

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Órganos vegetales

HOJA

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Febrero 2024)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>.

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo
la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA
(Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar
sin restricción siempre que no se use para fines comerciales,
que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre
a los autores)

La edición de este documento se ha realizado con el software \LaTeX
(<http://www.latex-project.org/>), usando Texstudio
(www.texstudio.org/) como editor.

Contenidos

1	Introducción	1
2	La hoja	3
3	Hoja: docotiledónea	9
4	Hoja. Gimnosperma.	12

1 Introducción

En esta sección del Atlas vamos a describir los órganos de las plantas vasculares, y cómo se organizan los tejidos en cada uno de ellos. Se estima que hay más de 250 mil especies de plantas vasculares. Sus ancestros son probablemente las algas verdes, puesto ambos, plantas vasculares y algas verdes, tienen clorofila a y b, almacenan almidón verdadero en los cloroplastos, tienen células con flagelos móviles, tienen fragmoplasto y forman una placa celular durante la división celular. Las algas más próximas evolutivamente parecen ser las de la familia Charophyceae. Sin embargo, las plantas vasculares han creado por sí solas un cuerpo muy complejo, resultado de una larga evolución, que presenta órganos muy especializados y adaptados a la vida terrestre.

Estos órganos (Figura 1) son la raíz, que además de fijar la planta al suelo, toma de éste el agua y las sales minerales disueltas, el tallo, que sirve de soporte a las hojas, flores y frutos, y conduce el agua y las sales minerales desde la raíz a las hojas y las sustancias elaboradas en las hojas a las zonas de crecimiento y a las raíces. Las hojas son órganos especializados en captar energía solar, producir sustancias orgánicas por medio de la fotosíntesis y liberar vapor de agua mediante la transpiración, además de estar diseñadas para ofrecer poca resistencia al viento.

En la fase reproductiva de algunas plantas aparecen las flores o inflorescencias, las cuales son consideradas como órganos o, según algunos autores, como un conjunto de órganos que se dividen en parte estéril y en parte fértil. En las flores se forman las macroesporas o gametos femeninos y las microesporas o gametos masculinos. En ellas tiene lugar la fecundación que da lugar a un embrión, el cual quedará latente hasta la germinación. La semilla, también originada en la flor, está formada por el embrión y por tejido nutritivo. La semilla está rodeada por tejidos, carnosos o no, que forman conjuntamente el fruto. La germinación, desarrollo del embrión de la semilla, dará lugar a una nueva planta.

Prácticamente todos los órganos están formados por tres sistemas de tejidos:

El sistema de **protección**, formado por epidermis y peridermis, se sitúa en la parte superficial de los órganos.

El sistema **fundamental**, formado por parénquima y por los tejidos de sostén, se dispone debajo del sistema de protección, y en tallos y raíces se extiende hasta la médula.

El sistema **vascular**, formado por los tejidos conductores xilema y floema, se dispone en diferentes partes y con diferentes organizaciones según el órgano y tipo de planta.

Estos sistemas se distribuyen de manera característica según el órgano, la fase del desarrollo de la planta y según el grupo de plantas a la que pertenezca dicho órgano.

La organización interna de estos sistemas de tejidos en tallos y raíces es variable dependiendo de si el crecimiento es primario o secundario. El crecimiento primario se da en monocotiledóneas y dicotiledóneas herbáceas, además de en los tallos jóvenes de dicotiledóneas leñosas y gimnospermas. El crecimiento secundario se da en dicotiledóneas leñosas y gimnospermas. Las diferencias entre un tipo de crecimiento y otro se basan en la organización de los haces vasculares y de los meristemas. En el crecimiento primario se produce sobre todo crecimiento en longitud mientras que en el secundario se produce sobre todo crecimiento en grosor. Aunque el crecimiento secundario está restringido a plantas actuales con semillas, los fósiles indican que los helechos y los licopodios, plantas sin semillas, tuvieron crecimiento secundario, no dejando ningún descendiente. Las plantas con semillas parece que descubrieron el crecimiento secundario hace unos 400 millones de años.

Vamos a describir las diferencias entre órganos de gimnospermas y angiospermas, y dentro de estas últimas distinguiremos entre monocotiledóneas y dicotiledóneas.

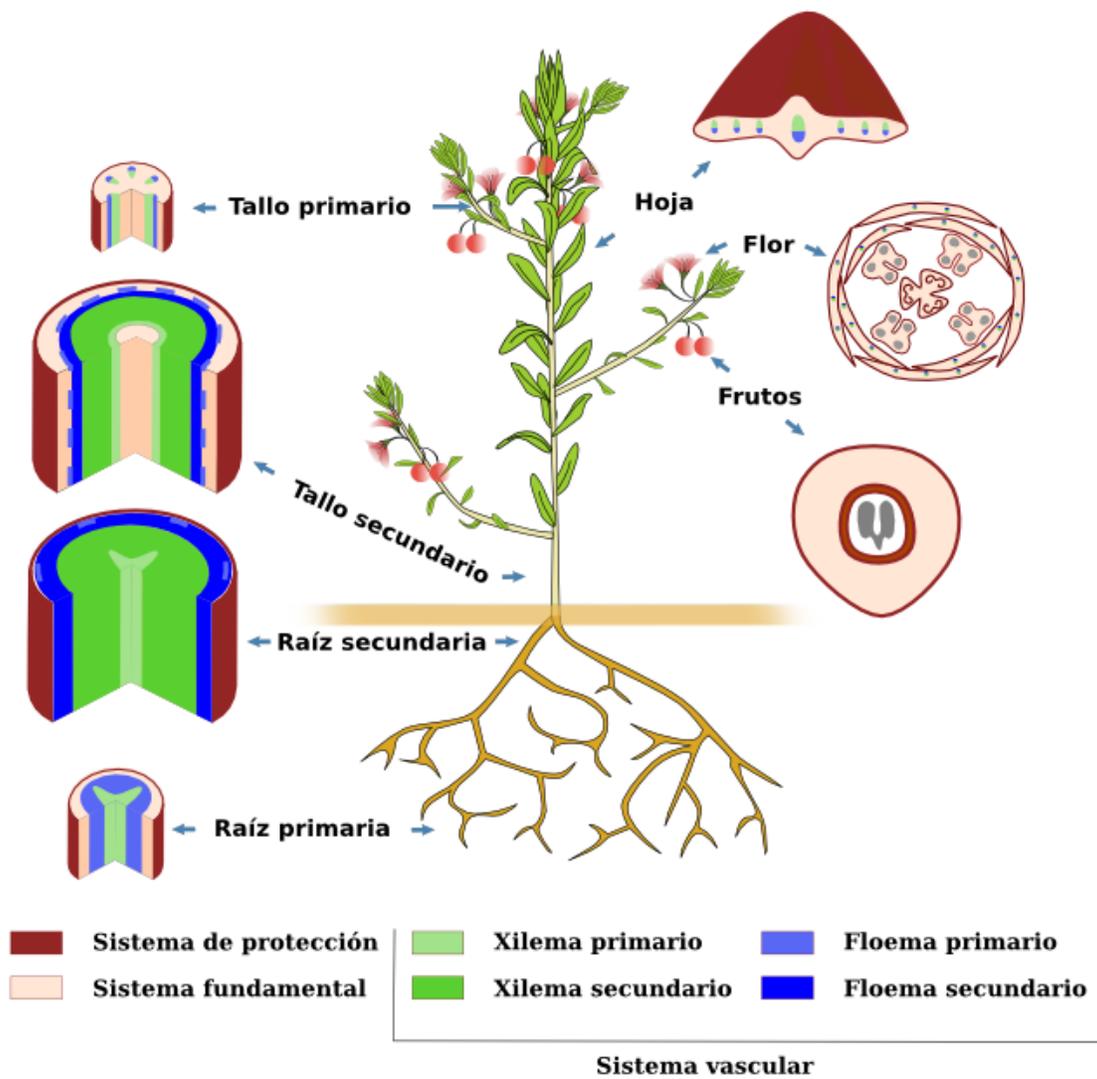


Figura 1: Esquema de los principales órganos de una planta vascular dicotiledónea..

2 La hoja

Las hojas son órganos generalmente aplanados derivados de un meristemo caulinar apical. Son los órganos fotosintéticos por excelencia de las plantas gracias a la enorme cantidad de cloroplastos que poseen sus células. Además, las hojas son las principales responsables de controlar la transpiración para evitar la pérdida excesiva de agua. El diseño y la distribución de las hojas en el cuerpo de la planta se pueden explicar si tenemos en cuenta estas funciones. Durante la evolución, las plantas vasculares inventaron las hojas probablemente a partir de ramas.

1. Morfología

Las hojas se pueden dividir anatómicamente en dos partes: limbo y peciolo (Figura 2). El limbo es la parte de la hoja encargada de realizar la fotosíntesis y regular la transpiración. Aquí se encuentran la mayoría de los estomas y del parénquima clorofílico de la planta. El limbo posee dos superficies, una superior, denominada haz o superficie adaxial, y otra inferior, denominada envés o superficie abaxial. La superficie que normalmente queda expuesta al Sol es el haz, mientras que el envés es la superficie que queda oculta. Inicialmente, en el primordio foliar no está determinado el eje abaxial-adaxial, pero en cuanto emerge del tallo se produce la polaridad. Esta polaridad se pone también de manifiesto en la organización de sus haces vasculares: el xilema se orienta hacia la cara adaxial y el floema hacia la abaxial. Se denomina contorno al borde del limbo, que puede ser muy variado en su forma. El peciolo es una estructura más o menos larga y cilíndrica que une el limbo al tallo a nivel de los nudos. En el ángulo agudo que se forma en el punto de unión entre el tallo y el peciolo se localizan las yemas axilares de las que partirán nuevas ramas. Hay hojas denominadas sésiles, que carecen de peciolo, donde el limbo se une directamente al tallo.

El tamaño de las hojas es variable y, en general, una hoja pequeña se asocia a lugares con una mayor altitud, poca lluvia, pocos nutrientes en el suelo, y a lugares calientes y secos. La exposición a la luz solar es otro factor importante que afecta al tamaño y grosor de las hojas, incluso en una misma planta. Las hojas con más exposición solar son más pequeñas y más

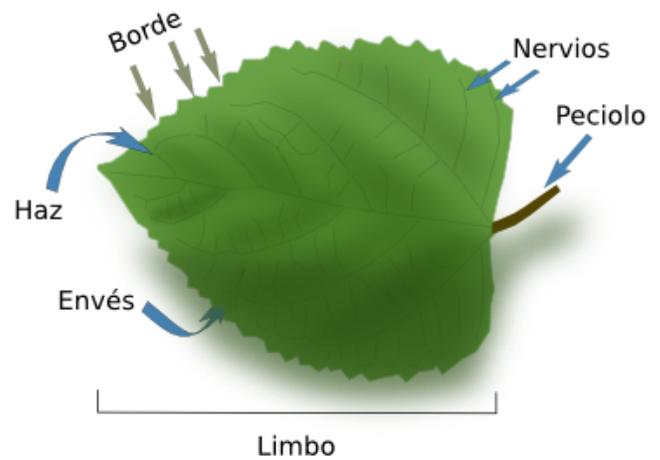


Figura 2: Partes de la hoja.

gruesas, sobre todo por el desarrollo del parénquima, pero también tienen un sistema vascular y una epidermis más desarrollados que las hojas denominadas de sombra.

En función de la complejidad del limbo se puede dividir a las hojas en simples y compuestas. Las simples tienen un limbo continuo y sin dividir, mientras que las compuestas poseen varias subunidades, denominadas folíolos, cada una de ellas asemejándose a una hoja distinta (Figura 3). Distinguir una hoja de un folíolo es posible por la presencia o no de yemas axilares, sólo las hojas las tienen.

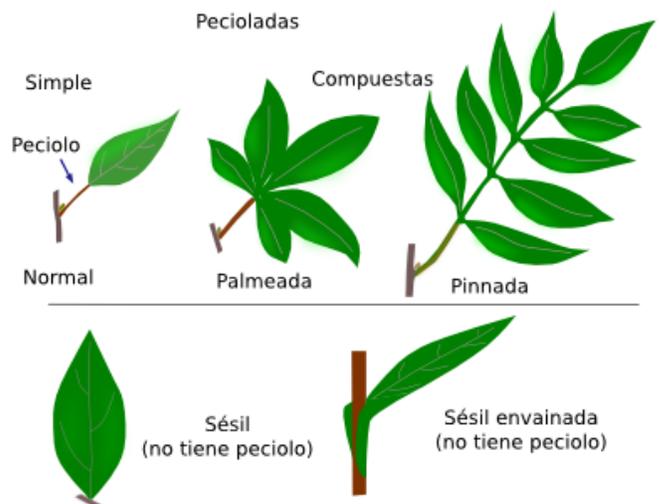


Figura 3: Tipos de hojas según la estructura del limbo y según tengan o no peciolo.

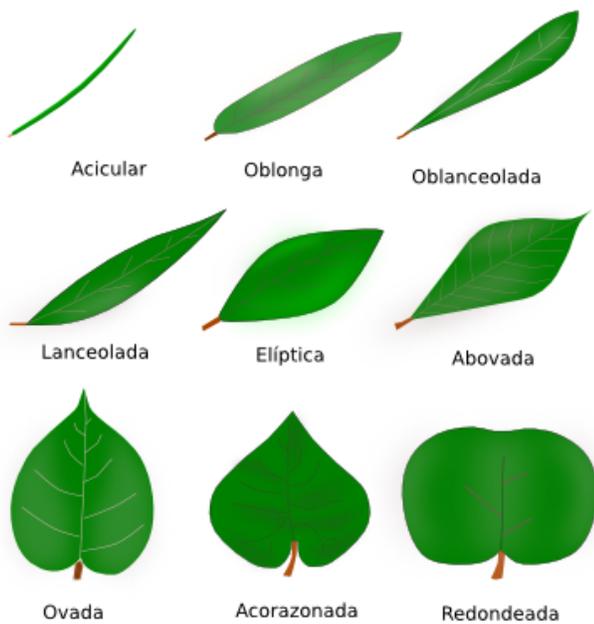


Figura 4: Tipos de hojas con morfología diferente.

La variabilidad morfológica del limbo también es enorme y viene genéticamente condicionada por la especie, lo cual es el resultado de una adaptación evolutiva a su medio ambiente, incluyendo a los herbívoros. Hay una gran diversidad de tipos de hojas que reciben distintos nombres según su morfología (Figura 4).

Los haces vasculares de la hoja se denominan también nervios o venas, y su manera de organizarse se denominada nerviación o venación de la hoja. Su organización anatómica sirve para dividir a dos grandes grupos de especies de plantas. Las que tienen hojas con una nerviación sencilla se denominan micrófilas (por ejemplo los helechos), mientras que las que tienen una nerviación compleja se denominan megáfilas (por ejemplo las plantas con flores). Estos dos tipos de organización parece que han aparecido de manera independiente durante la evolución, es decir, no son homólogas. Dentro de las plantas con flores, en las dicotiledóneas suele haber un nervio principal que se va ramificando y en cada ramificación disminuye el diámetro del nervio. A este patrón de ramificación se le denomina reticular (Figura 5). El nervio principal recorre el eje central de la hoja, desde el peciolo hasta la punta de la hoja. A este nervio más el tejido que le rodea se les denomina costilla. En las

monocotiledóneas los nervios corren paralelos al eje principal de la hoja y son del mismo diámetro. A este tipo de nerviación se le llama paralela. Aquí también aparecen otros vasos conductores de pequeño calibre que conectan a los grandes y paralelos. Aunque la inmensa mayoría de las plantas vasculares presentan un sistema de nervios puede ser reticular o paralelo, también hay rarezas como el Gingo, donde el patrón de nerviación es dicotómico. Las hojas de coníferas tienen uno o dos nervios que corren paralelos al eje mayor. Por otra parte, Las plantas acuáticas o hidrófitas tienen un sistema vascular muy reducido.

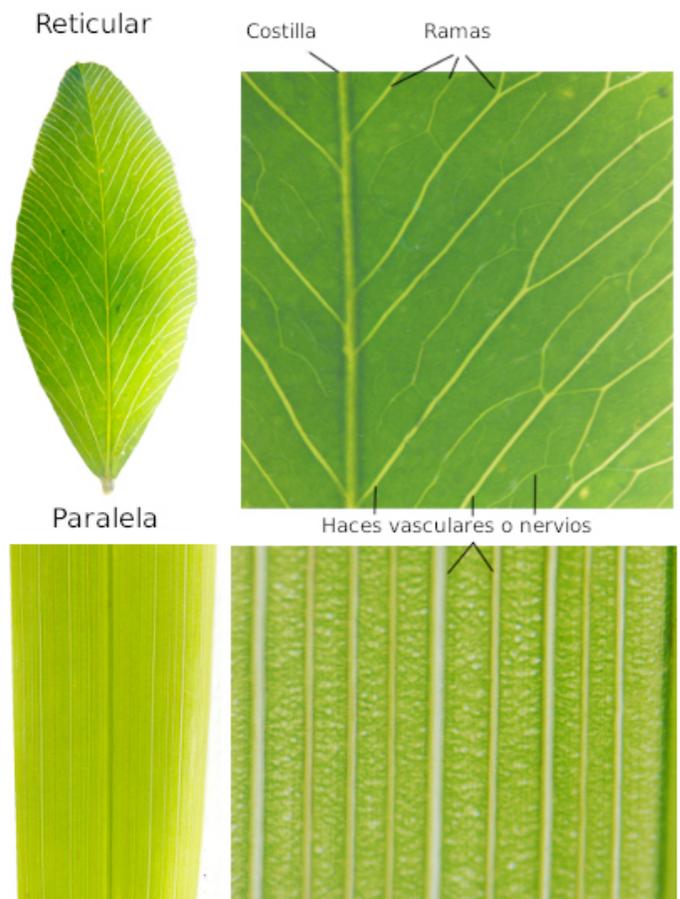


Figura 5: Tipos principales de nerviación de las hojas.

La nerviación de las hojas de una misma especie de planta, aunque pueda presentar un patrón general común, éste es variable dependiendo del ambiente. Son más predecibles los nervios mayores, mientras que

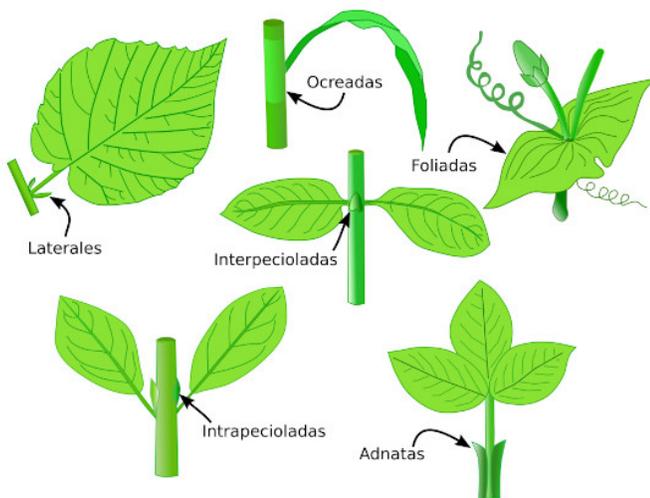


Figura 6: Tipos de estípulas.

la organización es más diversa a medida que disminuye el calibre de los nervios, incluso en una misma planta. Además, al menos en dicotiledóneas, las hojas retienen una cierta capacidad de cambio incluso en órganos desarrollados y funcionales, por ejemplo, para adaptarse a heridas.

Los peciolos de las hojas de dicotiledóneas pueden tener un sólo haz vascular, que es el resultado de un solo radio foliar del tronco o de la fusión de varios. En las hojas grandes el peciolo puede tener más de un haz vascular, uno grande central y varios periféricos más pequeños. El grande será la vena central de la hoja. En las hojas muy grandes puede haber un cilindro vascular en el peciolo. En las hojas de monocotiledóneas los peciolos muestran varios haces vasculares dispuestos en el parénquima.

En la base de las hojas se desarrollan unas estructuras a modo de pequeñas hojas o escamas denominadas estípulas (Figura 6), pero en las monocotiledóneas la escama se dilata para formar vainas que abrazan al tallo.

Algunas hojas modifican enormemente su desarrollo y forman estructuras que no están estrictamente relacionadas con la fotosíntesis. Así, algunas hojas se asocian a las flores para formar las brácteas que rodean a los pétalos, pueden formar espinas como en algunos espinos (no confundir con las espinas de las

zarzas que son derivadas del tallo), sirven para atrapar insectos en las plantas carnívoras, etcétera.

La disposición de las hojas en el tallo principal y en las partes iniciales de las ramas laterales se da en las plantas que tienen una vida corta de una temporada. Pero en las plantas que viven varios años las hojas crecen en las partes de las ramas laterales y del tallo principal que han crecido durante ese año o en los años inmediatamente anteriores. Las hojas caen en los árboles caducos, pero en los perennes pueden durar varios años. Independientemente de eso las hojas nuevas crecen en los brotes nuevos. La organización de las hojas puede ser en espiral cuando las hojas aparecen alternando la posición y la altura a modo de hélice, opuestas cuando hay dos hojas al mismo nivel y una a cada lado del tallo, o verticiladas cuando encontramos tres o más hojas a una misma altura en el tallo. Se llama filotaxia a la organización de las hojas.

2. Tejidos

Epidermis

En la superficie del haz, o adaxial, de la hoja hay una epidermis con cutícula con capas muy gruesas de cutina y ceras, y, por lo general sin estomas, mientras que en la superficie del envés, o abaxial, hay una epidermis más delgada, con una cutícula menos desarrollada y con gran densidad de estomas (Figura 7). En las plantas xerófitas (adaptadas a ambientes secos) la epidermis está muy cutinizada. Hay hojas denominadas epistomáticas, donde los estomas sólo aparecen en la cara adaxial, como en las hojas flotantes acuáticas, hipostomáticas, donde sólo aparecen en la cara abaxial, y anfistomáticas cuando aparecen en las dos caras. Por último, las hojas sumergidas no suelen tener estomas. La distribución de los estomas es aparentemente azarosa en la epidermis de las hojas de plantas dicotiledóneas, mientras que se disponen en hileras paralelas al eje mayor de la hoja en plantas monocotiledóneas. Las plantas xerófitas suelen presentar mayor número de estomas puesto que permiten un rápido intercambio de gases en los cortos periodos de tiempo de disponibilidad de agua. Además, en este tipo de plantas, estos estomas están hundidos respecto a la epidermis.

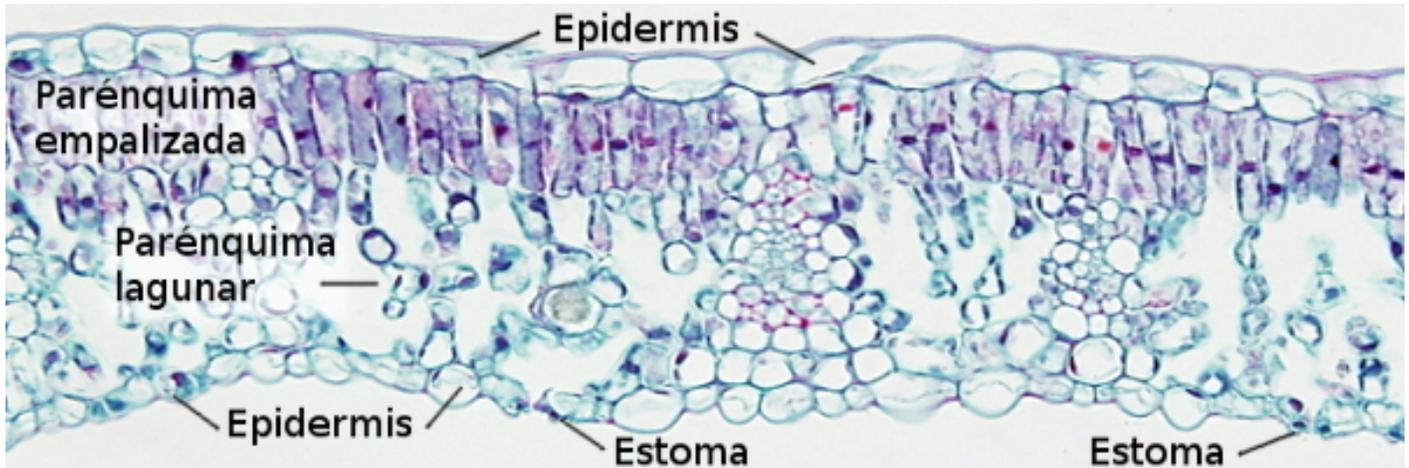


Figura 7: Tejidos y organización típicos de una hoja de dicotiledónea.

En la epidermis de las hojas de muchas plantas hay algunas células que se diferencian para transformarse en pelos o tricomas. Los tricomas pueden ser unicelulares o multicelulares, y pueden tener diversas funciones como protección, glandulares, evitar la pérdida de agua, etcétera. Las hojas que carecen de tricomas se denominan glabras y las que los tienen pubescentes. En muchas monocotiledóneas hay unas células diferenciadas en la epidermis denominadas buliformes cuya función es desenrollar y extender la hoja cuando hay humedad. En la mayoría de las especies las células epidérmicas no suelen contener cloroplastos, a excepción de las células de los estomas. La epidermis de algunas hojas tienen paredes libres en forma de lente que concentra la luz en el parénquima.

Mesófilo

Entre las dos capas epidérmicas nos encontramos con el mesófilo, que es tejido parenquimático. Suelen distinguirse dos tipos presentes en la misma hoja: parénquima en empalizada (o clorofílico) y el parénquima lagunar (o esponjoso, que se suele también llamar aerénquima). Sin embargo, el mesófilo puede ser homogéneo en algunas especies. El parénquima en empalizada, próximo a la superficie del haz, es un tejido fotosintético con células que contienen una gran cantidad de cloroplastos. Sus células son alargadas y se disponen empaquetadas y perpendiculares a la superficie epidérmica, y por ello se habla de parénquima en empalizada. Mientras, en la zona del envés las células son más redondeadas, también

contienen cloroplastos, pero hay grandes espacios intercelulares, por lo que se habla de parénquima lagunar, o aerénquima. En general las plantas acuáticas tienen un mesófilo con muchos y grandes espacios intercelulares. Los espacios intercelulares están conectados con los estomas y son importantes para el trasiego de gases necesarios para la fotosíntesis. Sin embargo, en algunos casos es difícil distinguir entre estas dos partes del mesófilo. En algunas leguminosas y otras dicotiledóneas, los haces vasculares están conectados por láminas de tejido parenquimatoso llamado mesófilo paravenal, que se supone ayuda al transporte de sustancias entre el mesófilo y los haces vasculares.

La disposición normal del mesófilo es parénquima clorofílico en empalizada próximo a la cara adaxial y el parénquima lagunar hacia la cara abaxial. A estas hojas se las conoce como dorsiventrales, pero también existen las isolaterales, donde se suceden parénquima en empalizada, lagunar y en empalizada, como ocurre en algunas xerófitas, y las homogéneas, donde todo el mesófilo es similar, como ocurre en gramíneas y pinos.

En muchas hojas hay esclerénquima y colénquima localizados bajo la epidermis, formando una capa denominada hipodermis. La hipodermis, además de sostén, contribuye a evitar la pérdida de agua. También hay esclerénquima rodeando a los vasos conductores proporcionan sostén a los tejidos de la hoja. Las hojas de las plantas acuáticas tienen muy poco esclerénquima y colénquima, o carecen de ellos. El mesófilo puede contener conductos secretores como los

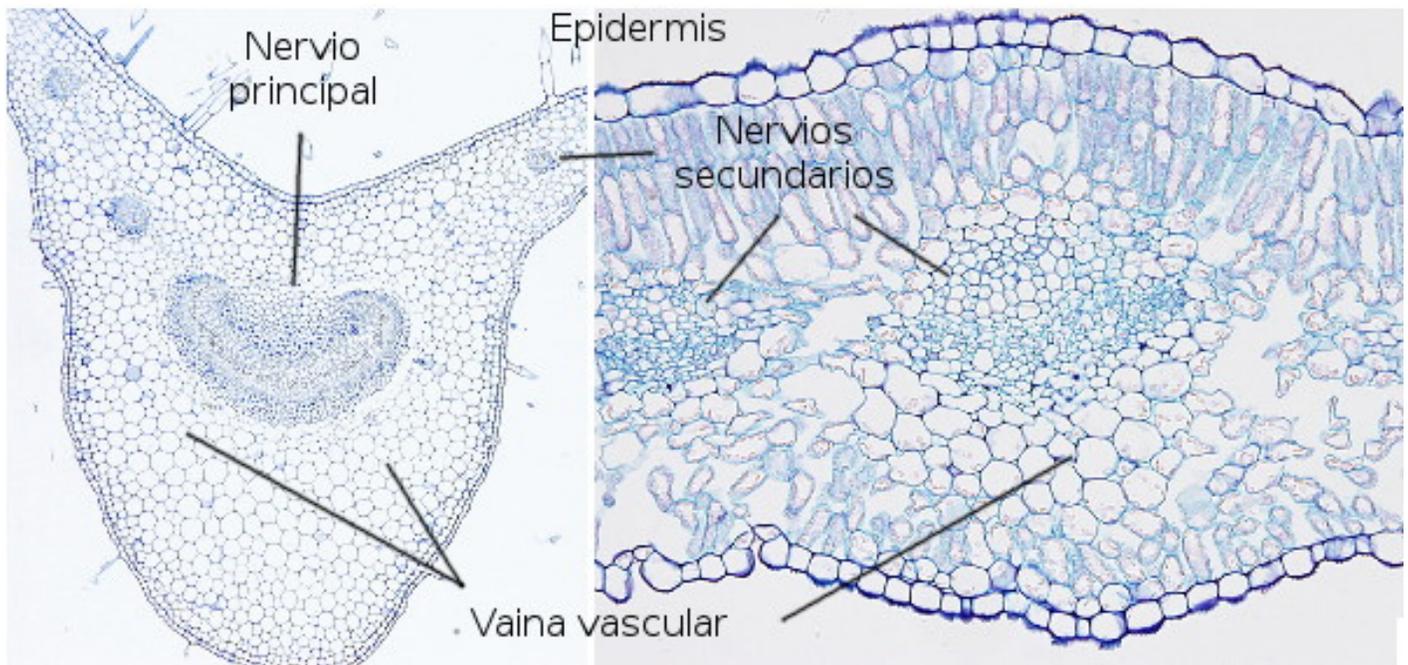


Figura 8: Los haces vasculares de las hojas forman estructuras alargadas denominados nervios. En esta imagen los nervios están cortados transversalmente.

resiníferos de los pinos, cavidades de aceites como en el eucalipto, laticíferos, etcétera.

Nervios

Las hojas poseen vasos conductores, denominados nervios (Figura 8), para llevar agua y sales a las células fotosintetizadoras, y recoger los productos orgánicos de la fotosíntesis y repartirlos por el resto de la planta. Los vasos están formados por xilema y floema, además de tejido parenquimático alrededor. El xilema normalmente está orientado hacia la parte adaxial, mientras que el floema hacia la parte abaxial.

El sistema conductor en las hojas es un entramado de nervios interconectados. Los nervios de la hojas tienen distintos patrones de organización según la especie, aunque en todas siguen un patrón jerárquico, basada en la anchura del haz en el punto de inserción del nervio mayor. Los nervios primarios y secundarios se consideran los principales, no sólo por su diámetro sino porque están rodeadas de parénquima perivascular, denominado vaina vascular. Esta vaina vascular puede estar formada por una o varias células de espesor. A veces también aparece colénquima y esclerénquima. En algunas angiospermas las células de

la vaina vascular pueden tener paredes suberizadas de manera similar a la endodermis, la cual podría ser una barrera apoplástica a la difusión. En algunas especies hay recubrimientos adicionales de parénquima de la vaina vascular que se llaman extensión de la vaina vascular. Los nervios de tercer y cuarto orden, o nervios menores, suelen estar embebidos en el mesófilo. Puede haber hasta de sexto orden. Los nervios más pequeños terminan de manera ciega. Cada uno tiene su misión. Los nervios menores son los responsables de recoger los productos sintetizados por el mesófilo, mientras que los mayores están dedicados al transporte de dichos productos. Otra misión importante de los nervios es dar soporte mecánico a la estructura de la hoja. Para ello los nervios mayores se están rodeados por células de colénquima y esclerénquima, sobre todo en dicotiledóneas, mientras que en las monocotiledóneas pueden presentar fibras de esclerénquima.

En las gramíneas hay especies que se distinguen por desarrollar la fotosíntesis tipo C3 o la tipo C4, siendo la C4 la más productiva. Las hojas de ambos tipos de plantas tienen también diferencias estructurales. Se caracterizan por tener vainas de parénquima vas-

cular en las hojas muy desarrollado. Así, tienen dos capas concéntricas, externa de mesófilo típico e interna de parénquima, alrededor de los haces vasculares. Las células de parénquima son grandes y con muchos cloroplastos (esta disposición se denomina anatomía de Kranz). Además, la separación entre nervios es escasa, no más del grosor de cuatro células de parénquima clorofílico. Las plantas C3 no poseen una organización de capas concéntricas en torno a los haces vasculares y las células de la vaina vascular son pequeñas y con pocos cloroplastos. Internamente, la vaina vascular tienen una capa de células más pequeñas denominada mestoma. La separación entre nervios en las plantas C3 es de más de 4 células de parénquima clorofílico (en torno a 12 de media).

Endodermis, transfusión

En las hojas de las gimnospermas hay dos elementos adicionales que separan el haz vascular del mesófilo: la endodermis y el tejido de transfusión. La endodermis es una capa de células que a veces tienen bandas de Caspari y funcionan de manera similar a la endodermis de la raíz: impedir el movimiento incontrolado de solutos vía apoplasto (aunque en las raíces la banda de Caspari es impermeable). Además, se ha sugerido que la endodermis previene la formación de hielo y contribuye a las características de flexibilidad de la hoja en forma de aguja. En cooperación con el tejido de transfusión también participa en la carga del floema con elementos carbonados de la fotosíntesis. El tejido de transfusión incluye a células parenquimáticas y traqueidas especializadas. Las traqueidas del tejido de transfusión son células muertas y participan en la descarga del xilema, mientras que las parenquimáticas están vivas y forman puentes entre la endodermis y las células de Strasburger del floema. Además, las hojas de los pinos tienen canales resiníferos.

3. Formación

Las hojas se originan a partir del meristemo apical caulinar, presente en el tallo principal y en el ápice de cada rama, gracias a la diferenciación de unas células periféricas de dicho meristemo denominadas células fundadoras. Éstas sufren divisiones periclinales y se

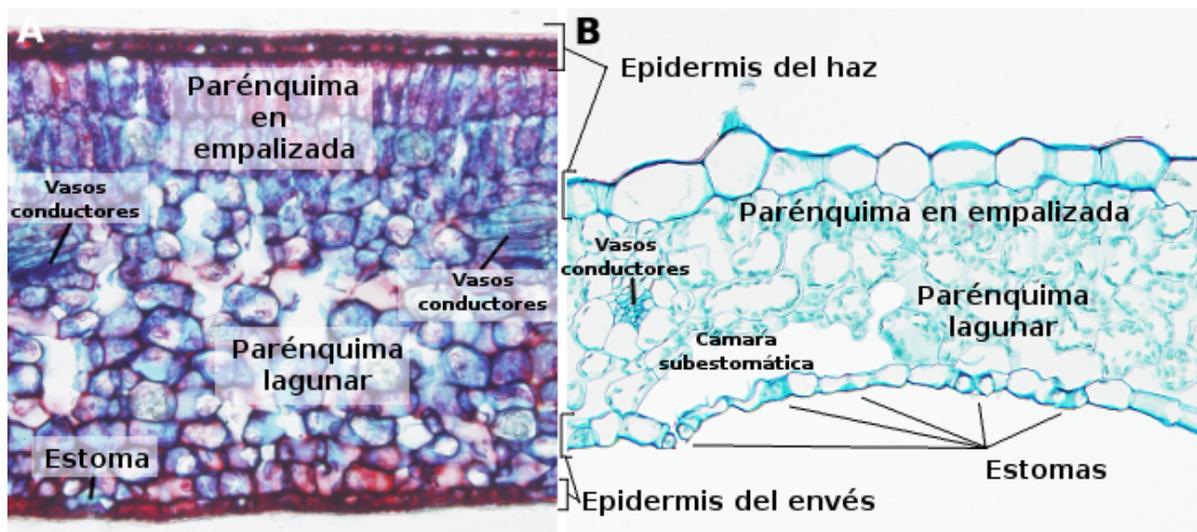
localizan en la zona sub-superficial de las partes laterales del meristemo apical. Su número inicial puede variar desde 10 a más de 100. El proceso de formación de la hoja pasa por tres estados: iniciación, crecimiento, donde se forman las protuberancias foliares y posteriormente los primordios foliares, y expansión y maduración, donde la hoja sobre todo se expande para formar el limbo. El crecimiento de la hoja es sobre todo por crecimiento intercalar, es decir, por proliferación de las células que están entre el ápice y la base de la hoja, y por aumento del tamaño celular. Hay que tener en cuenta que una hoja es un órgano complejo en cuanto a organización puesto que posee tres ejes: próximo-distal, adaxial-abaxial y medio-lateral. Las células han de saber en qué lugar se encuentran durante su diferenciación.

En los primordios de las hojas, las células del procámbium emergen inicialmente del tejido fundamental, de unas capas celulares subepidérmicas. Estas células iniciales de la hoja se generan por la acción de la auxina a alta concentración. Se organizan en cadenas para formar los nervios de las hojas. Estas venas no se generan por crecimiento o proliferación en longitud sino por adición de nuevas células procambiales. Esto parece producirse por el denominado efecto de canalización de la auxina. Las células para ser procámbium necesitan una alta concentración de auxina, y una vez diferenciadas parecen canalizar mejor la auxina a su vecina, por lo que ésta también se diferencia en procámbium, y así sucesivamente.

Bibliografía

- Bar M, Ori N. 2014. Leaf development and morphogenesis. *Development* 141, 4219-4230.
- Dkhar J, Pareek A. 2014. What determines a leaf's shape? *Evodevo* 5:47.
- Pongrac P, Baltreinaite E, Vavpetič P, Kelemen M, Kladnik A, Budič B, Vogel-Mikuš K, Regvar M, Baltrenas P, Pelicon P. 2019. Tissue-specific element profiles in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles. *Trees*. 33:91-101.

3 Hoja: dicotiledónea



Órgano: hojas de dicotiledónea

Especie: A) camelio (*Camellia japonica*); B) dedalera (*Digitalis purpurea*).

Técnica: A) corte de vibratomo y B) corte de parafina teñidos con safranina/azul alcian.

En estas imágenes se muestran cortes transversales de dos hojas de dicotiledóneas (ver también las que aparecen más abajo). Ambas presentan la estructura típica en la que aparece una epidermis monoseriada (una sola capa de células) en la superficie de la hoja orientada hacia el Sol, denominada haz. En el caso de la camelia (A) esta epidermis muestra una cutícula bien desarrollada. El interior de la hoja está formado por células parenquimáticas con numerosos cloroplastos, que forman el parénquima clorofílico o mesófilo. En la mayoría de las hojas dicotiledóneas este parénquima se divide en dos partes según la disposición de dichas células: parénquima clorofílico en empalizada y parénquima clorofílico lagunar.

El parénquima clorofílico en empalizada se sitúa justo debajo de la epidermis del haz y sus células son

cilíndricas y dispuestas de forma ordenada con su eje mayor perpendicular a la superficie de la hoja. Dejan muy pocos espacios intercelulares. El parénquima clorofílico en empalizada puede estar más o menos desarrollado. En la imagen de la camelia (A) está formado por dos filas de células, mientras que en la dedalera (B), que tiene hojas mucho más delgadas, está poco desarrollado y consta de una sola fila de células poco compactadas, en algunas zonas es difícil ver la estructura típica en empalizada.

El parénquima clorofílico lagunar se encuentra bajo el parénquima clorofílico. Está formado por células con de aspecto irregular y con numerosos espacios intercelulares. Según el grosor de la hoja puede estar más (A) o menos desarrollado (B). En su parte más próxima a la superficie del envés pueden aparecer grandes espacios sin células (B) que corresponden a las cámaras subestomáticas. La superficie del envés está formada por una epidermis uniseriada donde se encuentran numerosos estomas, cuyo número depende del tipo de hoja (ver imagen A). La cutícula de la epidermis del envés suele ser más delgada que la de la epidermis del haz.

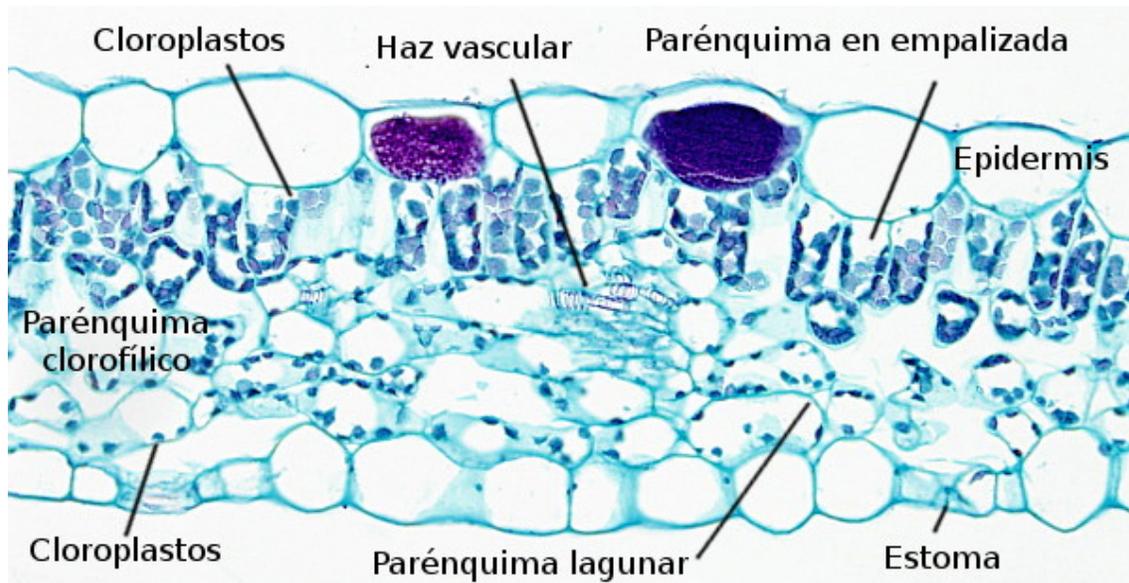


Figura 9: Tejidos y organización típicos de una hoja de violeta, dicotiledónea.

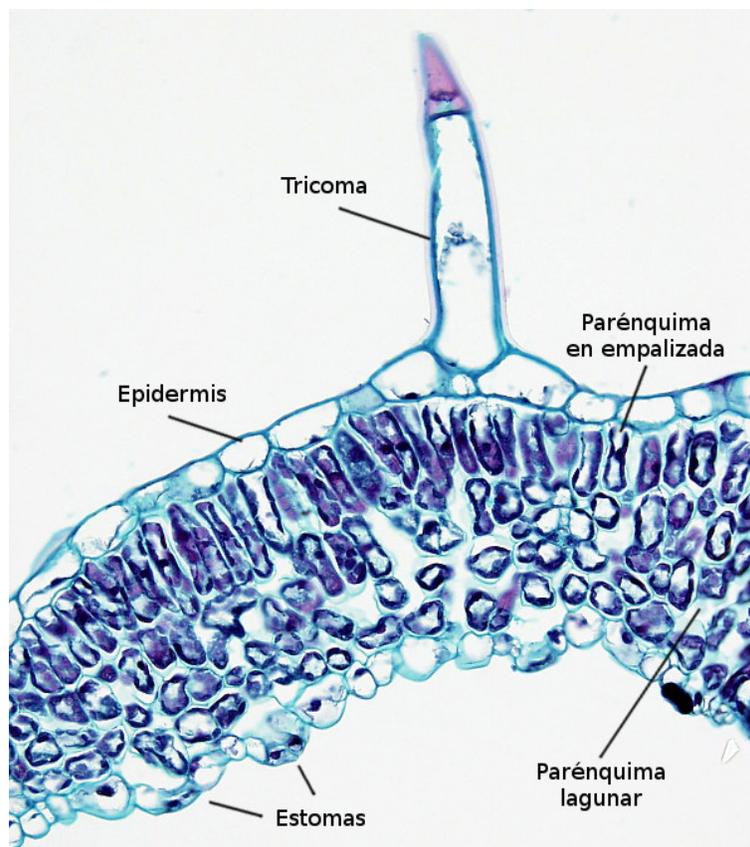


Figura 10: Organización de una hoja de malva, dicotiledónea.

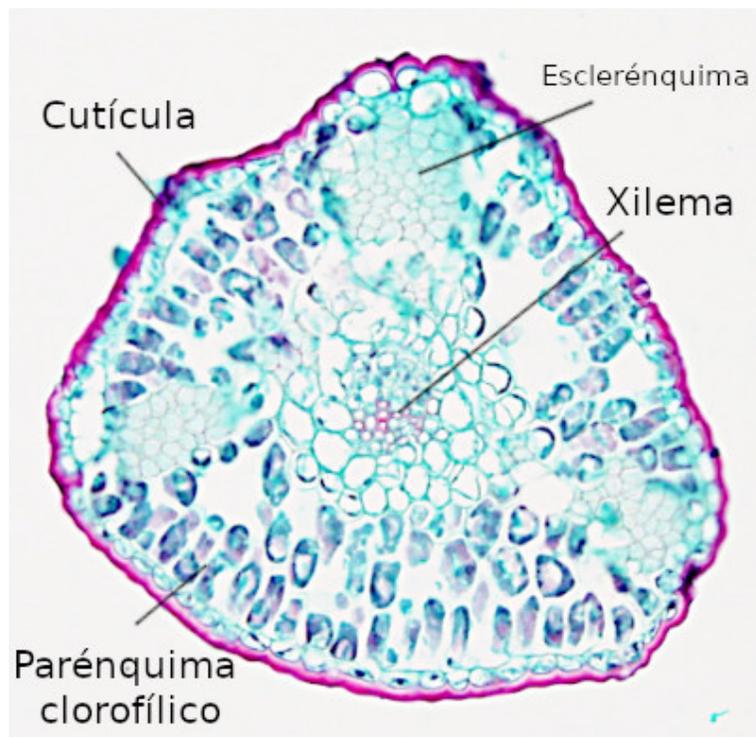
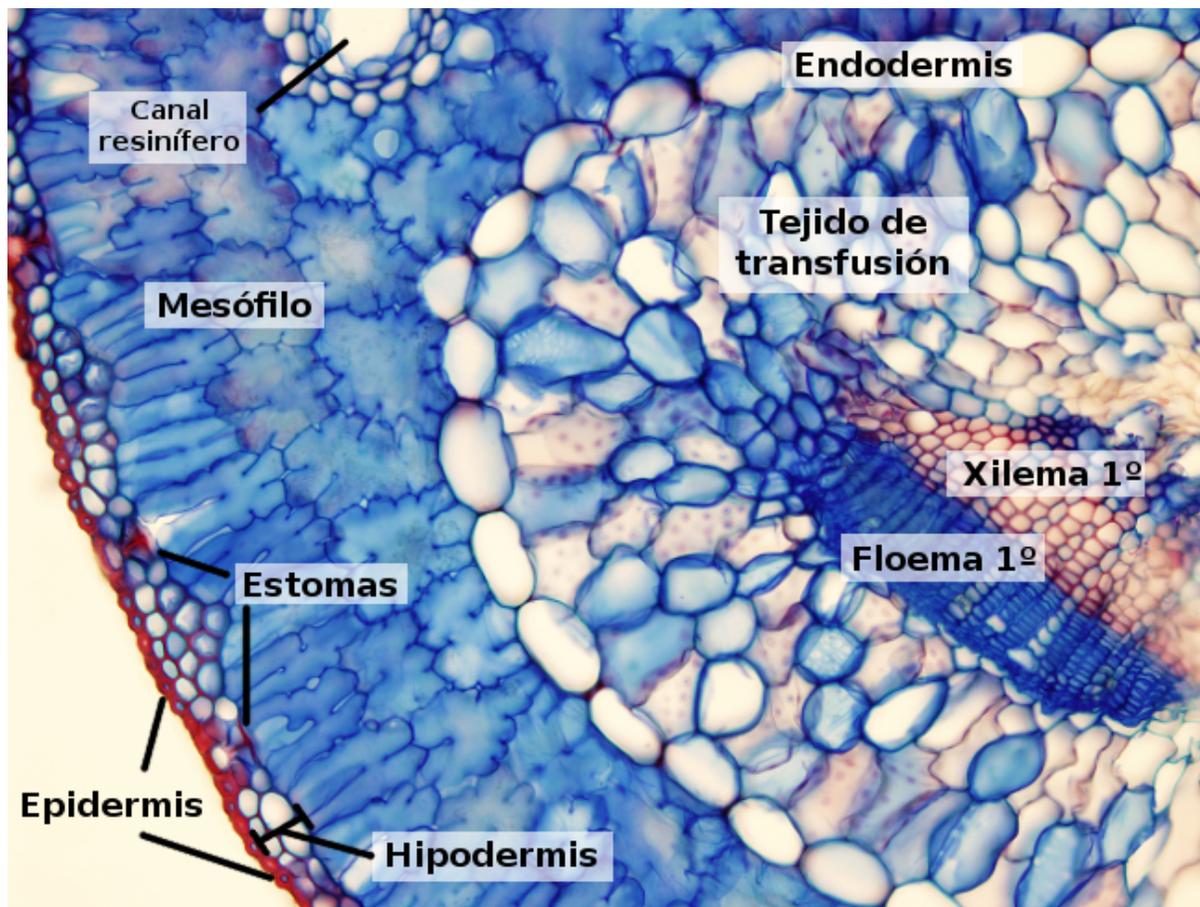


Figura 11: Espina de *Ulex europaeus*, dicotiledónea. Hay modificaciones de hojas que se transforman en estructuras cilíndricas y forman espinas, con función protectora y fotosintética.

4 Hoja. Gimnosperma.



Órgano: hoja de gimnosperma.

Especie: pino (*Pinus sp.*).

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcian.

La hoja de pino, o acícula, se caracteriza por presentar una epidermis de células muy lignificadas, debajo de las cuales se observan dos o tres filas de células que forman la hipodermis, las cuales tienen paredes secundarias también lignificadas que parecen ser macroesclereidas. Tanto en la zona adaxial (haz) como en la abaxial (envés) de la hoja se disponen los estomas, los cuales son de tipo hundido, es decir, las células oclusivas no se encuentran al mismo nivel que la epidermis sino en el tejido subepidérmico. El parénquima clorofílico en este caso es homogéneo, todas las células parecen disponerse en empalizada con

pocos espacios intercelulares. Una capa celular denominada endodermis rodea al tejido de transfusión, en el que se encuentran haces vasculares. El aspecto homogéneo del xilema primario es resultado de la ausencia de tráqueas y la presencia únicamente de traqueidas, lo que nos indica que estamos ante una gimnosperma. El floema primario está formado por células cribosas que se encuentran muy apiladas y son difíciles de distinguir de las células acompañantes. El tejido de transfusión está formado por células en las que es fácil distinguir punteaduras areoladas, que son sistemas de comunicación intercelular, y que en la imagen aparecen como discos de un marrón tenue. Las células que presentan las punteaduras son traqueidas, que están entremezcladas con células parenquimáticas de reserva con una pared celular más azulada. También se observan canales resiníferos en el

mesófilo.

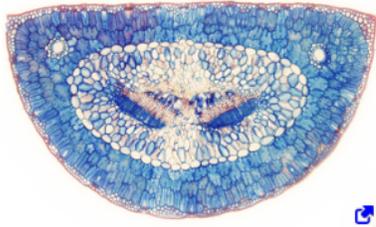


Figura 12: hoja de gimnosperma

En las hojas de las gimnospermas hay dos elementos adicionales, respecto a las angiospermas, que separan el haz vascular del mesófilo: la endodermis y el tejido de transfusión. La endodermis es una capa de células que a veces tienen bandas de Caspari y funcionan de manera similar a la endodermis de la raíz: impedir el movimiento incontrolado de solutos vía apoplasto (aunque en las raíces la banda de Caspari es impermeable). Además, se ha sugerido que la endodermis

previene la formación de hielo y contribuye a las características de flexibilidad de la hoja de aguja. En cooperación con el tejido de transfusión también participa en la carga del floema con elementos carbonados de la fotosíntesis. El tejido de transfusión incluye a células parenquimáticas y traqueidas especializadas. Las traqueidas del tejido de transfusión son células muertas y participan en la descarga del xilema, mientras que las parenquimáticas están vivas y forman puentes entre la endodermis y las células de Strasburger del floema. Además, las hojas de los pinos tienen canales resiníferos.

Cuando se estudian los minerales en los diferentes tejidos se observa que el magnesio, azufre y manganeso están concentrados en la endodermis, mientras que el calcio se concentra en la epidermis. El tejido de transfusión es rico en zinc, el floema en manganeso y potasio, el xilema en magnesio, y las células de Strasburger del floema son ricas en fósforo.