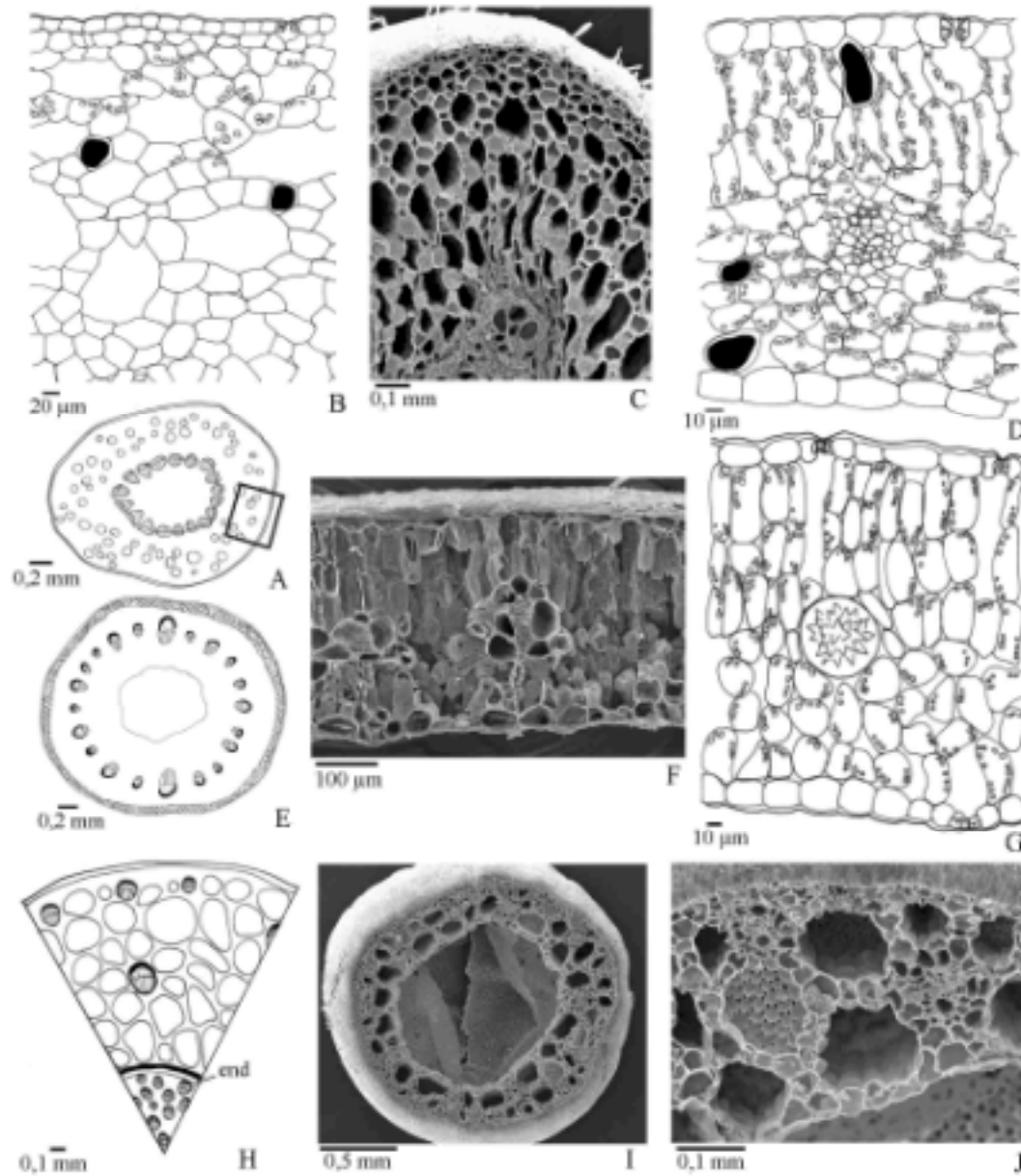


**LÁMINA 9.8** *Eichhornia azurea*: **A-B**, ct de hoja; **C**, diafragma de la hoja; **D**, diafragma del tallo; **E**, estiloide en hoja. *Eichhornia crassipes*: **F**, ct hoja; **G**, ct pecíolo inflado; **H-I**, diafragma en pecíolo; **J-K**, estiloides en pecíolo; **L**, ct pecíolo en la porción no inflada; **M**, el pecíolo en la zona del diafragma mostrando un idioblasto tanífero.

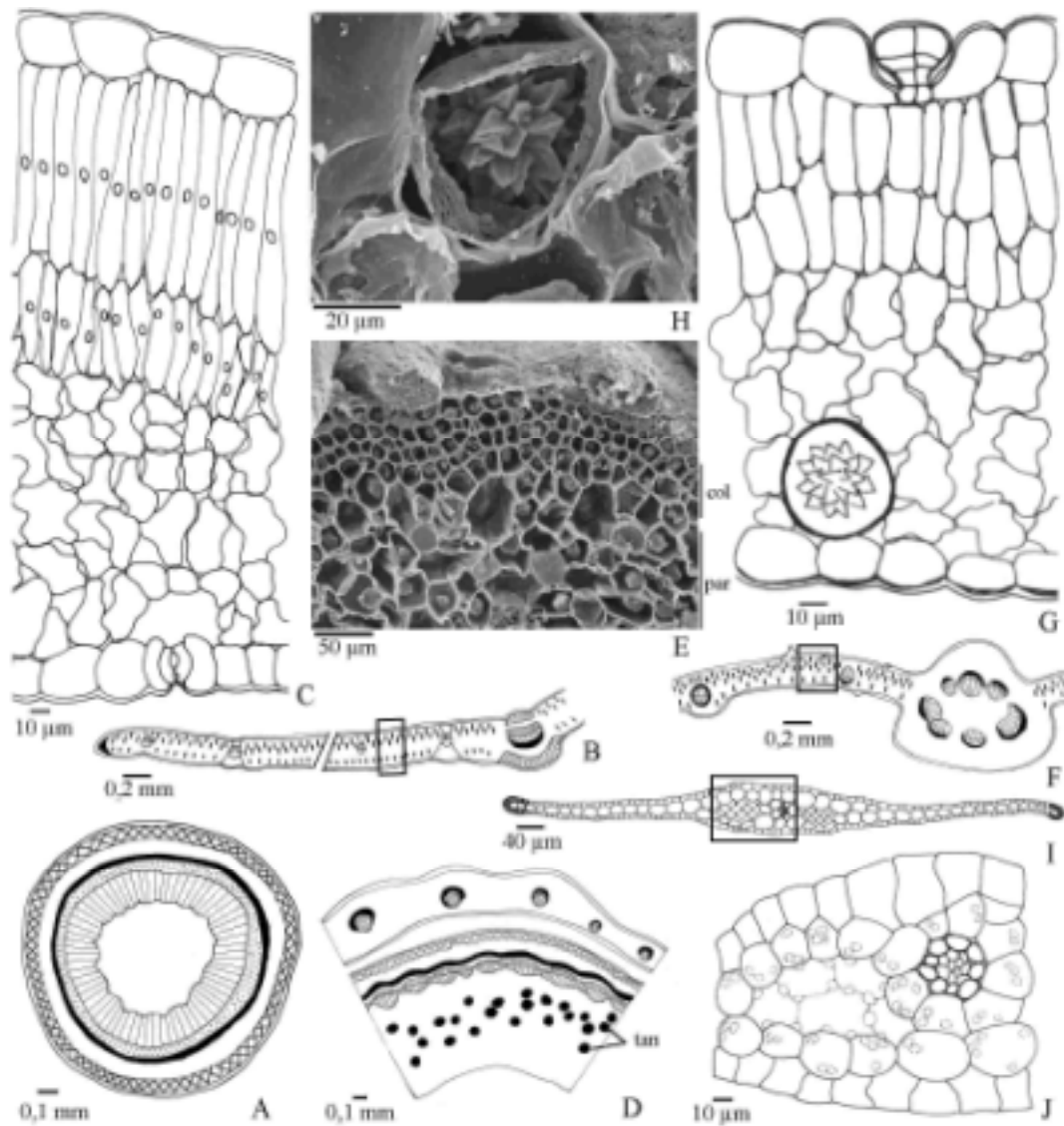




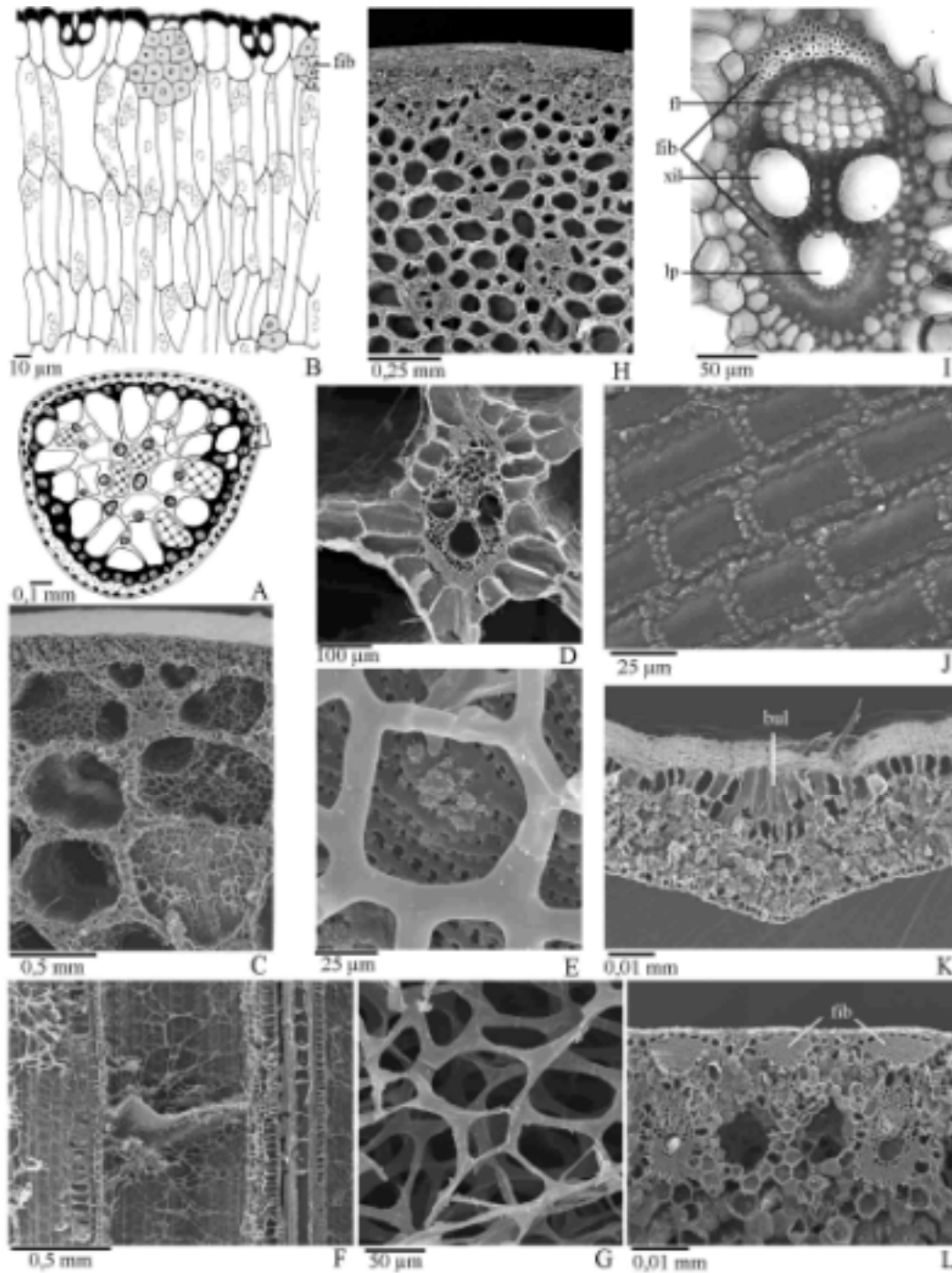
**LÁMINA 9.9** *Pontederia cordata*: **A**, ct hoja; **B**, estomas de la epidermis adaxial; **C**, diafragma hoja; **D**, ct pecíolo; **E**, detalle diafragma pecíolo. *Oplismenopsis najada*: **F**, ct hoja; **G**, ct vaina foliar; **H**, aerénquima estrellado de la vaina foliar; **I**, ct tallo; **J**, haz tallo; **K**, diafragma nudo.



**LÁMINA 9.10** *Hydrocotyle bonariensis*: **A**, ct tallo; **B**, detalle señalado en **A**; **C**, ct tallo con MEB; **D**, ct hoja. *Alternanthera philoxeroides*: **E**, ct tallo; **F**, **G**, ct hoja. *Heteranthera reniformis*: **H**, ct tallo; **I**, ct pecíolo; **J**, detalle de la zona periférica del pecíolo con diafragmas en las cámaras.



**LÁMINA 9.11** *Cephalanthus glabratus*: **A**, ct tallo; **B**, CT de hoja; **C**, detalle señalado en **B**. *Polygonum acuminatus*: **D**, ct tallo y vaina foliar; **E**, detalle de la zona periférica del tallo con colénquima tangencial; **F**, ct hoja; **G**, detalle señalado en **F**; **H**, drusa *Mayaca sellowiana*; **I**, ct hoja; **J**, detalle de hoja y una cámara aerífera con diafragma.



**LÁMINA 9.12** *Schoenoplectus californicus*: **A**, ct tallo; **B-C**, detalle; **D**, hacecillo; **E**, detalle del diafragma; **F**, ct tallo a la altura de un diafragma; **G**, aerénquima. *Cyperus giganteus*: **H**, sector de ct del tallo; **I**, hacecillo; **J**, epidermis. *Fuirena robusta*: **K**, ct de hoja a la altura de la vena media; **L**, ct zona periférica del tallo.