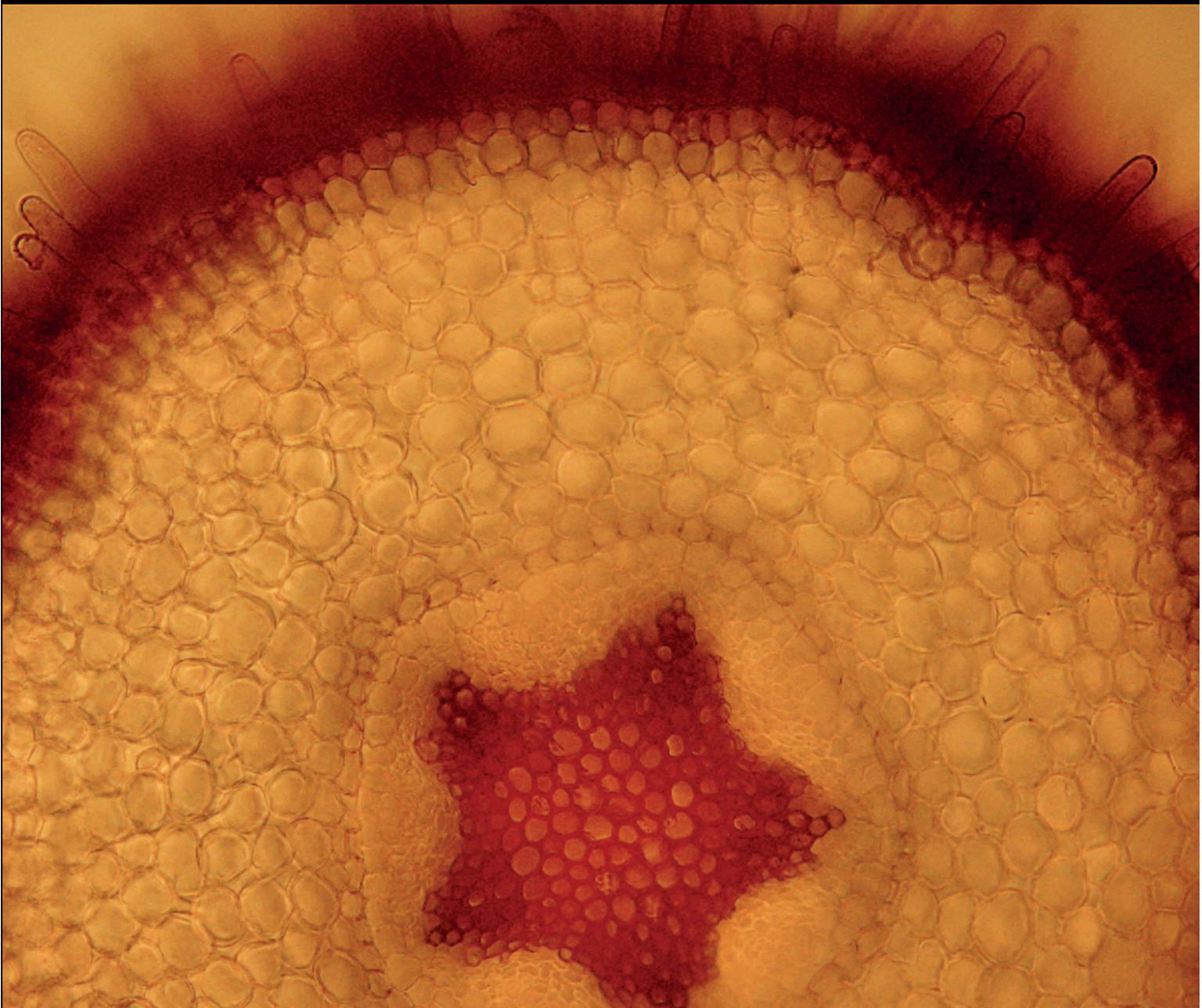
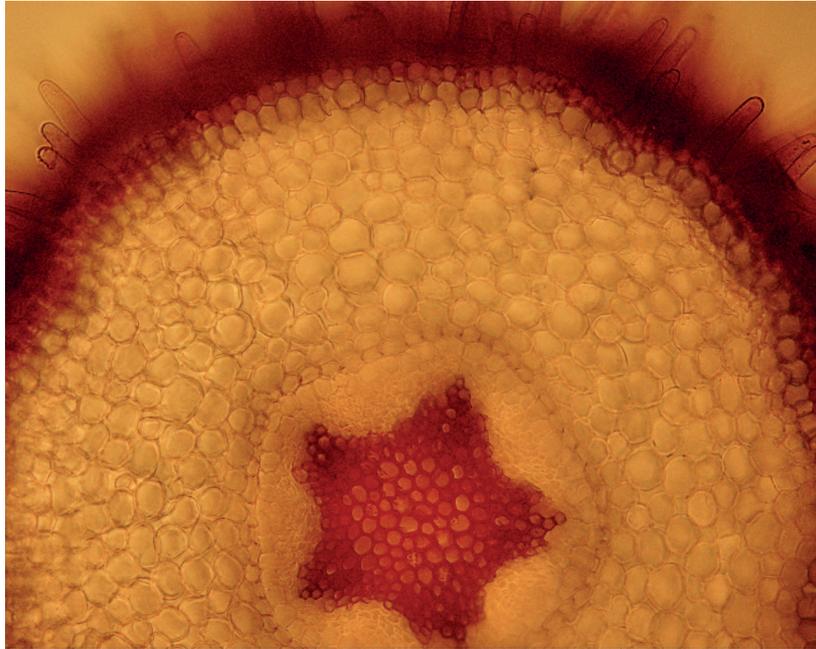


Anatomía de los Cítricos

B. MARTÍNEZ-ALCÁNTARA, F. TADEO, C. MESEJO, M.R. MARTÍNEZ-CUENCA, M. RUIZ,
C. REIG, M.A. FORNER-GINER, D.J. IGLESIAS, M. TALÓN, M. AGUSTÍ Y E. PRIMO-MILLO



Anatomía de los Cítricos



**Instituto Valenciano de
Investigaciones Agrarias:**

Belén Martínez

Francisco Tadeo

Mary Rus Martínez

Marta Ruiz

M^a Ángeles Forner

Domingo J. Iglesias

Manuel Talón

Eduardo Primo



**Instituto Agroforestal Mediterráneo,
Universidad Politécnica de Valencia:**

Carlos Mesejo

Carmina Reig

Manuel Agustí

Editores:

Eduardo Primo-Millo

Manuel Agustí

Cita recomendada:

Martínez-Alcántara, B., Tadeo, F., Mesejo, C., Martínez-Cuenca, M.R., Ruiz, M., Reig, C., Forner-Giner, M.A., Iglesias, D.J., Talón, T., Agustí, M., Primo-Millo, E. 2015. Anatomía de los Citricos. Primo-Millo, E. & Agustí, M. (Eds.) pp. 173.

IMPRESO EN ESPAÑA

PRINTED IN SPAIN

I.S.B.N.: 978-84-608-4029-9

Depósito Legal: V-3155-2015

Impresión:

GRAFICAS AGULLÓ, S.L.

C/ Industria, 8

03820 COCENTAINA

No está permitida la reproducción total o parcial de este material, ni la recopilación en un sistema informático, ni la transmisión en cualquier forma o por cualquier medio, ya sea electrónico, mecánico, por fotocopia, por registro o por otros métodos, sin el permiso previo y por escrito de los titulares del copyright y de la casa editora.

SUMARIO

1. LA CÉLULA Y SUS COMPONENTES	15
1.1. La pared celular	15
1.2. Las membranas celulares: el plasmalema, el tonoplasto y el retículo endoplásmico	16
1.3. El citoplasma y la vacuola	18
1.4. El núcleo	18
1.5. Las mitocondrias	20
1.6. Los plastos	20
1.7. El complejo de Golgi	22
1.8. Los microcuerpos o citosomas: lisosomas y glioxisomas	22
2. LOS TEJIDOS DE LOS CÍTRICOS	25
2.1. Meristemos	25
2.1.1. Meristemos primarios	25
2.1.2. Meristemos secundarios	27
2.2. Parénquimas	28
2.3. Tejidos de sostén	29
2.4. Tejidos protectores	30
2.4.1. La epidermis	30
2.4.2. La peridermis	32
2.5. Tejidos conductores o vasculares	34
2.5.1. El floema	34
2.5.1.1. Tipos de células que se encuentran en el floema	34
2.5.1.2. Clasificación del floema	36
2.5.2. El xilema	37
2.5.2.1. Tipos de células que se encuentran en el xilema	38
2.5.2.2. Clasificación del xilema	39
2.6. Tejidos secretores	41



3. LOS ÓRGANOS DE LOS CÍTRICOS	43
3.1. La raíz	43
3.1.1. Estructura primaria	44
3.1.2. Crecimiento secundario	47
3.1.3. Desarrollo de las raíces laterales	48
3.2. El tallo	48
3.2.1. Estructura primaria	50
3.2.2. Crecimiento secundario	53
3.3. La hoja	55
3.3.1. Desarrollo de la hoja	55
3.3.2. Estructura de la hoja adulta	56
3.3.3. Zonas de abscisión	58
3.4. La flor	59
3.4.1. Tipos de inflorescencias	60
3.4.2. Estructura de la flor	61
3.4.3. Reproducción sexual	68
3.4.3.1. Formación de los gametos femeninos	68
3.4.3.2. Formación de los gametos masculinos	69
3.4.3.3. Polinización	70
3.4.3.4. Fecundación	72
3.5. La semilla	72
3.5.1. Desarrollo inicial de la semilla	72
3.5.2. Estructura de la semilla madura	74
3.5.3. Características de las semillas	76
3.6. El fruto	76
3.6.1. El fruto en desarrollo	76
3.6.1.1. Fases de desarrollo del fruto	78
3.6.1.2. La formación de los gajos	81
3.6.2. Estructura del fruto maduro	82
3.6.2.1. La corteza del fruto	83
3.6.2.2. Los gajos	84
3.6.2.3. El pedúnculo del fruto	85



ORGÁNULOS 87

Org-1. Pared celular.	88
Org-2. Invaginación de la membrana plasmática.	88
Org-3. Células mostrando diferentes grados de vacuolación.	88
Org-4. Retículo endoplásmico rugoso.	88
Org-5. Núcleo.	88
Org-6. Mitocondria.	88
Org-7. Cloroplasto.	89
Org-8. Cloroplasto, grana y plastoglobulos.	89
Org-9. Amiloplasto.	89
Org-10. Cromoplasto.	89
Org-11. Área de Golgi.	89
Org-12. Lisosomas.	89

FLOEMA 91

Fl-1. Sección longitudinal tangencial del floema del tallo.	92
Fl-2. Sección transversal del floema del tallo.	93
Fl-3. Sección longitudinal del floema del tallo.	93
Fl-4. Sección transversal del floema de un tallo con crecimiento secundario.	94
Fl-5. Depositiones de calosa en el floema no funcional.	95
Fl-6. Detalle de tubo criboso.	95

XILEMA 97

X-1. Sección transversal del xilema secundario.	98
X-2. Sección transversal de los miembros de los vasos de un tallo.	99
X-3. Sección transversal del xilema del pedúnculo de una hoja.	99
X-4. Sección transversal del xilema.	99



X-5, X-6, X-7y X-8. Vista longitudinal de los miembros de los vasos con diferentes formas de depositarse la lignina en la pared celular secundaria.	100
---	-----

CÓRTEX 101

Cx-1. Sección del córtex de un tallo primario.	102
Cx-2. Sección longitudinal del córtex de un tallo con crecimiento secundario.	102
Cx-3. Sección transversal del córtex de un tallo con crecimiento secundario.	103
Cx-4. Células de la epidermis e hipodermis del tallo.	104
Cx-5. Células del parénquima cortical del tallo.	104

RAÍZ 105

R-1. Sección transversal de una raíz fibrosa en la zona de crecimiento activo próxima a su ápice.	106
R-2. Sección transversal de una raíz fibrosa madura.	106
R-3. Sección transversal de una raíz con crecimiento secundario.	106
R-4. Sección longitudinal del ápice de la raíz.	107
R-5. Pelos radiculares epidérmicos.	107
R-6. Sección transversal de una raíz desde cuyo periciclo emerge una raíz lateral.	108
R-7. Conexión de los tejidos conductores de la raíz mayor con los de la lateral derivada.	108
R-8, R-9, R-10 y R-11. Depositiones de suberina y lignina en células de la raíz.	109

TALLO 111

T-1. Sección longitudinal de una yema axilar.	112
T-2. Escamas recubriendo una yema axilar.	112
T-3. Sección longitudinal del ápice de un tallo en crecimiento activo.	113



T-4. Sección transversal de un brote en crecimiento activo próximo al ápice.	113
T-5. Sección transversal de un tallo primario.	114
T-6. Pelo epidérmico.	114
T-7. Sección transversal de un tallo con crecimiento secundario.	115
HOJAS	117
H-1. Sección transversal del mesófilo de una hoja.	119
H-2. Sección transversal del nervio central de una hoja.	119
H-3. Sección transversal del pedúnculo de una hoja.	120
H-4. Sección transversal de una hoja atravesada por un nervio secundario.	120
H-5. Nervio de rango inferior atravesando el parénquima lagunar de la hoja.	121
H-6. Glándula de aceites esenciales.	121
H-7. Sección transversal del estoma de la hoja.	121
H-8. Zona de abscisión del pedúnculo de la hoja.	122
H-9. Detalle de una capa de abscisión desarrollada.	122
H-10. Superficie del haz de la hoja.	123
H-11. Estoma.	123
H-12. Célula inmadura del parénquima en empalizada.	124
H-13. Célula madura del parénquima en empalizada.	124
H-14. Célula inmadura del parénquima lagunar.	124
H-15. Célula madura del parénquima lagunar.	124
FLOR	125
F-1. Botón floral.	126
F-2. Sección longitudinal de un botón floral.	126



F-3. Estadios fenológicos de la flor.	127
F-4. Partes de la flor.	127
F-5. Tipos de inflorescencias.	127
F-6. Sección transversal de una flor.	128
F-7. Sección transversal del pedúnculo floral.	128
F-8. Sección transversal de un sépalo y un pétalo de un botón floral.	129
F-9. Sección transversal de un pétalo.	129
F-10. Sección del borde de un pétalo.	129

OVARIO 131

O-1. Sección longitudinal de un carpelo.	132
O-2. Sección transversal del ovario.	133
O-3. Sección transversal de la pared del ovario.	133
O-4. Cavidad del ovario con un óvulo.	134
O-5. Ultraestructura de la epidermis del ovario.	135
O-6. Ultraestructura del mesocarpo externo del ovario.	135
O-7. Ultraestructura del mesocarpo interno del ovario.	135

ESTILO/ESTIGMA 137

ES-1. Sección longitudinal de la parte superior del estigma.	138
ES-2. Sección transversal del estilo.	138
ES-3. Sección longitudinal del estilo.	138
ES-4. Sección longitudinal del estilo.	138
ES-5. Detalle de canal estilar.	139
ES-6. Células que forman los canales estilares.	139
ES-7. Epidermis del estilo.	139



ÓVULO 141

Ov-1. Sección transversal de óvulos durante la antesis de la flor.	142
Ov-2. Sección transversal de óvulos después de la fecundación.	142
Ov-3. Sección transversal de un óvulo degenerado.	142
Ov-4. Sección longitudinal de las cubiertas de un óvulo.	143
Ov-5. Sección tangencial del tegumento externo del óvulo.	143
Ov-6. Sección transversal del tegumento externo del óvulo.	143
Ov-7. Óvulo.	144

POLEN 145

P-1. Sección transversal de un filamento.	147
P-2. Sección transversal de una antera.	147
P-3. Granos de polen en el interior de una antera abierta.	147
P-4. Tétradas.	148
P-5 y P-6. Microesporas en estado uninucleado.	148
P-7 y P-8. Primera división en el grano de polen.	148
P-9 y P-10. Granos de polen maduros.	148
P-11 y P-12. Granos de polen adheridos al fluido estigmático.	149
P-13. Tubo polínico emergiendo del grano de polen.	149
P-14. Grano de polen germinado en un medio de cultivo.	150
P-15. Detalle de las papilas del estigma.	150
P-16. Granos de polen germinando sobre la superficie del estigma.	150
P-17. Tubo polínico atravesando las papilas.	151
P-18. Tubos polínicos penetrando en el estigma.	151
P-19. Tubos polínicos desplazándose por el estilo.	151
P-20. Tubo polínico penetrando en el óvulo a través del micrópilo.	151



SEMILLA 153

S-1. Sección longitudinal de una semilla en avanzado estado de desarrollo.	155
S-2. Sección de la zona micropilar de una semilla inmadura.	155
S-3. Sección de la zona chalazal de una semilla inmadura.	155
S-4. Sección de las cubiertas de una semilla inmadura.	156
S-5. Sección de las cubiertas de una semilla madura.	156
S-6 y S-7. Estados iniciales de desarrollo del embrión zigótico.	157
S-8, S-9, S-10 y S-11. Embriones nucelares en diferentes estados de desarrollo.	157
S-12 y S-13. Secciones longitudinales de semillas inmaduras con embriones nucelares en diferentes estados de desarrollo.	157
S-14. Embrión en estado avanzado de desarrollo.	158
S-15. Célula de un cotiledón maduro previo al inicio de la germinación de la semilla.	159
S-16 y S-17. Células de cotiledones después de iniciado el proceso de germinación.	160
S-18. Detalle de los cuerpos proteicos y de las vesículas de lípidos de los cotiledones antes de la germinación.	161
S-19. Glioxisoma próximo a las vesículas de lípidos al comienzo de la germinación.	161
S-20. Amiloplasto en los cotiledones durante el proceso de germinación.	161

FRUTO 163

Fr-1. Ovario al inicio de la Fase I y frutitos en la mitad y al final de la misma.	165
Fr-2. Sección transversal de la pared del pericarpo del fruto en el momento de caída de pétalos.	166
Fr-3. Sección transversal de la pared del pericarpo del fruto al final de la caída fisiológica.	166



Fr-4. Sección transversal de la pared del pericarpo del fruto al inicio de la maduración.	166
Fr-5. Sección transversal de la pared del pericarpo del fruto en avanzado estado de madurez.	166
Fr-6. Células del epicarpo de un fruto en desarrollo.	167
Fr-7. Células del mesocarpo externo de un fruto en desarrollo.	167
Fr-8. Células del mesocarpo interno de un fruto en desarrollo.	167
Fr-9. Células del mesocarpo de un fruto maduro.	167
Fr-10. Emergencia carpelar.	168
Fr-11. Primordio de una vesícula de zumo.	168
Fr-12. Sección longitudinal de las vesículas de zumo.	168
Fr-13. Sección transversal de las vesículas de zumo.	168
Fr-14, Fr-15 y Fr-16. Diferentes estados de desarrollo de los primordios de las vesículas de zumo, en la parte interna de la pared que limita la cavidad del ovario (microscopía electrónica de barrido).	169
Fr-17. Vesículas de zumo en el interior de un gajo.	169
Fr-18. Partes de un fruto maduro.	170
Fr-19. Superficie externa de un fruto.	171
Fr-20. Detalle de las células de la epidermis e hipodermis de un fruto maduro.	171
Fr-21. Sección transversal del pedúnculo del fruto en desarrollo.	172
Fr-22. Sección transversal del pedúnculo del fruto maduro.	172
BIBLIOGRAFÍA	173



1. LA CÉLULA Y SUS COMPONENTES

Los cítricos, como todos los organismos vegetales, están formados por células, que se agrupan para formar los diferentes tejidos. En las células se encuentran los siguientes orgánulos y componentes: pared celular, sistemas membranosos (membrana plasmática o plasmalema, tonoplasto, retículo endoplásmico), ribosomas, vacuola, núcleo, mitocondrias, plastos, áreas de Golgi y microcuerpos.

En una célula, la membrana periférica o plasmalema encierra un espacio denominado protoplasto, mientras que se denomina citoplasma o citosol al espacio celular que se encuentra por fuera de las membranas de los orgánulos. El plasmalema de una célula se comunica con el de otra vecina a través de unos canales denominados plasmodesmos. Los protoplastos así unidos conforman un espacio continuo que se denomina simplasto, mientras que al conjunto formado por las paredes celulares y los espacios intercelulares, se le denomina apoplasto.

1.1. La pared celular

Las células de todos los tejidos presentan por la parte externa del plasmalema una pared celular gruesa y relativamente rígida que permite el transporte pasivo de sustancias. Los constituyentes químicos que forman la pared se sintetizan en el citoplasma y son secretados después al exterior para entrar a formar parte de la pared celular. Por tanto, la pared es un producto y no un componente del citoplasma de la célula. La pared es indispensable para la célula ya que evita que la incorporación de agua por vía osmótica produzca un hinchamiento excesivo de la misma, que podría llegar a reventarla. No obstante, la pared es relativamente elástica y permite, dentro de ciertos límites, cambios reversibles en el volumen celular.

La pared celular está compuesta fundamentalmente por carbohidratos (90% en peso seco) y proteínas (10% en peso seco). La pared puede incorporar y retener agua y, por tanto, sus componentes se encuentran hidratados. Entre los carbohidratos encontramos pectinas, celulosa y hemicelulosa. Las proteínas son glicoproteínas (cadenas polipeptídicas unidas a carbohidratos) especialmente ricas en el aminoácido hidroxiprolina.

En la pared de una célula madura pueden distinguirse varias capas, que de fuera hacia dentro de la célula son: la lámina media, la pared primaria y la pared



secundaria (Fig. Or-1). La lámina media es compartida por las células contiguas en sus zonas de contacto y está compuesta por pectinas. La pared primaria, situada inmediatamente por debajo de la lámina media, está compuesta por microfibrillas de celulosa, hemicelulosa y proteínas. La pared secundaria se deposita a continuación de la primaria únicamente en algunos tipos celulares. En general, es mucho más gruesa que la pared primaria y está compuesta por celulosa y otras sustancias como lignina (en los vasos del xilema), cutina (en la cara externa de la epidermis) o suberina (en la hipodermis, la endodermis y el súber). La pared secundaria comprende, de fuera hacia dentro, tres capas denominadas S_1 , S_2 y S_3 . En cada una de ellas las microfibrillas de celulosa se disponen en una orientación diferente a la de la capa anterior.

Los plasmodesmos son canales que se forman en la pared y que ponen en comunicación las células contiguas. Estos canales son muy comunes entre células jóvenes y en algunos casos pueden persistir durante toda la vida celular. A través de ellos se establece la libre circulación de líquidos, solutos y macromoléculas. Asociados a los plasmodesmos suelen encontrarse cisternas de retículo endoplásmico liso o rugoso. En algunas ocasiones pueden establecerse comunicaciones entre plasmodesmos muy próximos formándose plasmodesmos ramificados.

1.2. Las membranas celulares: el plasmalema, el tonoplasto y el retículo endoplásmico

El plasmalema o membrana plasmática engloba el protoplasto por debajo de la pared celular. Al espacio que queda entre la pared y el plasmalema se le denomina espacio periplásmico.

El tonoplasto es la membrana que delimita la vacuola. Ambas membranas están formadas por lípidos, proteínas y oligosacáridos. Los lípidos forman una doble capa con los grupos apolares o hidrófobos en el centro y los polares o hidrófilos en el exterior, en contacto con la fase acuosa. Las proteínas son anfipáticas, es decir, tienen una distribución asimétrica de los grupos polares y apolares que hace posible que estén en parte embebidas en la membrana y en parte sobresalgan de ella.

En las membranas se encuentran dos tipos de proteínas: las integrales, que atraviesan completa o parcialmente la membrana, y las periféricas, que están unidas a los lípidos de la membrana o a otras proteínas integrales. Los oligosacáridos

forman el glicocálix y pueden estar tanto asociados covalentemente a los lípidos como a las proteínas.

Las membranas son semipermeables, es decir, dejan pasar al disolvente pero no al soluto. El disolvente se mueve hacia donde el soluto está más concentrado para intentar igualar las concentraciones a ambos lados de la membrana. Las membranas dejan pasar a favor de gradiente de concentración moléculas pequeñas polares como el agua o el CO_2 , mientras que son impermeables a las moléculas no polares, a las moléculas polares relativamente grandes no cargadas, como los azúcares, y a todas las moléculas cargadas, como los iones. Éstos dos últimos grupos de moléculas pueden atravesar las membranas mediante sistemas de transporte. El transporte pasivo se realiza a favor de un gradiente, electroquímico o de concentración, sin gasto energético, ya sea por difusión simple a través de canales de la membrana o por difusión facilitada a través de proteínas transportadoras. El transporte activo es contra gradiente, por lo que requiere energía, que se obtiene a través de la degradación del ATP con la participación de proteínas integrales transmembranosas (ATPasas).

Algunas macromoléculas, como las proteínas o los ácidos nucleicos, pueden entrar en la célula englobadas en una membrana que proviene del plasmalema y también pueden seguir el camino opuesto y abandonar la célula (Fig. Or-2). Al primer proceso se le denomina endocitosis y al segundo exocitosis; en ambos casos se requiere gasto de energía.

El retículo endoplásmico es un sistema interno de membranas distribuido por el citoplasma (Fig. Or-4). Éstas membranas forman cisternas, túbulos y vesículas. La presencia o no de ribosomas adheridos a su superficie diferencia el RE en rugoso y liso, aunque también pueden encontrarse ribosomas libres por el citoplasma. Estos corpúsculos, formados por dos subunidades, una mayor y otra menor, realizan la síntesis de proteínas. Para cumplir esta función, los ribosomas se asocian formando polirribosomas o polisomas. Esta asociación ocurre tanto en el citoplasma como en el RE rugoso. En este último se almacenan las proteínas sintetizadas por los ribosomas para unirles oligosacáridos. Una vez glicosiladas, las glicoproteínas saldrán del RE incluidas en vesículas hacia diferentes puntos de destino bien en el citoplasma o bien en la pared celular. El RE liso se dispone frecuentemente cerca de la pared celular y participa en la síntesis de fosfolípidos con destino al plasmalema y a otras membranas celulares.



1.3. El citoplasma y la vacuola

El **citoplasma** o citosol, aunque aparentemente carece de estructura, está atravesado por el citoesqueleto. Este está formado por elementos filamentosos y contráctiles, los microtúbulos y los microfilamentos, que forman un armazón interno que da consistencia a la célula. El citoplasma interviene en el intercambio de sustancias entre los orgánulos celulares y, además, es el medio en el que se producen tanto la degradación de azúcares (la glicolisis), como el ciclo oxidativo de las pentosas fosfato y parte de la biosíntesis de ácidos grasos.

Las vacuolas poseen, en general, una apariencia amorfa y están rellenas del denominado jugo vacuolar (Fig. Or-3). Las células meristemáticas suelen presentar pequeñas vacuolas dispersas por el citoplasma, mientras que las células diferenciadas poseen frecuentemente una gran vacuola central que puede alcanzar hasta el 90% del volumen celular total. Entre las funciones que desempeñan las vacuolas destacan su participación en el mantenimiento de la turgencia de la célula, en el almacenamiento de sustancias de reserva o de subproductos del metabolismo de la misma y en la digestión celular, puesto que contienen enzimas líticas que degradan tanto orgánulos celulares no funcionales como sustancias que penetran en ella englobadas en vesículas derivadas del tonoplasto.

1.4. El núcleo

El **núcleo** está considerado como el centro que controla la actividad celular, mediante el ADN y el ARN. Aunque, tanto la cantidad de ADN como los genes que contiene, son los mismos para cada una de las células que constituyen los tejidos de una especie determinada, la expresión génica está influenciada por factores endógenos y exógenos a las células, que hacen que el comportamiento de ésta sea diferente.

En general, el tamaño del núcleo guarda relación con el del citoplasma y esta relación es constante para cada tipo celular. Cuando el núcleo alcanza un determinado tamaño, si no aumenta el del citoplasma, la célula se divide. La forma del núcleo no es estática sino que cambia adaptándose a la forma de la célula y a su actividad. Su posición en las células suele ser central (Fig. Or-5).

La célula puede encontrarse en dos estadios claramente diferentes: el de no división o interfase y el de división o mitosis. En la interfase, la célula realiza sus funciones metabólicas habituales y antes de producirse la mitosis o división celu-

lar debe duplicar o replicar el ADN que contiene el núcleo. Una vez finalizada la separación de los cromosomas, se produce la división del citoplasma, formándose una nueva pared que separa las dos células hijas con la misma dotación genética, (normalmente diploide), que la de la célula de la que provienen. Existe otro tipo de división del material genético denominada meiosis. Este tipo de división tiene lugar en los órganos reproductores, tanto masculinos como femeninos. En la meiosis se reduce el número de cromosomas a la mitad, con lo cual las células diploides se convierten en haploides (con n cromosomas), para dar lugar a los gametos.

En el núcleo en interfase pueden distinguirse los siguientes componentes:

La envoltura nuclear, que consiste en una doble membrana, donde las partes externa e interna están separadas por la cisterna perinuclear. La envoltura nuclear posee características semejantes al RE rugoso en cuanto a composición, estructura y funciones. La membrana externa puede tener ribosomas adheridos y, en algunos tipos celulares, se observa una continuidad entre la envoltura nuclear y el RE rugoso. La membrana interna presenta, en su superficie interior, un material fibroso y denso denominado lámina nuclear que separa la cromatina de la envoltura nuclear. La lámina nuclear está compuesta por proteínas que parecen participar como guía en las interacciones de la cromatina con la envoltura nuclear.

La envoltura nuclear está perforada por los denominados poros nucleares, muy abundantes en las células inmaduras y en las células muy activas que necesitan un alto grado de transferencias entre el núcleo y el citoplasma.

El nucleoplasma, que constituye la fase acuosa en la que se encuentran las enzimas relacionadas con el metabolismo de los ácidos nucleicos.

La cromatina, que, en los núcleos en interfase, puede encontrarse en dos estados diferentes: eucromatina y heterocromatina. La eucromatina corresponde a la cromatina desespiralizada y, por tanto, activa, mientras que la heterocromatina sería la cromatina intensamente espiralizada o condensada y, en principio, inactiva.

El nucléolo, que es una estructura globular, densa a los electrones, formada mayoritariamente por ARN. En general, solamente se observa uno por núcleo y, en muchos casos, tiene asociada una masa fibrilar formada por ADN, que se denomina heterocromatina asociada al nucléolo. El nucléolo interviene activamente en la síntesis de proteínas. Su presencia y actividad van unidas estrechamente a la necesidad de ribosomas de la célula. Por tanto, es una estructura temporal del núcleo y puede considerarse como la expresión morfológica de la transcripción del ARN ribosómico.



1.5. Las mitocondrias

Las mitocondrias presentan, en general, una estructura globular de tamaño variable, cuyo número está relacionado con las necesidades energéticas de la célula.

Las mitocondrias poseen una doble membrana - externa e interna - entre las cuales hay un espacio denominado perimitocondrial (Fig. Or-6). La membrana interna presenta invaginaciones hacia el interior que forman unos tabiques denominados crestas mitocondriales. Estas crestas no se prolongan hasta el lado opuesto de la mitocondria por lo que la compartimentalización que introducen en el orgánulo es de tipo abierto. El número de crestas que contienen las mitocondrias es variable y está relacionado con las necesidades de producción de energía. Las crestas se orientan preferentemente de modo perpendicular al eje longitudinal de la mitocondria. El interior de la mitocondria contiene un medio más o menos fluido, denominado matriz mitocondrial. En su interior encontramos ribosomas (aunque en menor número que en el citoplasma), el ADN mitocondrial y, en algunas ocasiones, unos gránulos electrodensos denominados gránulos osmiófilos.

Las mitocondrias contienen las enzimas del ciclo de Krebs o de oxidación de los glúcidos y de la fosforilación oxidativa, así como los componentes de la cadena de transporte electrónico.

1.6. Los plastos

Los plastos se originan a partir de los proplastos, que pueden evolucionar a leucoplastos, cloroplastos o cromoplastos, los cuales pueden interconvertirse entre sí. Estos tipos de plastos se diferencian por las sustancias o pigmentos que acumulan y por su función.

Los leucoplastos no contienen pigmentos y son fotosintéticamente inactivos. Pueden almacenar proteínas, lípidos o almidón (Fig. Or-9). En los tejidos no fotosintéticos de los cítricos predominan los que almacenan almidón, denominados amiloplastos.

Los cloroplastos son verdes, debido a que el pigmento que predomina en ellos es la clorofila y son fotosintéticamente activos. Los cloroplastos presentan forma esférica o elipsoidal y tienen una longitud variable. Su número también es



muy diverso y depende del tejido en que se encuentren. Son muy abundantes en las células del parénquima en empalizada de las hojas, pudiéndose encontrar hasta 40 cloroplastos por célula, y menos abundantes en las capas más superficiales del ovario en desarrollo. Generalmente, se localizan en la periferia celular, alrededor de la gran vacuola central. Estos orgánulos están delimitados por una doble membrana denominada envoltura del cloroplasto (Figs. Or-7 y Or-8). Las dos membranas están separadas entre sí por un espacio, denominado espacio periplástico. En el interior del cloroplasto, llamado estroma, pueden encontrarse ribosomas (similares a los de las mitocondrias), estructuras filamentosas compuestas por ADN, denominadas nucleoides, y pequeñas inclusiones esféricas de naturaleza lipoproteica, conocidas como plastoglóbulos. Esporádicamente, dentro del estroma pueden encontrarse gránulos de almidón. La estructura que predomina en el interior del cloroplasto corresponde al sistema de dobles membranas denominadas lamelas. Las membranas están separadas entre sí por un espacio de aproximadamente 7 μm denominado espacio interlamelar. Las lamelas se orientan preferentemente en sentido longitudinal y, entre lamelas paralelas, podemos encontrar otras dobles membranas en forma de sáculos denominadas tilacoides. Los tilacoides se superponen unos con otros formando apilamientos denominados grana (Fig. Or-10). Las membranas de los tilacoides son las portadoras del aparato fotoquímico de la fotosíntesis. En ellas se encuentran tanto el conjunto de pigmentos que participan en la absorción de la luz como los sistemas enzimáticos encargados del transporte electrónico y el factor de acoplamiento de la formación de ATP.

Los cromoplastos son de color amarillo-anaranjado debido a que los pigmentos predominantes que contienen son los carotenoides, los cuales son fotosintéticamente poco activos o inactivos. Los cromoplastos derivan de los cloroplastos y se localizan en las capas más externas del fruto maduro de los cítricos, denominada flavedo. Estos orgánulos se forman durante la maduración del fruto y le confieren su color característico. Los cromoplastos jóvenes se parecen a los cloroplastos y contienen lamelas y algunos grana. Debido a la degradación de clorofila, los cromoplastos van perdiendo paulatinamente los grana y se van formando en su interior cristales globulares de β -caroteno. En el estroma del cromoplasto también pueden encontrarse plastoglóbulos y algunos gránulos de almidón.



1.7. El complejo de Golgi

El **aparato de Golgi** consta de varias unidades, posiblemente conectadas entre sí, denominadas dictiosomas (Fig. Or-11). Cada uno de éstos está formado por un conjunto de sáculos apilados, separados entre sí alrededor de 20 nm, en cuya periferia se localizan vesículas de tamaño variable. La cara del dictiosoma más cercana al núcleo celular se denomina cara externa o cis, aunque también se la conoce como cara de formación. En su periferia se localizan vesículas que provienen del RE rugoso llamadas vesículas de transición. La cara del dictiosoma más cercana al plasmalema se denomina cara interna o trans, aunque también se la conoce como cara de maduración. Su luz es más amplia que la de la cara cis y de su superficie derivan grandes vesículas denominadas vesículas de condensación. Estas vesículas pueden migrar hacia el plasmalema, vertiendo su contenido en el apoplasto o hacia otras localizaciones, como el lisosoma (Fig. Or-12). Los dictiosomas son muy abundantes en las células secretoras (las células estigmáticas del estigma, las de los canales estilares, las de la superficie del disco floral o las células globosas de las emergencias carpelares) o en las que se está produciendo un rápido engrosamiento de la pared celular (las células del protoxilema). Su localización en estos tipos celulares se sitúa entre el núcleo y la región apical por la que se vierte la secreción. Los dictiosomas participan en la secreción de glicoproteínas.

1.8. Los microcuerpos o citosomas: lisosomas y glioxisomas

Los microcuerpos o citosomas son orgánulos celulares esféricos, de tamaño variable, que están rodeados por una membrana simple. En función de sus características bioquímicas podemos clasificarlos en lisosomas y glioxisomas.

Los lisosomas contienen enzimas líticas que se encargan del fraccionamiento o desintegración de macromoléculas celulares (proteínas, polisacáridos y ácidos nucleicos). En las células funcionales intactas, las macromoléculas se incorporan a los lisosomas a través de invaginaciones de la membrana lisosomal. Sin embargo, cuando la célula deja de ser funcional se disuelve la membrana del lisosoma y se liberan sus enzimas al citoplasma produciéndose la autodigestión o autólisis celular. Las vacuolas suelen también incluirse como compartimentos lisosómicos.



Los glioxisomas se encargan, junto con las mitocondrias y el citosol, de la transformación de las grasas de reserva en carbohidratos. Los glioxisomas son especialmente abundantes en los cotiledones de la semilla de los cítricos, que contienen abundantes reservas lipídicas.



2. LOS TEJIDOS DE LOS CÍTRICOS

Las células de los cítricos con origen, estructura y funciones comunes constituyen los tejidos y éstos, a su vez, se disponen organizadamente formando los distintos órganos que componen la planta. Atendiendo a su función, podemos clasificar los tejidos de los cítricos en los siguientes tipos: meristemáticos, parenquimáticos, de sostén, protectores, conductores y secretores.

2.1. Meristemos

Los meristemos pueden considerarse como porciones del tejido embrionario que persisten en la planta durante toda su vida, conservando la función de la división celular. Estos tejidos son responsables del crecimiento de los órganos (raíz, tallo, hoja, flor, fruto), no solamente en longitud y grosor sino también en número. Los tejidos meristemáticos no desaparecen nunca puesto que, después de la división de alguna de sus células, una de las células hijas no se determina y conserva su primitivo carácter meristemático. A estas células se las denomina células iniciales, mientras que las que se van a diferenciar posteriormente se denominan células derivadas de las iniciales. No obstante, las células diferenciadas pueden, en algunos casos, volver a adquirir capacidad meristemática.

Atendiendo al momento en que comienza su actividad, los meristemos pueden clasificarse en primarios y secundarios.

2.1.1. Meristemos primarios

Los meristemos primarios actúan durante la primera etapa de desarrollo de los órganos de la planta y se asocian con su crecimiento en longitud. Estos meristemos son de dos tipos, apicales e intercalares. Los meristemos apicales se sitúan en los ápices o extremos de los brotes y de las raíces, denominándose meristemos caulinares y radicales respectivamente. La proliferación celular en los meristemos caulinares produce el crecimiento del tallo y de las hojas y, durante la etapa reproductiva, el de los órganos florales. En las axilas de las hojas se localizan también meristemos caulinares. Por su parte, la proliferación de los meristemos radicales permite el crecimiento de la raíz. Los meristemos intercalares se localizan en la base de los entrenudos y, mediante su división activa, éstos crecen en longitud.



Los meristemos apicales presentan una forma más o menos cónica. En el brote vegetativo, sus células iniciales se encuentran en la superficie del extremo apical, mientras que en la raíz están protegidas por otro tejido, la caliptra o cofia. En general las células meristemáticas son de pequeño tamaño y se disponen de forma muy compacta, sin dejar apenas espacios intercelulares. Sus paredes celulares primarias son muy delgadas y el citoplasma contiene abundantes ribosomas libres, mitocondrias, áreas de Golgi y plastos no diferenciados, es decir proplastos. La división celular para la formación de las nuevas células puede realizarse en varios sentidos, dependiendo de la zona meristemática. Así pues, tomando como referencia el eje principal del órgano, las divisiones pueden ser periclinales (cuando la división se realiza en el plano paralelo a la superficie del órgano), anticlinales (cuando el plano de división es perpendicular) u oblicuas.

La organización de los meristemos caulinares se explica siguiendo el modelo de Schmidt, según el cual pueden distinguirse dos zonas: la túnica y el corpus. La túnica es la zona más externa y forma una capa periférica de células - aunque se cuestiona si puede haber dos o más capas situadas inmediatamente debajo de la anterior - que envuelve el corpus. La túnica tiene sus propias células iniciales y, tanto éstas como sus derivadas, se dividen anticlinalmente, con lo cual el tejido crece en superficie. El corpus está también constituido por un grupo de células iniciales propias, que se encuentran bajo la túnica. Estas células que suelen tener forma poligonal, se dividen en varios sentidos, dando lugar al crecimiento en volumen de la masa celular interna. A partir de la capa exterior de la túnica se deriva la epidermis, mientras que el corpus genera la médula, el tejido vascular y el córtex. En el caso de que la túnica presentase una o varias capas de células subsuperficiales, éstas darían lugar a las capas externas del córtex. Los meristemos caulinares están protegidos del medio externo por primordios foliares y por profilos o escamas.

La organización de los meristemos radicales se explica también con el modelo de Schmidt según el cual es posible distinguir tres grupos de células meristemáticas denominadas histógenos, que se diferencian en su origen y en el curso de su desarrollo. Cada uno de estos histógenos, denominados dermatógeno, periblema y pleroma, disponen de células iniciales propias ordenadas en filas superpuestas en el extremo del meristemo apical. El dermatógeno, que es el estrato celular más externo, forma la caliptra o cofia y la epidermis; del periblema, que se halla situado por debajo del dermatógeno, se derivan la hipodermis y el córtex; el pleroma, que



es el más interno, da lugar a la estela o cilindro central de la raíz. El dermatógeno y el periblema forman capas que cubren el pleroma.

2.1.2. Meristemos secundarios

Los meristemos secundarios ocupan una posición longitudinal en las ramas, tallos y raíces, siendo los responsables del crecimiento en grosor de estos órganos. Entre estos meristemos secundarios se encuentran el cámbium vascular, causante del aumento en circunferencia del cilindro vascular, y el cámbium suberoso o felógeno, que forma la corteza protectora del tronco y de la raíz.

El cámbium vascular es el meristemo lateral que forma los tejidos conductores secundarios. Se origina a partir del procámbium y se halla localizado entre el floema y el xilema. En los tallos y raíces forma un cilindro, que en sección transversal aparece como un anillo completo de unas pocas capas de células de espesor (Fig. T-7).

Este meristemo está formado por dos tipos de células iniciales: las fusiformes y las radiales. Las iniciales fusiformes, que son alargadas y afiladas, originan todas las células del xilema y del floema cuyo eje mayor se orienta paralelamente al del órgano donde se encuentran. Por consiguiente, generan el sistema longitudinal o vertical del xilema y floema formado, en el primer caso, por elementos traqueales, fibras y parénquima xilemático y, en el segundo, por los tubos cribosos, fibras y parénquima floemático. Las células iniciales radiales, que son casi isodiamétricas y relativamente pequeñas, originan las de los radios medulares, que forman el sistema transversal u horizontal del xilema y del floema.

El xilema y el floema se forman por divisiones periclinales de las células iniciales del cámbium. Los tejidos vasculares se van formando en direcciones opuestas, las células del xilema hacia el interior y las del floema hacia el exterior. La continua división celular según planos orientados tangencialmente, determina la ordenación de las células derivadas según filas radiales. Como el cilindro xilemático aumenta en grosor con el crecimiento secundario, el cámbium también debe ampliar su circunferencia mediante divisiones longitudinales anticlinales.

El cámbium suberoso o felógeno se forma debajo de la epidermis de los tallos y raíces, cuando ésta es destruida por el crecimiento secundario de dichos órganos. Este meristemo proviene de la desdiferenciación de las células corticales subepidérmicas. A partir del felógeno se produce el súber hacia el exterior, que



está constituido por células muertas con paredes suberizadas; en sentido opuesto, es decir, hacia el interior de la planta, genera la felodermis, que está formada por unos pocos estratos de células parenquimáticas (Figs. Cx-2 y Cx-3).

2.2. Parénquimas

Los parénquimas son tejidos formados por células vivas, que constituyen la porción más voluminosa de los órganos, donde realizan funciones esenciales para la planta como son la fotosíntesis, la respiración o la elaboración y almacenamiento de sustancias. En general son células poco diferenciadas, aunque algunos tipos de ellas pueden alcanzar un cierto grado de especialización en las anteriores funciones.

Los parénquimas de los cítricos pueden clasificarse en dos tipos: los clorofílicos y los de almacenamiento de reservas.

Los parénquimas clorofílicos se encuentran principalmente en la hoja, aunque también se presentan en los tallos jóvenes, en el ovario y en los frutos en desarrollo, aunque con menor capacidad funcional. Realizan la fijación del carbono atmosférico mediante la fotosíntesis y, por esa razón, se localizan bajo la epidermis, donde puede penetrar bien la luz. Sus células contienen abundantes cloroplastos que pueden contener almidón o no. Los parénquimas clorofílicos que se encuentran en el mesófilo de las hojas son de dos tipos: en empalizada y lagunar. El primero está formado por células alargadas en disposición compacta y el segundo por células con formas irregulares, que dejan amplios espacios intercelulares (Fig. H-1).

Los parénquimas de almacenamiento de reservas se encuentran fundamentalmente en los cotiledones de la semilla (Figs. S-14) y en la corteza del tallo y de la raíz (Figs. Cx-1 y R-2). Las células de los cotiledones están repletas de lípidos y proteínas, que se localizan en cuerpos definidos (Fig. S-15). Las células del parénquima cortical presentan un pequeño citoplasma periférico y una gran vacuola central que acumula materiales de reserva (Fig. Cx-5). Estas células suelen almacenar carbohidratos en forma de almidón, así como aminoácidos y proteínas.

Los parénquimas suelen presentarse como masas homogéneas de células, aunque a veces pueden llevar intercaladas células o grupos de células morfológica o fisiológicamente distintas a las que forman el grupo principal. Por otra parte, determinadas células parenquimáticas pueden ir asociadas con otros tipos de células en

tejidos heterogéneos. Las células parenquimáticas presentan una forma variable, que puede ser redondeada, poligonal alargada o irregular; sus paredes celulares pueden presentar también diferentes espesores. Las células de los parénquimas de almacenamiento de reservas suelen desarrollar paredes primarias gruesas. En otros casos las células parenquimáticas pueden desarrollar membranas secundarias relativamente gruesas y a menudo lignificadas, como sucede en las que se encuentran en el xilema secundario y en la médula. Las células de los parénquimas, dependiendo del tejido, se pueden disponer de forma más o menos compacta, lo cual va asociado al volumen de los espacios intercelulares. Así pues, el grado de compactación de las células es muy alto en el parénquima en empalizada y en el de los cotiledones, intermedio en el cortical y muy bajo en el lagunar.

2.3. Tejidos de sostén

Los órganos jóvenes mantienen su forma gracias a la turgencia de sus células, pero, a medida que crecen y envejecen, algunas de sus células endurecen su pared y adquieren una gran consistencia. En los cítricos, el tejido que cumple la función de proporcionar a los órganos de la planta la resistencia necesaria ante los esfuerzos mecánicos que debe soportar, es el esclerénquima.

La característica más importante de las células esclerenquimáticas es que, además de la pared primaria formada por celulosa, desarrollan una pared secundaria muy engrosada y endurecida por deposición de lignina. Además, carecen de protoplasto vivo cuando alcanzan el estado adulto. El esclerénquima presenta dos tipos de células: las esclereidas y las fibras.

Esclereidas: Son células de consistencia pétrea y forma redondeada, parecida a la de las células parenquimáticas (Fig. Cx-2), aunque presentan membranas secundarias gruesas, con alto contenido en lignina, que dejan solamente una pequeña luz celular. Estas células se hallan distribuidas por el córtex dispuestas en grupos. Muchas esclereidas se diferencian a partir de células del parénquima cortical, que sufren una esclerosis tardía, o bien, a partir de células derivadas del meristemo apical, si la diferenciación es temprana.

Fibras: Tienen forma de huso alargado, con extremos más bien romos. Estas células desarrollan paredes celulares secundarias muy gruesas y fuertemente lignificadas, que pueden ocupar la mayor parte del área de la sección transversal de la célula. Las fibras se dividen en fibras del xilema (xilares) o de otros tejidos



(extraxilares). Las primeras se distribuyen por dentro de este tejido, constituyendo una parte fundamental del mismo. Las segundas se encuentran formando haces en el córtex y alrededor del floema (Cx-3). También forman una especie de vaina que envuelve el cilindro vascular del nervio principal de las hojas (Fig.H-2).

Las nerviaciones menores de éstas llevan una o varias capas de fibras sobre el floema (Figs. H-4 y H-5). Las fibras del xilema y las que se encuentran alrededor del floema se derivan de las células iniciales fusiformes del procámbium o del cámbium. Sin embargo, las que se encuentran en el córtex tienen su origen en el meristemo apical, formándose a partir de células que dejan de dividirse transversalmente y se alargan para convertirse en fibras.

2.4. Tejidos protectores

El primer tejido protector que recubre la planta, formando una barrera entre sus tejidos y el medio externo, es la epidermis. Durante el crecimiento secundario del tallo y de la raíz, el felógeno origina un tejido protector secundario denominado peridermis, que forma capas de súber hacia el exterior y de felodermis hacia el interior.

2.4.1. La epidermis

Es la capa celular externa que recubre los órganos de la planta (tallos y raíces primarias, hojas, partes florales, frutos, etc...). La epidermis se origina a partir de la capa de células mas externa del meristemo apical. Al estar en contacto directo con el medio ambiente, su misión es preservar los diferentes órganos de posibles daños y propiciar los intercambios entre éstos y el exterior. Sus principales funciones son pues: a) la defensa del órgano frente a los agentes externos, tanto físicos (sol, radiaciones, calor, frío, etc.) como biológicos (insectos y microorganismos); b) la regulación de la transpiración y del intercambio de CO₂ a través de unas estructuras especiales denominadas estomas; c) la acumulación de sustancias que van a secretarse al exterior, y d) la absorción de agua y sales del suelo por la raíz.

Debido a la multiplicidad de sus funciones, la epidermis contiene una gran variedad de tipos de células. La mayor parte del tejido está formado por las células epidérmicas propiamente dichas, que constituyen la masa fundamental del tejido y se consideran los elementos menos especializados del mismo. Dispersas entre éstas



se encuentran las de los estomas u otras células especializadas. La epidermis puede producir apéndices como son los tricomas y los pelos radicales.

La epidermis fundamental, en todos los órganos de cítricos, consiste en una capa de células íntimamente unidas entre sí. Estas células presentan una gran variedad de formas y tamaños, aunque en general son más anchas que profundas. Sus paredes primarias tienen un espesor variable, si bien, en general, suelen ser delgadas, aunque la exterior es frecuentemente más gruesa. Las paredes radiales y tangenciales internas presentan abundantes plasmodesmos y, en general, los protoplastos de estas células presentan un alto grado de vacuolación. Por fuera de la pared tangencial externa y en contacto con el medio exterior está la cutícula, cuya formación tiene lugar durante los estadios tempranos del desarrollo del órgano. Esta capa es de grosor variable y contiene, fundamentalmente, cutina y ceras. La cutina está formada por ácidos grasos insaturados que se sintetizan en las células epidérmicas, para posteriormente ser secretados a la pared. Las ceras se depositan en la superficie de la cutícula (por lo que se denominan epicuticulares) y pueden tener forma de placas, bastoncillos o gránulos. La limitación de la transpiración por la epidermis es debida en gran parte a la capa de cutícula y a la impregnación de las paredes celulares por la cutina. El grosor de la cutícula depende en gran parte de las condiciones ambientales, siendo mayor en condiciones de escasez de humedad prolongada, ya sea en el suelo o en la atmósfera. No obstante, la epidermis no es completamente impermeable y permite una pequeña transpiración cuticular.

La transpiración se realiza mayoritariamente a través de los estomas, que comunican los tejidos internos de las hojas, brotes o frutos con el exterior (Figs. H-7 y H-11). Los estomas están formados por dos células estomáticas (oclusivas), con forma arriñonada, que se disponen simétricamente y se aplanan de modo que dejan entre ambas una abertura u ostiolo (poro). En las paredes de las células oclusivas las microfibrillas de celulosa se disponen de forma que la pared que bordea internamente el poro es menos elástica que el resto. Además, las paredes de estas células presentan engrosamientos en la parte más próxima al poro, los cuales, vistos en sección, semejan cuernos. Por consiguiente, las paredes más apartadas de la abertura son más delgadas y gozan de mayor extensibilidad.

Las células oclusivas controlan el tamaño de la abertura mediante cambios de forma y tamaño, debidos a variaciones en su presión de turgencia. Así pues,



cuando ésta aumenta el volumen celular, la pared externa se alarga más que la interna, con lo cual dichas células se arquean. Como la parte de la pared más gruesa que limita el poro queda recta o ligeramente cóncava, la abertura se ensancha. Cuando disminuye la turgencia ocurre lo contrario y la abertura se estrecha.

Todo este proceso se produce como consecuencia de la modificación del potencial osmótico de las células oclusivas. Por consiguiente, cuando el estoma se abre se produce un aumento del contenido en solutos de las células oclusivas, que induce la entrada de agua en estas, aumentando su turgencia. Durante la mañana el aumento de la apertura estomática se relaciona estrechamente con el incremento de la concentración de ion potasio (K^+) en las células oclusivas. No obstante, hacia el mediodía el nivel de K^+ comienza a bajar, si bien los estomas permanecen abiertos, debido al incremento de la concentración de sacarosa en las células oclusivas. La absorción de K^+ se produce a través de canales de potasio selectivos que se encuentran en la membrana plasmática y es promovido por la activación de la H^+ -ATPasa ligada a dicha membrana, que bombea activamente protones fuera de las células oclusivas. La sacarosa proviene de la hidrólisis del almidón, ya que las células oclusivas disponen de plastos que contienen abundantes gránulos de este polisacárido. En síntesis, tanto la entrada y salida de K^+ como la hidrólisis o la regeneración del almidón, son la causa de las variaciones en la presión osmótica que provocan el aumento y descenso de la turgencia celular, regulando de este modo la apertura y cierre del estoma.

Al lado de las células oclusivas se encuentran las células anexas, que son también modificaciones de las células epidérmicas. En el interior del estoma se forma una cavidad de origen lisígeno, denominada cámara subestomática. Su tamaño es variable y está comunicada con la red de espacios intercelulares del órgano.

2.4.2. La peridermis

Es un tejido protector de origen secundario que reemplaza a la epidermis de los tallos y las raíces cuando, al crecer en grosor, ésta se destruye. Estructuralmente la peridermis consta de tres partes: el felógeno o cámbium suberoso que es el meristemo que la origina; el súber producido por el felógeno hacia el exterior; y la felodermis, que es un tejido parenquimático constituido por células derivadas del felógeno, hacia el interior de la planta (Figs. Cx-2 y Cx-3).



El felógeno está compuesto por un solo tipo de células, de forma rectangular en sección transversal, con las paredes radiales más cortas que las tangenciales. Vistas frontalmente son alargadas en sentido longitudinal y algo irregulares. Las células del súber tienen una forma semejante a las de las células felogénicas de las que derivan, al dividirse éstas periclinalmente. Por ello, las células del súber se disponen en filas radiales de manera compacta sin dejar espacios intercelulares. Las propiedades protectoras de las células suberosas se deben a la deposición de suberina en sus paredes. La suberina es un compuesto lipídico rico en ácidos grasos no saturados que forma una laminilla diferenciada sobre la celulosa. Después de su diferenciación, las células suberosas carecen de protoplasto y su cavidad suele estar llena de aire. El súber es, por tanto un tejido elástico, compresible e impermeable al agua.

Las células de la felodermis son en cierto modo semejantes a las del parénquima cortical, aunque se distinguen de éstas por su forma, parecida a la de las células felogénicas, y por su disposición radial, que es consecuencia de las divisiones tangenciales del felógeno.

El primer felógeno se origina en la capas de células subepidérmicas, después de terminar el crecimiento primario de los tallos y raíces. Por consiguiente, en el tallo, la peridermis inicial se dispone paralelamente a su superficie. Las capas peridérmicas subsiguientes se forman según capas discontinuas localizadas en diferentes partes del perímetro del tallo. Estas capas tienen forma de conchas o escamas curvadas hacia el exterior. Si el contorno del tallo presenta irregularidades, la peridermis tiende a eliminarlas, ya que al crecer debajo de las mismas, las partes más prominentes son separadas, con lo cual la superficie queda más lisa. En las raíces, el felógeno puede formarse a más profundidad, iniciándose en el periciclo. En cualquier caso, la primera peridermis va siendo substituida por las peridermis subsiguientes, que se forman por debajo de la misma. Al desarrollarse la peridermis los tejidos exteriores a esta se desprenden dejando el súber al descubierto.

Las lenticelas son estructuras celulares diferenciadas que se encuentran en la peridermis. Generalmente tienen forma lenticular y sobresalen por encima de la superficie del órgano. Las lenticelas se caracterizan por tener una ordenación celular poco compacta, con amplios espacios intercelulares que están conectados con los del tejido interior. Por ello, se han relacionado con el intercambio de gases.



2.5. Tejidos conductores o vasculares

Los tejidos conductores o vasculares son el floema y el xilema.

2.5.1. El floema

Su función es el transporte de los fotoasimilados (azúcares u otros compuestos orgánicos), desde las hojas, donde se sintetizan, hasta otros órganos (frutos, raíces, etc...), donde serán consumidos o almacenados.

2.5.1.1. Tipos de células que se encuentran en el floema

Los componentes fundamentales del floema son los elementos cribosos, las células anejas, las células parenquimáticas y las fibras esclerenquimáticas (Fig. Fl-1).

Miembros o elementos de los tubos cribosos: Son células muy especializadas que se unen formando series longitudinales, a través de las cuales se efectúa el transporte. La especialización funcional de los elementos cribosos se pone de manifiesto en el desarrollo de áreas y placas cribosas sobre sus paredes y en las características de sus protoplastos.

Las áreas cribosas son zonas deprimidas de la membrana provistas de perforaciones o poros, a través de los cuales los protoplastos de los elementos cribosos adyacentes se comunican a través de prolongaciones.

Los poros están recubiertos en su interior por una capa del polisacárido calosa, que puede formar también una delgada capa en la superficie del área cribosa. Los poros atraviesan las paredes primarias de las dos células que se encuentran a ambos lados del área cribosa, así como la correspondiente lámina media. Vista frontalmente un área cribosa aparece como una zona diferenciada de la membrana en la que se aprecian un número variable de puntos, que corresponden a las secciones transversales de las perforaciones. Vistas en sección, las áreas cribosas se reconocen por constituir zonas más delgadas en las dos membranas que separan las células contiguas, las cuales son atravesadas por las perforaciones. En cualquier caso, la calosa tapiza el borde interior de los poros, estrechándolos ligeramente.

En los elementos cribosos jóvenes la capa de calosa es delgada, pero, a medida que envejecen, se va haciendo más gruesa dentro de los poros, comprimiendo



do las conexiones entre los citoplasmas. Los depósitos de calosa también se van acumulando sobre la superficie del área cribosa, llegando a sobresalir sobre la membrana. Cuando el elemento criboso deja de ser funcional, las áreas cribosas son bloqueadas por masas de calosa (Fig. Fl-5). Finalmente, al desintegrarse el protoplasto del elemento criboso inactivo, las conexiones citoplásmicas también desaparecen.

En los miembros de los tubos cribosos algunas de las áreas cribosas están más especializadas y diferenciadas formando las placas cribosas. Éstas se presentan principalmente sobre las paredes de los extremos, que suelen tener una cierta inclinación.

Por consiguiente, los tubos cribosos están constituidos por series de elementos cribosos dispuestos longitudinalmente, unidos por sus extremos. En las paredes de dichos extremos se encuentran las placas cribosas (Fig. Fl-6). No obstante, las paredes de los tubos cribosos adyacentes lateralmente presentan áreas cribosas menos especializadas que las placas cribosas. Las paredes de los miembros de los tubos cribosos son de naturaleza celulósica.

Otra característica notable de los elementos cribosos es que su protoplasto carece de núcleo durante su madurez funcional. Cuando estas células son jóvenes poseen vacuolas limitadas por un tonoplasto; sin embargo, al alcanzar la madurez, esta membrana se desintegra, con lo cual el límite entre el citoplasma y la vacuola desaparece (Fig. Fl-6).

Células acompañantes o anexas: Son células parenquimáticas muy especializadas asociadas a los miembros de los tubos cribosos. Las células anexas están fisiológicamente relacionadas con los elementos cribosos a los que dan soporte metabólico. Cuando los miembros de los tubos cribosos pierden su funcionalidad y sus protoplastos se desorganizan, las células anexas mueren.

Las paredes celulares entre las células anexas y los elementos cribosos son delgadas y de naturaleza celulósica; en ellas se encuentran abundantes plasmodesmos que comunican los citoplasmas de ambos tipos de células. Las células anexas conservan su núcleo después de alcanzar la madurez.

Las células anexas se originan a partir de las células iniciales fusiformes del procámbium o cámbium, al igual que los elementos cribosos a los que acompañan. Así pues, el precursor meristemático de los miembros de los tubos cribosos se divide longitudinalmente una o más veces. Una de las células resultantes, generalmente de mayor tamaño, se diferencia como elemento criboso. El resto se transforman en células anexas, pudiendo sufrir algunas divisiones transversales antes de



su diferenciación. Tanto el número como el tamaño de las células asociadas a un determinado elemento criboso es variable y pueden encontrarse en cualquiera de sus lados o formar una serie longitudinal en uno de ellos.

Células parenquimáticas: Además de las anteriores, el floema contiene abundantes células parenquimáticas, cuya función principal es el almacenamiento de sustancias de reserva, tales como el almidón.

Las células parenquimáticas del floema primario son alargadas y se disponen con sus ejes longitudinales en sentido paralelo a los tubos cribosos. En el floema secundario se encuentran dos tipos de parénquimas: el axial y el radiomedular. El axial o parénquima floemático se presenta como células fusiformes alargadas (parénquima floemático fusiforme), o bien, como células más cortas como consecuencia de las divisiones transversales que experimentan las fusiformes en sus estados iniciales de desarrollo. La serie de células cortas derivadas de una fusiforme constituyen lo que se denomina un cordón parenquimático del floema. Las células de los radios medulares son alargadas en dirección radial.

Todas las células parenquimáticas del floema tienen membranas primarias no lignificadas, con abundantes campos de puntuaciones primarias que conectan las células contiguas, tanto si son del mismo tipo como si pertenecen a otra clase de células floemáticas.

Cuando los tubos cribosos próximos dejan de ser funcionales, las células del parénquima floemático próximo pueden morir, o bien, esclerotizarse.

Las células parenquimáticas se originan en las células del procámbium en el caso del floema primario o del cámbium en el caso del secundario. En este último, las células del parénquima floemático provienen de las iniciales fusiformes y las del radiomedular de las iniciales radiales.

Fibras esclerenquimáticas: Las características de las fibras esclerenquimáticas se han expuesto en el punto 2.3. Estas fibras se presentan tanto en el floema primario como en el secundario. Las del primario proceden del procámbium y las del secundario de las células iniciales fusiformes del cámbium. En ambos casos desarrollan paredes celulares secundarias lignificadas al alcanzar la madurez (Fig. Cx-3).

2.5.1.2. Clasificación del floema

El floema se clasifica en primario y secundario en función del tiempo en que relativamente aparece en los órganos.



El floema primario es el que se forma en los órganos jóvenes durante su periodo inicial de crecimiento en longitud, completando su diferenciación cuando finaliza dicho crecimiento y antes de que comience su crecimiento en grosor. El floema primario procede del procámbium.

El floema secundario aparece posteriormente, cuando el órgano crece en grosor, originándose a partir del cámbium.

El floema primario puede dividirse en protofloema y metafloema, atendiendo al orden en que se forman en el árbol (Figs. T-4, T-5, R-1 y R-2).

Protofloema: Se encuentra en las partes de la planta que están en crecimiento activo. Está formado por elementos cribosos de forma alargada, con protoplasto anucleado y membranas algo engrosadas que están provistas de áreas cribosas.

Los tubos cribosos del protofloema solo permanecen funcionales durante un corto periodo de tiempo, ya que, al alargarse las células contiguas son destruidos. También, al desarrollarse los tejidos circundantes, los comprimen hasta el punto de aplastarlos. Este fenómeno se denomina obliteración.

Metafloema: Alcanza la plena madurez cuando los órganos han completado su crecimiento en longitud y, por tanto, se conserva funcional durante más tiempo que el protofloema. Al crecer el órgano en grosor los tubos cribosos del metafloema son parcial o totalmente aplastados a medida que se desarrolla el floema secundario.

Los elementos cribosos del metafloema son más largos y más anchos que los del protofloema. El metafloema generalmente carece de fibras.

El floema secundario se compone de un sistema vertical (ó longitudinal) de células con forma alargada –derivado de las células iniciales fusiformes del cámbium– y de un sistema horizontal (o transversal) - derivado de las células iniciales radiales (Figs. Fl-2, Fl-3 y Fl-4).

Los principales componentes del sistema vertical son los miembros de los tubos cribosos, las células acompañantes, el parénquima floemático, y las fibras esclerenquimáticas del floema. Los componentes del sistema horizontal son las células parenquimáticas de los radios medulares.

2.5.2. El xilema

La función fundamental del xilema es transportar el agua y las sustancias disueltas en ella - que en su conjunto constituyen la savia bruta - desde la raíz a todas las partes de la planta. Algunas células del xilema realizan también funciones



de sostén y otras de almacenamiento de sustancias, tales como almidón o aminoácidos.

2.5.2.1. Tipos de células que se encuentran en el xilema

Estructuralmente el xilema es un tejido complejo constituido por diferentes tipos de células, tales como los miembros de los vasos, células parénquimáticas y fibras.

Miembros o elementos de los vasos: Son células más o menos alargadas, exentas de protoplasto y con membranas secundarias lignificadas. Las paredes de estas células están perforadas en ciertas áreas de contacto con otros elementos de modo que se unen unos con otros formando largos tubos continuos (vasos o tráqueas). Así pues, la savia puede circular libremente por los vasos a través de estas perforaciones, que generalmente se presentan en las membranas de los extremos, aunque también pueden presentarse en las laterales. Como cada vaso (constituido por una serie de elementos unidos por sus extremos) tiene una longitud limitada, para que el movimiento del agua no quede interrumpido, se conecta con otros a través de zonas imperforadas de sus paredes permeables a las soluciones acuosas pero no a los gases. La longitud de los vasos es muy variable pudiendo medir desde unos 20 cm de longitud hasta cerca de 1m.

Los vasos se forman a partir de una serie longitudinal de células del procámbium o del cámbium según se trate del xilema primario o secundario, respectivamente. Los miembros de los vasos pueden alargarse antes de formarse las membranas secundarias y, cuando termina este crecimiento, se van depositando las capas de las paredes secundarias formando engrosamientos en forma anular, helicoidal o reticulada (Figs. X-4, X-5, X-6 y X-7). Los elementos de los vasos donde la pared secundaria alcanza mayor grado de desarrollo presentan puntuaciones en la misma. Las partes de la membrana primaria, donde más tarde se forman las perforaciones, no quedan recubiertas por la membrana secundaria. El protoplasto de los miembros de los vasos muere antes de que se formen las perforaciones (Figs. X-2 y X-8).

Fibras: Son semejantes a las fibras esclerenquimáticas anteriormente descritas. Su principal característica es su especialización como tejido de sostén y, para ello, desarrollan paredes secundarias muy gruesas y lignificadas.



Células parenquimáticas: Tienen como función principal el almacenamiento de sustancias de reserva.

Las células parenquimáticas del xilema primario son alargadas y se disponen con sus ejes longitudinales en sentido paralelo a los vasos. En el xilema secundario se encuentran dos tipos de parénquimas el xilemático (o axial) y el radiomedular.

El parénquima xilemático se deriva de las células iniciales fusiformes del cámbium, al igual que los elementos traqueales y las fibras. Las células parenquimáticas axiales puede ser tan largas como las iniciales fusiformes, o bien, pueden ser más cortas, si una derivada fusiforme se divide transversalmente varias veces antes de diferenciarse para formar un cordón de parénquima. El parénquima radiomedular se deriva de las células iniciales radiales del cámbium. Sus células, vistas en sección son cuadradas o ligeramente alargadas, con su eje mayor orientado radialmente. Las células parenquimáticas del xilema desarrollan paredes secundarias, donde es frecuente encontrar pares de punteaduras entre éstas y los miembros de los vasos. En estas células se encuentra abundante almidón, que se acumula al final del ciclo de desarrollo anual y disminuye al reiniciarse la actividad cambial durante el ciclo siguiente. Por tanto, este compuesto actúa como una reserva de hidratos de carbono.

2.5.2.2. Clasificación del xilema

El xilema se puede clasificar en primario y secundario, atendiendo al tiempo relativo de su aparición en la planta, aunque esta clasificación también implica una diferenciación morfológica entre ambos.

El xilema primario, procedente del procámbium, es el primero que aparece en la planta, ya que se diferencia durante el crecimiento en longitud de los órganos, que tiene lugar durante el primer año desde su aparición.

El xilema secundario se forma en los órganos que crecen en grosor durante los años posteriores y se origina a partir de la actividad del cámbium.

En el xilema primario se aprecian diferencias estructurales entre la parte del mismo que se forma tempranamente y la que se forma más tarde. En tal sentido, el xilema primario se puede subdividir en protoxilema y metaxilema (Figs. T-4, T-5, R-1 y R-2).



Protoxilema: Es el primero que se diferencia en los órganos y madura antes de que éstos se hayan alargado. Puesto que normalmente el tallo, la hoja y la raíz crecen fuertemente en longitud después de su iniciación por los meristemos apicales, los elementos conductores maduros y no vivos del protoxilema no son capaces de adaptarse al crecimiento del tejido circundante y, por tanto, sufren un esfuerzo que puede llegar a destruirlos. En tal caso las paredes primarias se rompen, mientras que las secundarias se estiran, quedando los anillos separados entre sí y las hélices extendidas.

El protoxilema contiene escasos elementos de los vasos y, proporcionalmente, más células parenquimáticas, cuyas paredes con el tiempo se lignifican.

Metaxilema: Aparece después del protoxilema y su proceso de diferenciación se produce mientras los órganos están alargándose. Este tejido madura cuando ha terminado dicho crecimiento en longitud y, por tanto, sus elementos no son destruidos.

La distribución del metaxilema en los órganos es más amplia que la del protoxilema y su estructura más compleja, estando constituida por miembros de los vasos, abundantes células parenquimáticas y algunas fibras. Los miembros de los vasos del metaxilema son más anchos que los del protoxilema.

El xilema secundario se compone de los sistemas axial (vertical) y radiomedular (horizontal), que proceden, respectivamente, de las células iniciales fusiformes y radiales del cámbium (Fig. X-1 y R-3).

El sistema axial, además de los vasos, consta de células parenquimáticas y fibras, cuyo eje coincide con el eje longitudinal del órgano donde se encuentran. El sistema radiomedular está formado por células parenquimáticas. Los ejes de los radios medulares coinciden con los radios de las secciones transversales de los troncos, ramas o raíces.

Las células que componen el xilema secundario están altamente especializadas. Los miembros de los vasos tienen por misión el transporte de la savia y las fibras actúan como elementos de sostén; en ambos casos estas células pierden tempranamente el protoplasto y desarrollan paredes secundarias gruesas y lignificadas. La longitud de los miembros de los vasos es menor en éste que en el primario.

Las células parenquimáticas almacenan y transfieren sustancias alimenticias. Las células parenquimáticas de ambos sistemas están estrechamente relacionadas, formando un sistema continuo de células vivas. No obstante con el tiempo mueren y sus paredes se lignifican.



El crecimiento en grosor de los órganos, al igual que la actividad del cámbium, no es un fenómeno continuo, sino que ocurre en periodos de tiempo que coinciden con los de actividad vegetativa. El xilema producido durante un periodo de crecimiento forma una capa, que vista en la sección transversal de un tronco o una raíz se designa como un anillo de xilema. Si el crecimiento es continuo durante el periodo anual de actividad vegetativa se forma un solo anillo al año. Si el crecimiento estacional es interrumpido por causas climáticas o de otro tipo, y reanudado más tarde, puede aparecer una segunda capa de crecimiento en el mismo año.

Con el tiempo el leño pierde agua y nutrientes de reserva almacenados, mientras que sus células van acumulando otras sustancias orgánicas que impregnan las paredes de las células o se infiltran en su interior. Con ello el xilema más viejo presenta un color más oscuro.

2.6. Tejidos secretores

Los tejidos secretores más importantes, debido al papel fundamental que desempeñan durante la polinización, se encuentran en el gineceo de la flor de los cítricos. Son los tejidos más externos del disco floral o nectario y los tejidos que recubren el estigma y los canales estilares. El disco floral está situado en la base del ovario, justo por encima de los puntos de anclaje de los filamentos de los estambres. En el momento de la antesis, comienza a secretarse una gran cantidad de un néctar acuoso a través de estomas modificados que tapizan la superficie del disco. Esta secreción se prolonga durante al menos 48 horas después de la antesis y es capaz de atraer a las abejas, responsables finales del proceso de polinización cruzada en los cítricos. Paralelamente a la secreción del disco floral, las células de las papilas del estigma (Fig. ES-1) y del estilo (Fig. ES-2) también secretan un exudado que permitirá la hidratación del grano de polen, previa al crecimiento del tubo polínico. Las células que componen estos tejidos tienen forma alargada y presentan una pared fina con plasmodesmos que las conectan con las células parenquimáticas vecinas. Su plasmalema tiene apariencia ondulada debido a la continua fusión de vesículas con material a secretar al exterior y en su citoplasma se encuentran un gran número de áreas de Golgi.

Otros tejidos secretores son las glándulas de aceites esenciales (Fig. H-6). Éstas se localizan bajo la epidermis de un gran número de órganos como el tallo, la hoja, los pétalos, los sépalos, el ovario y el fruto. Las primeras glándulas de aceite



comienzan a diferenciarse muy pronto en los órganos jóvenes. La diferenciación de la glándula es de origen lisígeno y se produce a partir de un grupo de células subepidérmicas.



3. LOS ÓRGANOS DE LOS CÍTRICOS

3.1. La raíz

La raíz constituye la parte subterránea de la planta y tiene como principales funciones la absorción de agua y elementos nutrientes del suelo, así como el anclaje del árbol al mismo.

La raíz primaria se desarrolla a partir del meristemo radical del embrión, que forma una raíz pivotante que penetra verticalmente en el suelo, sobre todo si éste tiene suficiente profundidad.

A medida que la raíz principal se va alargando, aparecen las raíces laterales secundarias, que tienden a desarrollarse horizontalmente a escasa profundidad. De éstas, las más jóvenes son las que están más cerca del meristemo apical de la raíz primaria, mientras que las más viejas son las más próximas al cuello de la raíz. Frecuentemente, por diversas razones, el meristemo apical de la raíz principal suele dañarse y ésta deja de crecer, siendo asumidas sus funciones por las raíces laterales. Éstas, a su vez, se van ramificando para constituir el sistema radicular de la planta. Las raíces que se derivan directamente de la primaria son las de primer orden o secundarias, las que salen de éstas son las de segundo orden o terciarias, y así sucesivamente. A medida que las raíces se van ramificando, su diámetro disminuye. Las raíces primarias y las laterales experimentan crecimiento secundario.

A partir de la raíz primaria de los árboles jóvenes y de las laterales de los adultos se forman manojos de raíces finas, llamadas también fibrosas. Estos grupos de raíces proceden de ramificaciones de una raíz fibrosa principal, las cuales, a medida que se separan de ésta, se van haciendo más finas. Las raíces fibrosas desempeñan la función de absorber el agua y los elementos minerales del suelo.

El crecimiento de las raíces no es continuo, sino que se produce por etapas, en las cuales la mayoría de los ápices están activos simultáneamente, debiendo transcurrir un periodo de tiempo desde que cesa un periodo de crecimiento hasta que comienza el siguiente.



3.1.1. Estructura primaria

Una raíz primaria consta de las siguientes partes:

Meristemo apical: Contiene tres histógenos que son el dermatógeno-caliptrógeno, el periblema y el pleroma. El primero genera la epidermis y la caliptra; el segundo el córtex y el tercero el cilindro central (Fig. R-4).

En el ápice de la raíz la capa de dermatógeno-caliptrógeno produce columnas de células hacia el exterior mediante divisiones periclinales. Éstas se alargan axialmente y maduran formando las células de la caliptra, las cuales son de naturaleza parenquimática y no sufren divisiones posteriores. La caliptra se genera desde la zona de dermatógeno-caliptrógeno que ocupa la parte central del ápice. No obstante, a ambos lados, las partes curvadas del dermatógeno-caliptrógeno adyacentes, sufren divisiones oblicuas, produciendo células superficiales, que forman una región de intensa actividad meristemática, denominada protodermis, cuyas células se dividen anticlinalmente para que el tejido crezca superficialmente. Las células de la protodermis, al ir madurando desde el ápice a la zona basal, generan la epidermis.

El periblema aparece como una capa de células iniciales relativamente grandes, que se encuentran entre el dermatógeno y el pleroma. El número de capas de células derivadas del periblema aumenta mediante divisiones periclinales, hasta que se alcanza el número definitivo de éstas que tendrá el córtex. Posteriormente, las células generadas siguen manteniendo una alta actividad meristemática y mediante divisiones anticlinales se van derivando filas de células que posteriormente se alargan axialmente y se diferencian en células corticales. La capa de células más externa del periblema origina la hipodermis y la más interna la endodermis.

El pleroma está constituido por un cilindro compacto de células que se encuentran en el centro del meristemo. La capa de células externa del pleroma origina el periciclo y dentro de éste se diferencian los tejidos provasculares.

Durante los períodos de letargo, únicamente se perpetúa como tejido meristemático la parte apical, ya que los tejidos próximos maduran, formando los correspondientes de la raíz primaria.

Zona de elongación y maduración: La transición desde el meristemo apical al cuerpo primario maduro de la raíz, se produce a través de una zona situada sobre la de activa división celular.

En esta zona, las células epidérmicas inmediatamente derivadas de la protodermis aumentan considerablemente en longitud, mientras su anchura tiende a disminuir.



Es frecuente que en este estado se formen pelos radiculares en ellas. Simultáneamente, las células hipodérmicas adyacentes a las anteriores sufren también un fuerte alargamiento, que puede ser superior al de las células epidérmicas. Las células corticales también crecen axialmente, aunque su diferenciación es más lenta que la de las anteriores.

Caliptra: Es una masa de tejido con forma de cono, que cubre el extremo y los lados del meristemo apical (Fig. R-4). Se considera como una estructura que protege a este meristemo y facilita la penetración de la raíz en el suelo durante su crecimiento. Posiblemente, las formaciones mucilaginosas en las paredes de las células más externas de la caliptra, reducen la fricción entre el extremo de la raíz en crecimiento y la tierra. La caliptra está constituida por células vivas de naturaleza parenquimática, con una fuerte consistencia mecánica para poder apartar las partículas duras del terreno. No obstante, al alargarse la raíz estas células son comprimidas contra el suelo, con lo cual pueden romperse o desprenderse del tejido.

Histológicamente la raíz primaria está constituida por una serie de tejidos, que vistos en sección transversal forman una serie de capas concéntricas. Desde fuera hacia dentro, éstos son la epidermis, la exodermis, el córtex, la endodermis, el periciclo, el cilindro vascular y la médula.

Epidermis: Está formada por una sola capa de células en disposición muy compacta, que recubre todo el órgano (Figs. R-1, R-2 y R-3). Éstas desarrollan pelos (pelos radicales) en una zona comprendida entre aproximadamente uno y varios centímetros de distancia al extremo de la raíz (Fig. R-5). En las partes más viejas de la raíz estos pelos mueren.

Además de las células con pelos, también aparecen otros tipos de células epidérmicas maduras: En unas, la pared tangencial externa tiene forma de cúpula y aparece muy engrosada, al igual que la parte exterior de las paredes anticlinales. Otras presentan paredes engrosadas terminadas en punta. En ambos casos, estas células permanecen vivas y su superficie externa se recubre con mucílago. En algunas áreas, las paredes periclinales externas de las células epidérmicas permanecen delgadas, con lo cual se rompen pronto y se produce la muerte de la célula.

Exodermis o hipodermis: Es una capa de células subepidérmicas diferenciada como tejido protector (Figs. R-8, R-9, R-10 y R-11). Estas células pueden alcanzar un volumen mayor que el de las células epidérmicas. La característica más importante de estas células es que sus paredes están suberificadas. De éstas, las periclinales externas y la parte exterior de las anticlinales está engrosada.



En algunas áreas de la raíz se pueden formar pelos por alargamiento de las células hipodérmicas.

Córtex: Está formado principalmente por parénquima cortical, cuyas células se disponen en capas concéntricas, dejando entre ellas amplios espacios intercelulares (Figs. R-1, R-2 y R-3). No obstante, las células corticales más externas, difieren de las situadas en las capas internas en que son más pequeñas, su pared es más fina, están menos vacuoladas y contienen más orgánulos citoplásmicos.

Endodermis: La capa cortical más profunda se diferencia formando la endodermis (Figs. R-1, R-2 y R-3). Esta capa está provista de una banda de Caspary, que es una franja que se localiza en las paredes radiales y que está impregnada de suberina (Figs. R-9 y R-10). Esta sustancia, al ser fuertemente hidrofóbica, actúa como una barrera que impide el movimiento del agua y los solutos, interrumpiendo la ruta apoplástica.

La endodermis puede ser separada de la raíz junto con el córtex, cuando la peridermis se desarrolla en el periciclo. Si la peridermis se forma superficialmente y la parte interior del córtex se conserva, la endodermis puede acomodarse a la expansión del cilindro vascular mediante divisiones periclinales o, en caso contrario puede ser estirada y aplastada.

Periciclo: Se encuentra inmediatamente debajo de la endodermis y está formado por una o varias capas de células parenquimáticas con paredes primarias delgadas, que rodean el cilindro vascular (Figs. R-1, R-2 y R-3). Este tejido se relaciona con actividades meristemáticas, ya que las raíces laterales se originan en el mismo. Además, al iniciarse el crecimiento secundario, tanto una parte del cámbium vascular como del felógeno, se forman a partir de las células del periciclo.

Tejido conductor: El floema primario de la raíz se presenta en forma de cordones separados, que se distribuyen por la zona periférica del cilindro central. El xilema primario forma también cordones discretos que alternan con los floemáticos (Figs. R-1 y R-2). El protofloema y el protoxilema, al diferenciarse más precozmente, se localizan en la periferia del cilindro central (Fig. R-1). Más tarde, el metafloema y el metaxilema, generados por el procámbium, se diferencian hacia el interior (Fig. R-2). Los puntos donde se localizan las primeras células del protofloema y protoxilema se denominan polos (del floema y del xilema respectivamente) y hay tantos de uno como del otro. El número de polos xilemáticos suele oscilar entre 2 y 8, variando en función de la especie y del diámetro del cilindro vascular, de forma que cuanto mayor es éste, más elevado es el número de polos.



Frecuentemente, el número de cordones vasculares aumenta en la zona próxima al cuello de la raíz con respecto a la zona apical. Vistos en sección transversal los elementos del xilema más próximos a los polos son de menor diámetro que los centrales, siendo la transición entre los estrechos y los anchos gradual (Figs. R-8, R-9, R-10 y R-11).

Entre las células conductoras del floema y xilema primario se encuentran abundantes células parenquimáticas.

3.1.2. Crecimiento secundario

La raíz primaria y las laterales presentan crecimiento secundario, es decir, aumentan de grosor durante los sucesivos ciclos de actividad vegetativa (Fig. R-3). Las raíces fibrosas principales presentan una baja tasa de crecimiento secundario y en las que se derivan de éstas a modo de ramificaciones, el crecimiento secundario es prácticamente nulo.

En las primeras, el cámbium vascular se presenta inicialmente sobre el borde interno de los cordones floemáticos, donde genera algunos elementos secundarios. Al mismo tiempo, las células del periciclo, que quedan en la parte exterior de los polos del protoxilema, se dividen, de manera que las células internas derivadas de estas divisiones unen las bandas de cámbium localizadas en la cara interna de los cordones floemáticos, formando un cilindro completo de cámbium. Visto en sección transversal, el contorno circular de este cilindro se debe a que el xilema secundario se genera en el borde interior de los cordones floemáticos antes que en la parte exterior del xilema primario.

Al entrar el cámbium en actividad, los tejidos vasculares secundarios forman un anillo que envuelve completamente al xilema primario. Los tubos cribosos del floema primario son aplastados y algunas células del parénquima floemático axial se diferencian en fibras. Estas últimas también aparecen en el floema secundario. El cámbium que se origina en el periciclo, por fuera de los polos del xilema, forma radios medulares.

El crecimiento secundario, en función de su magnitud, ejerce una presión sobre los tejidos epidérmicos y corticales de la raíz. En las raíces fibrosas, que no crecen en grosor, estos tejidos permanecen inalterados durante toda la vida de la raíz. Cuando el crecimiento secundario de las raíces fibrosas es moderado, parte de las células corticales se adaptan al mismo estirándose, mientras que otras se colapsan. Así, el parénquima cortical se estrecha mientras que el cilindro vascular se ensancha. Es frecuente, en estos casos, que se produzcan grietas longitudinales en la superficie de la raíz, que afectan a la



epidermis, hipodermis y capas externas del córtex. Debajo de estas grietas se forma una peridermis a partir de las células de la hipodermis o de las de la parte más externa del córtex, la cual se puede extender lateralmente a corta distancia. No obstante, este tipo de raíces suele conservar la mayor parte de su córtex.

En las raíces que presentan un fuerte crecimiento en grosor se genera una peridermis a partir del periciclo; este proceso es como sigue: las divisiones periclinales de las células del periciclo que se encuentran en el exterior del cámbium, forman varias capas de células que preceden a la formación de la peridermis. El felógeno se origina a partir de las células más externas del periciclo proliferado. Este felógeno produce tejido suberoso hacia el exterior y felodermis hacia el interior. Después de este proceso, el córtex, junto con la endodermis, se desprende empujado por el crecimiento secundario. Es frecuente, que primero se forme una peridermis subsuperficial y, más tarde otra más profunda derivada del periciclo.

3.1.3. Desarrollo de las raíces laterales

Las raíces laterales se desarrollan a una cierta distancia del meristemo apical de una raíz de mayor rango y se originan a partir del periciclo (Fig. R-6). Durante la iniciación de una raíz lateral un grupo de células del periciclo experimenta divisiones periclinales y anticlinales, dando lugar a la formación de una protuberancia, que constituye el primordio de una raíz lateral. Al crecer, la incipiente raíz atraviesa el córtex de la principal, pero antes de que emerja a la superficie, el meristemo apical y la caliptra aparecen ya diferenciados. En esta fase la endodermis se divide anticlinalmente y forma una capa de células sobre la superficie del primordio, aunque poco antes de que la nueva raíz salga al exterior, el tejido derivado de la endodermis se desintegra.

Los sistemas vasculares de la raíz principal y la lateral no son totalmente independientes, ya que al iniciarse la segunda en el periciclo de la primera, el espacio que separa sus tejidos conductores es pequeño y en éste aparecen unas células intermedias derivadas del periciclo, que al diferenciarse en células conductoras, comunican ambos sistemas vasculares (Fig. R-7).

3.2. El tallo

La función esencial del tallo es poner en comunicación las raíces con las hojas, ya que ambas son claves para la nutrición del árbol. Así pues, por el interior del

tallos ascienden el agua y los elementos minerales absorbidos del suelo por la raíz y se distribuyen los fotoasimilados producidos en las hojas. Otra función fundamental del tallo es la de soportar mecánicamente la parte aérea del árbol, permitiendo su desarrollo vegetativo y fructificación.

Los tallos se forman a partir de las yemas vegetativas, las cuales contienen un meristemo apical (Fig. T-1). En las zonas templadas, los tallos no se desarrollan de forma continua, sino que su crecimiento se reinicia todos los años, después de un periodo de reposo invernal. Al final del invierno o al principio de la primavera, al aumentar la temperatura ambiental, comienza la división celular en los meristemos que se encuentran en las yemas. Las nuevas células que van apareciendo desplazan a las generadas inmediatamente antes hacia la parte basal, donde crecen y se diferencian.

La aparición y el desarrollo de los nuevos brotes a lo largo del año se produce en periodos definidos separados por otros de inactividad, de forma que cuando una brotación ha terminado su crecimiento, transcurrido un tiempo, comienza la siguiente. El número de brotaciones anuales varía entre dos y cuatro, siendo generalmente de tres en los árboles bien cultivados.

La primera brotación es la más abundante en cuanto al número de brotes generados y al desarrollo que alcanzan los mismos. Ésta suele comenzar a finales del invierno y continúa creciendo durante la primera mitad de la primavera. La segunda brotación se desarrolla durante el verano y la última en el otoño. En los árboles jóvenes los periodos de desarrollo de las brotaciones no están tan definidos, sino que más bien éstas se suceden de forma continua.

El meristemo apical situado en el extremo de los brotes vegetativos, genera los primordios foliares, los cuales se disponen en estrecha sucesión, formando una espiral alrededor del mismo, de manera que los más jóvenes se encuentran más próximos al ápice. Los primordios al crecer forman a modo de apéndices que quedan inicialmente superpuestos (Fig. T-3). Posteriormente, los pequeños segmentos entre los puntos de inserción de los primordios foliares se alargan y éstos últimos se desarrollan para formar las hojas. Éstas se disponen en el tallo siguiendo un esquema geométrico predeterminado, denominado filotaxis; según éste, la inserción de cada hoja forma un ángulo con la inmediatamente inferior, con lo cual presentan una disposición helicoidal alrededor del tallo, de tal forma que la sombra producida por las hojas nuevas interfiera lo menos posible con las que están debajo para no afectar la fotosíntesis. En el naranjo dulce la filotaxis es de $3/8$, lo que significa que



la octava hoja se superpone con la primera, después de que la espiral que forman las hojas de tres vueltas al tallo. Dicha espiral puede girar hacia la derecha o hacia la izquierda.

Los puntos donde se insertan las hojas, o nudos, se van separando a medida que los entrenudos se alargan mediante crecimiento intercalar. El meristemo intercalar se localiza en la base de cada entrenudo y, mediante su actividad, el tallo se alarga.

Por debajo de la base de cada peciolo aparece una elevación prominente en el tallo que se prolonga varios centímetros a lo largo del mismo. Dentro de la misma se encuentra la traza foliar, que conecta el tejido conductor del brote con el de la hoja. Esta configuración hace que la sección del brote no sea circular, sino que presente una forma triangular.

En la axila de cada hoja se encuentra una yema cubierta por varias escamas y a un lado de ésta puede haber una espina (Fig. T-2). La yema axilar consiste en un meristemo apical con primordios foliares. En las axilas de las escamas que cubren la yema se forman otras yemas menores, de modo que en cada axila de hoja se encuentran varias yemas (Fig. T-1).

Del cilindro vascular del brote se derivan también trazas que lo conectan con las yemas axilares y las espinas. Éstas divergen del mismo por encima de donde lo hacen las trazas foliares y, al igual que éstas, forman un pequeño cilindro después de la derivación.

Los brotes que se originan en las yemas axilares crecen formando un cierto ángulo con el brote del que proceden, aunque al crecer el tallo en grosor tiende a enderezarse.

3.2.1. Estructura primaria

Histológicamente el tallo primario está constituido por una serie de tejidos, que vistos en sección desde fuera hacia adentro, son el tejido dérmico o epidermis, que recubre todo el órgano e inmediatamente debajo se encuentra el córtex, que forma un anillo alrededor del cilindro vascular, en cuya parte central está la médula (Fig. T-5). Todos estos tejidos proceden de la diferenciación de las células derivadas del meristemo apical.

Meristemo apical: Está constituido por la túnica, cuya única capa de células recubre el corpus, que aparece como una masa de células en división. Las células de la



túnica se dividen anticlinalmente, con lo cual el tejido crece superficialmente. Las células del corpus se dividen en diversas direcciones, para producir un crecimiento en volumen dentro de la planta. En las zonas adyacentes al meristemo apical, la túnica se continúa con la protodermis, cuyas células se diferencian para dar lugar a la epidermis. Del corpus se derivan, a través de zonas meristemáticas intermedias, la médula y el tejido vascular. Complementariamente, entre el cilindro provascular y la protodermis, aparece otra zona meristemática intermedia cuyas células son de mayor tamaño y al diferenciarse producen los parénquimas del córtex y de las hojas.

Epidermis: está constituida principalmente por una capa de células tabulares dispuestas de forma compacta; vistas de frente tienen forma irregular y en su exterior se deposita una gruesa capa de cutícula. Estas células retienen su capacidad de dividirse y estirarse tangencialmente durante un cierto tiempo para acomodarse al aumento inicial de la circunferencia del brote. En el tejido epidérmico se encuentran también estomas y pelos (Fig. T-6).

Córtex: contiene típicamente un parénquima (parénquima cortical) con espacios intercelulares muy acusados (Fig. Cx-1). En este tejido se puede distinguir entre las células parenquimáticas de las capas exteriores, que son pequeñas con paredes delgadas y un citoplasma abundante que contiene cloroplastos, y las de la parte interior, que, por el contrario, son de gran tamaño, tienen las paredes gruesas y están altamente vacuoladas. Entre las células corticales que están inmediatamente debajo de la epidermis aparecen células que contienen cristales de oxalato cálcico (idioblastos). Estas células son de mayor tamaño que las parenquimáticas adyacentes y penetran en la epidermis. Al aumentar de tamaño los cristales, las paredes de estas células se engrosan y sus protoplastos degeneran. En el córtex pueden aparecer células esclerenquimáticas, cuya principal función es la de sostén. También se encuentran dentro del córtex numerosas glándulas de aceites esenciales de forma esférica, que rozan la epidermis en algún punto.

Endodermis: es la capa de células más interior del córtex. Estas células, aunque tienen aspecto parenquimático, se disponen de forma compacta y sus paredes presentan características distintivas que indican su mayor grado de especialización. La más notable es el alto contenido en suberina de sus paredes radiales, que da lugar a la denominada banda de Caspary. En los tallos más viejos se puede depositar una lámina de suberina sobre toda la superficie de la pared.

Periciclo: es una capa de tejido parenquimático que se encuentra entre la endodermis y los tejidos vasculares.



El tejido conductor primario: consiste en un haz vascular, en el cual el floema rodea completamente al xilema, formando entre ambos un eje continuo que discurre longitudinalmente por la parte central de los nudos y entrenudos (Fig. T-5). En la sección transversal de un tallo en desarrollo el haz vascular presenta una sección triangular, como consecuencia de las protuberancias producidas por las trazas foliares, es decir por las desviaciones del tejido conductor del tallo que conectan con las hojas a través de sus pedúnculos.

Como se ha expuesto anteriormente, el xilema o el floema primarios se clasifican en protoxilema y metaxilema o en protofloema y metafloema, respectivamente. Los tejidos con el prefijo proto- se diferencian antes que los designados como meta-. El sistema vascular primario se deriva del procámbium, que, a su vez, se diferencia a partir de células derivadas del meristemo apical. De éstas, las que van a formar tejido parenquimático, pronto muestran una creciente vacuolización, mientras que las procambiales permanecen más tiempo con el citoplasma denso y experimentan repetidas divisiones longitudinales. En los primordios foliares, yemas axilares y espinas se encuentran extensiones del procámbium.

Los tubos cribosos del protofloema y los elementos traqueales del protoxilema se forman en los lados externo e interno del procámbium, respectivamente (Fig. T-4). A medida que los entrenudos se alargan, el protofloema sufre un estiramiento y se desintegra, siendo reemplazado por el metafloema (Fig. T-5). Mientras este último se mantiene funcional se forman fibras a partir de células parenquimáticas del protofloema, que se alargan y desarrollan paredes secundarias lignificadas.

Los primeros elementos traqueales que se diferencian en el protoxilema son alargados, con extremos afilados, que se solapan con otros semejantes, y con engrosamientos anulares o espiralados. Al alargarse el tallo, estos elementos sufren un estiramiento vertical y se colapsan. Entre los elementos traqueales del protoxilema se intercalan células parenquimáticas.

Los elementos de los vasos del metaxilema forman filas radiales a medida que se van diferenciando a partir del procámbium (Fig. T-5). Estos elementos presentan paredes transversales perforadas en sus extremos y engrosamientos escalariiformes. Los vasos que van apareciendo sucesivamente en una fila radial son cada vez más anchos en sección transversal. Entre estas filas radiales se sitúan las células parenquimáticas.



3.2.2. Crecimiento secundario

Los tejidos vasculares se renuevan y aumentan su extensión mediante la actividad del cámbium vascular, que es la causante del crecimiento secundario (Fig. T-7). El procámbium permanece en estado meristemático, después de terminar el crecimiento primario, y se transforma en el cámbium. Este meristemo, está constituido por dos tipos de células: las iniciales fusiformes, que aportan células al sistema vertical, y las iniciales radiales, de donde se derivan las de los radios medulares. En el tallo, el cámbium adopta la forma de un cilindro continuo que se prolonga longitudinalmente por todo él. Cuando un tronco se ramifica, el cámbium de éste se continúa con el de las ramas derivadas, e igual sucede con el de éstas. El cámbium permanece indefinidamente en la misma posición relativa, entre el xilema y el floema, produciendo floema secundario hacia el exterior y xilema secundario hacia el interior.

Así pues, el floema secundario se encuentra en la parte interna de la corteza de los troncos y ramas; en él se pueden distinguir: el floema funcional y el no funcional.

El floema funcional, que se encuentra más próximo al cámbium, al haberse desarrollado durante los últimos periodos de actividad vegetativa. En este tejido las células derivadas de las iniciales fusiformes del cámbium se diferencian en tubos cribosos, células anexas, células parenquimáticas y fibras esclerenquimáticas. Los tubos cribosos presentan placas cribosas con varias áreas cribosas en sus extremos, donde apenas se deposita calosa, ni siquiera durante la parada invernal. Se estima que el floema puede mantener su funcionalidad durante unos dos años desde su generación a partir del cámbium.

El primer síntoma que indica la degeneración y pérdida de funcionalidad es la aparición de depósitos de calosa en las placas cribosas, como puede observarse en el anillo de células que se encuentra alrededor del margen exterior del floema funcional

El floema no funcional, que se encuentra abundantemente en los troncos y ramas de cierta edad, ocupando la parte más externa del tejido conductor. Este floema está constituido por tubos cribosos colapsados con sus correspondientes células anejas también muertas, células parenquimáticas vivas y haces de fibras. La formación de las fibras suele ocurrir durante las paradas temporales de la actividad cambial, como sucede a la entrada de la latencia, aunque también pueden aparecer



en otros momentos en los que esporádicamente se detiene la actividad vegetativa. Las fibras se encuentran formando grupos separados dentro del tejido floemático, los cuales, vistos en sección transversal, se disponen en círculos concéntricos. En sección longitudinal los grupos de fibras forman bandas verticales paralelas a los tubos cribosos.

El xilema que se produce durante el crecimiento secundario está compuesto por vasos, células parenquimáticas, radios medulares y fibras. Los vasos quedan envainados por células parenquimáticas vivas. Cuando, al final del otoño, está terminando el crecimiento por causa del frío, el cámbium forma una estrecha banda de células parenquimáticas pequeñas junto con algunos vasos estrechos, que permiten distinguir los anillos de crecimiento anual. No obstante, como consecuencia de determinadas adversidades climáticas, el crecimiento puede detenerse durante el periodo de actividad vegetativa, dando lugar a falsos anillos.

Al producirse el crecimiento secundario, el xilema anterior y la médula resultan recubiertos por el nuevo tejido conductor, mientras que el anterior floema es empujado hacia la parte exterior, sufriendo una compresión que produce su obliteración, excepto en las bandas de fibras. Por su parte, el córtex y la epidermis deben adaptarse al aumento de circunferencia, obligado por el crecimiento en grosor de los tejidos internos; algunas células del parénquima cortical más interior mueren aplastadas mientras que en el resto de este tejido son estiradas tangencialmente y muchas de ellas se dividen en sentido anticlinal. En los tallos viejos, la dilatación del córtex se produce mediante formaciones meristemáticas – denominadas meristemos de dilatación – que se disponen radialmente, extendiéndose desde los radios del floema secundario hasta el felógeno (Fig. Cx-3). A partir de las células derivadas de los meristemos de dilatación se diferencian células parenquimáticas y esclereidas.

Cuando se inicia el crecimiento secundario de los tallos jóvenes, en algunas zonas de su superficie, la cutícula y las paredes de la epidermis se rompen, dando lugar a la aparición de grietas verticales. La peridermis, que inicialmente se forma bajo estas grietas, va reemplazando gradualmente a la epidermis cuando se inicia el crecimiento secundario. La actividad del felógeno y la de los meristemos de dilatación suelen ir asociadas, con lo cual la nueva peridermis aparece en bandas verticales enfrentadas a los meristemos de dilatación, de forma que ambos meristemos se disponen perpendicularmente. Cuando cesa la actividad del felógeno, las células derivadas se diferencian en parenquimáticas hacia el interior y suberosas hacia el exterior.



La parte central de los tallos está ocupada por un cilindro sólido de células parenquimáticas, que constituyen la médula. Estas células desarrollan paredes celulares gruesas que, con el tiempo, se lignifican, con lo cual la médula ejerce de tejido de sostén que da consistencia al tallo.

3.3. La hoja

Las hojas de las especies del género *Citrus* están formadas por un solo limbo con un peciolo relativamente corto que lo une al tallo. Según la especie, el limbo adopta formas más o menos elípticas, ovaladas o lanceoladas, con el margen generalmente entero, excepto en algunas especies (limonero, limero ...) en que es ligeramente dentado. La forma y el tamaño de las hojas varía con la especie y, dentro de cada una de ellas, con diversos factores, entre los que destaca el tipo de brotación y el vigor del brote donde se ubican. El color del limbo es verde oscuro en la parte superior (haz) y verde pálido en la inferior (envés).

En la mayoría de las especies el peciolo es alado; en el naranjo amargo y en el pomelo las alas son relativamente grandes, mientras que en el naranjo dulce son estrechas y el limonero carece de ellas.

Las hojas de los cítricos son perennes, con lo cual no las pierden durante la parada invernal. La duración de la vida normal de una hoja depende de su situación en el árbol: las situadas en ramas fructíferas viven alrededor de 15 meses, mientras que las que se encuentran en brotes vegetativos suelen durar más de dos años. Como las hojas se van generando con las sucesivas brotaciones vegetativas que se desarrollan a lo largo del periodo de actividad vegetativa (generalmente tres), en el árbol conviven hojas de diferentes edades, y, consecuentemente, su abscisión se va produciendo a lo largo de todo el año, aunque suele ser más intensa durante la primavera (abril-mayo).

3.3.1. Desarrollo de la hoja

Los primordios foliares recién formados aparecen como apéndices curvados sobre el meristemo apical, pero a medida que se van desarrollando van adquiriendo una posición más erecta.

La superficie de los primordios foliares está cubierta por una capa de células meristemáticas (protodermis), que es una continuidad de la túnica y que al madurar formará la epidermis.



Las capas de células que se encuentran por debajo de la protodermis se derivan del corpus del meristemo apical y se diferencian en procámbium y meristemo interior. Los tejidos vasculares de la hoja se diferencian a partir del primero y el mesófilo a partir del segundo.

Al desarrollarse los primordios foliares se forma el limbo y el peciolo. Las alas de éste y las dos mitades del limbo se desarrollan a partir de zonas meristemáticas marginales que se encuentran en los laterales del primordio y su parte cilíndrica interior origina el nervio central. En la zona de unión del peciolo con el limbo aparece una constricción que se asocia a la formación de una capa de abscisión. Las glándulas de aceites esenciales comienzan a diferenciarse tempranamente a partir del meristemo interior que forma el mesófilo.

3.3.2. Estructura de la hoja adulta

La anatomía de la hoja está adaptada a las principales funciones de este órgano, que son la fotosíntesis, la transpiración y la exportación de los compuestos fotoasimilados.

Vista en sección (Fig. H-1) una hoja madura presenta los siguientes tejidos:

Epidermis superior: Está constituida por una capa de células tabulares recubiertas por una gruesa capa de cutícula (Fig. H-10). En esta epidermis no se encuentran estomas.

Mesófilo: Este tejido está formado por distintos tipos de células, de las cuales las más abundantes son las de los parénquimas en empalizada y lagunar.

El parénquima en empalizada está formado por dos o tres capas de células cilíndricas dispuestas de forma muy compacta (Figs. H-1, H-12 y H-13). Cuando se presentan tres capas, las células de la más interna son más cortas que las de las otras. Dentro de este parénquima, justo debajo de la epidermis donde se introducen parcialmente, se observan células más voluminosas que contienen cristales de oxalato cálcico, denominadas idioblastos.

El parénquima lagunar tiene aproximadamente ocho capas de células, que presentan formas irregulares con protuberancias que se unen a las de las contiguas, dejando entre ellas amplios espacios intercelulares (Figs. H-1, H-14 y H-15). Las capas de células de este parénquima que se encuentran cerca de la epidermis infe-



rior son más pequeñas y carecen de protuberancias, por lo que su forma es casi esférica. Su disposición compacta deja escasos espacios intercelulares, con excepción de las que están alrededor de los estomas.

Las glándulas de aceites esenciales son formaciones esféricas que se hallan en el interior del mesófilo, inmediatamente debajo de la epidermis. Las glándulas están recubiertas por dos o tres capas de células con paredes delgadas que se ordenan concéntricamente en su exterior (Fig. H-6). Estas formaciones son más abundantes en el haz que en el envés.

Epidermis inferior: Está constituida por células tabulares entre las que se intercalan los estomas. Éstos, como se ha expuesto anteriormente, constan de un poro y dos células oclusivas (o guarda) con forma arriñonada (Fig. H-11). Por encima de éstas se encuentra la cámara subestomática, formada por los amplios espacios intercelulares que dejan las células del parénquima lagunar circundante (Fig. H-7). La capa de cutícula que recubre también esta epidermis forma unas protuberancias que sobresalen sobre el poro del estoma.

Sistema vascular: Está formado por una red de nerviaciones que se extienden por todo el limbo. La hoja se comunica con el resto de la planta mediante el haz vascular que discurre por el interior del peciolo, el cual conecta los tejidos conductores del tallo con los de la hoja. A través de éste, el agua y los elementos minerales llegan a la hoja, que a su vez exporta las sustancias sintetizadas en ella a los demás órganos.

La parte interior del peciolo está ocupada por un cilindro, donde los tejidos conductores se disponen concéntricamente. Visto en sección, en su parte central se encuentra la médula, formada por células parenquimáticas dispuestas de forma compacta. Alrededor de la médula, se encuentra un anillo de varias capas de células xilemáticas, que a su vez, está rodeado por otro de floema. Entre ambos tejidos conductores encontramos una capa de células meristemáticas procambiales. Todo este conjunto, está empaquetado por bandas de fibras esclerenquimáticas, con paredes muy engrosadas, que aportan rigidez al peciolo. La parte más externa está ocupada por células parenquimáticas recubiertas por una epidermis (Fig. H-3). En continuidad con el peciolo se encuentra el nervio central de la hoja que recorre el limbo desde la zona de unión con el peciolo hasta el otro extremo. El nervio central es más grueso en su parte inicial, donde sobresale notablemente del limbo, y se va haciendo más fino a medida que se aproxima al ápice de la hoja. La estructura del nervio central es semejante a la del peciolo (Fig. H-2).



Las dos medias partes del limbo están recorridas por los nervios laterales secundarios que se derivan del nervio central. En su tramo inicial, los nervios secundarios sobresalen ligeramente sobre la superficie de la hoja, efecto que desaparece cuando se bifurcan cerca del margen. La estructura de estos nervios consiste en un haz de xilema cuya mitad inferior está recubierta por el floema; éste, a su vez, está protegido por haces de fibras esclerenquimáticas, que se disponen en forma de media luna (Fig. H-4). De los nervios laterales se derivan otros de menor rango, que a su vez se ramifican y anastomosan, formando un entramado de nerviaciones, entre las cuales hay zonas de mesófilo.

Las nerviaciones menores están totalmente incluidas dentro del parénquima lagunar del mesófilo y constan de un haz de xilema adyacente a otro de floema, que está bordeado por una capa de fibras esclerenquimáticas (Fig. H-5). A medida que los nervios se van haciendo menores, como consecuencia de las sucesivas ramificaciones, el número de vasos y tubos cribosos se reduce.

3.3.3. Zonas de abscisión

Las hojas se desprenden por el peciolo, donde se distinguen dos zonas de abscisión típicas: una de ellas se encuentra entre el limbo y el peciolo (Fig. H-8) y la otra entre el peciolo y el tallo. Esta última zona de abscisión se activa únicamente cuando la hoja entra en senescencia al haber completado su ciclo vital. Por el contrario, la zona de abscisión limbo-peciolo puede activarse por el etileno y también por condiciones medioambientales adversas.

Morfológicamente, la zona de abscisión limbo-peciolo presenta un estrangulamiento o acanaladura donde la cutícula es muy delgada. En la parte interna del estrangulamiento se encuentran entre 10 y 15 capas de células corticales de pequeño tamaño y con abundantes depósitos de almidón en su interior que constituyen la zona de abscisión. Las células corticales adyacentes a las células de la zona de abscisión están, sin embargo, prácticamente desprovistas de acúmulos de almidón. En la zona de abscisión no se forman fibras floemáticas o xilemáticas; los tubos cribosos y vasos que atraviesan esta zona lo hacen con una trayectoria zigzagueante.

El primer cambio anatómico en la zona de abscisión es la formación de una capa de separación en las células próximas al estrangulamiento (Fig. H-9). El citoplasma de estas células se vuelve más denso, apareciendo en su interior abundantes lisosomas. Posteriormente, las paredes toman una apariencia gelatinosa, síntoma



de que se está produciendo su degradación. Finalmente, una vez desintegrado el tejido de la zona de separación y los tejidos conductores por un proceso lisogénico, las hojas se desprenden del árbol.

3.4. La flor

Los cítricos tienen tendencia a florecer copiosamente, hasta el punto de que un árbol adulto puede llegar a producir más de 200.000 flores al año.

En las zonas con clima templado la floración principal se produce al principio de la primavera, coincidiendo con la primera brotación vegetativa. Las brotaciones de verano y otoño no van acompañadas de flores, excepto en casos excepcionales en los que pueden formar un número reducido de éstas.

El proceso completo de la floración comienza por la inducción floral, seguida por la diferenciación de los primordios y, finalmente, por el desarrollo de éstos para formar flores. Cada una de estas tres etapas está regulada de forma distinta e independiente.

La inducción floral consiste en el cambio de destino de las yemas vegetativas que pasan a ser florales mediante un estímulo recibido de las hojas. En los cítricos cultivados en áreas subtropicales, este proceso ocurre hacia finales de otoño (a partir de mediados de Noviembre en la zona mediterránea), cuando las plantas están expuestas a bajas temperaturas y fotoperiodos cortos. En los climas tropicales los cítricos florecen ininterrumpidamente a lo largo del año, aunque el mayor número de flores se produce en primavera. En estas condiciones, la floración es inducida por el estrés hídrico, tras un periodo de sequía. Por consiguiente, las condiciones medioambientales, principalmente las bajas temperaturas y el déficit de agua, regulan la inducción floral en los cítricos.

La diferenciación de las yemas florales se inicia a finales del invierno cuando las yemas salen de la latencia y los primordios comienzan a desarrollarse. Este proceso implica una serie de cambios morfológicos en el meristemo apical vegetativo, que sufre un ensanchamiento y aplastamiento, pasando a constituir el meristemo floral, que originará el receptáculo y demás apéndices de la flor. Los primordios de los órganos florales aparecen como protuberancias del meristemo floral, que se curvan sobre éste (Figs. F-1 y F-2).

Cada uno de los sucesivos verticilos se forma por encima y dentro del anterior, con lo cual, la organogénesis floral tiene lugar de forma acropétala, es decir, desde los órganos más externos a los más internos. Por consiguiente, en primer



lugar se forman los sépalos, después los pétalos y a continuación se produce la diferenciación de los estambres y los carpelos, en este orden.

El desarrollo posterior de la flor puede subdividirse en una serie de estadios fenológicos atendiendo a las características tanto externas como internas del brote floral (Fig. F-3). Cuando el botón floral es muy pequeño, antes de que sean visibles los pétalos, los sépalos se curvan alrededor de las otras partes de la flor. En el estadio floral A, los pétalos comienzan a ser visibles, aunque los sépalos los recubren casi completamente. Los extremos apicales de las anteras se localizan a nivel del estigma. Posteriormente, la corola crece y empuja los sépalos hacia fuera, sobresaliendo sobre ellos. En el estadio floral B, los pétalos han alcanzado casi la mitad de su tamaño final y los extremos apicales de los sépalos se encuentran a mitad de camino entre la base y el ápice de los pétalos. El estigma en este estadio sobresale de las anteras. En el estadio floral C, los pétalos casi han alcanzado su tamaño definitivo, aunque se solapan aún unos con otros, formando una cobertura completamente cerrada. Los filamentos de los estambres se han alargado ya considerablemente. En el estadio floral D, los pétalos están a punto de abrirse y, en realidad, pueden hacerlo al aplicar una leve presión sobre ellos. En este estadio, dependiendo de la variedad, pueden encontrarse ya algunas anteras dehiscentes. El siguiente estadio floral corresponde a la flor totalmente abierta, cuando los elementos de la flor ya han madurado (Fig. F-4).

Todo el proceso puede durar desde el mes de febrero, en el que ya pueden reconocerse fácilmente las yemas florales, hasta unos dos meses después (abril), cuando el árbol está en plena floración al haberse producido la apertura de la mayoría de las flores.

3.4.1. Tipos de inflorescencias

Las flores de los cítricos se presentan aisladas en la axila de una hoja madura o en racimos que pueden proceder de yemas terminales o axilares (Fig. F-5). Las inflorescencias pueden ser de los siguientes tipos:

- Brote floral formado por un ramillete con varias flores, sin hojas jóvenes.
- Brote mixto formado por varias flores y hojas jóvenes.
- Brote mixto formado por una sola flor, aislada en su extremo, y varias hojas jóvenes.



La cantidad absoluta de inflorescencias de cada tipo en el árbol y su proporción sobre el total de éstas, depende de diversos factores internos y externos a la planta (edad, condiciones climáticas, productividad, régimen hídrico, estado nutricional, aplicaciones hormonales, etc...). En general, los árboles débiles y envejecidos tienden a florecer copiosamente, aumentando el número y la proporción de brotes florales puros en detrimento de los mixtos. Por el contrario, los árboles vigorosos o jóvenes suelen florecer más débilmente, y en ellos aumenta el número de brotes mixtos y disminuye el de brotes florales.

3.4.2. Estructura de la flor

La flor de los cítricos es típicamente hermafrodita, aunque a veces puede ser estaminada por la degeneración del pistilo. Su tamaño es variable según la especie, oscilando entre 1 y 2 cm de longitud.

La flor está constituida por unos elementos protectores, el cáliz y la corola que forman el periantio, y otros reproductores el androceo y el gineceo (Figs. F-4 y F-6). En ella se distinguen las siguientes partes:

Pedúnculo: Es el órgano que une la flor con el brote. Su crecimiento se produce mientras se desarrolla la flor, alcanzando una longitud que puede oscilar alrededor de 1 cm; su diámetro inferior es de aproximadamente 1 mm, aunque en su parte superior se ensancha hasta cerca de 1.5 mm. Las flores axilares presentan dos zonas de abscisión en el pedúnculo: una donde éste se une al tallo, en la axila de la hoja, y la otra unos milímetros más arriba. Las flores terminales solo presentan la segunda capa. El pedúnculo está recorrido longitudinalmente por una serie de haces vasculares paralelos a su eje y dispuestos en círculo. En éstos, el floema se sitúa en la parte exterior y el xilema en la interior. Los haces se encuentran dentro de un cilindro de células parenquimáticas, que a su vez está envuelto por una epidermis. En esta zona aparecen también algunos haces vasculares de pequeño diámetro (Fig. F-7).

Receptáculo: Es la parte superior engrosada del pedúnculo, sobre la que se asientan las demás partes de la flor. En éste, los haces vasculares se desvían hacia dichas partes.

Cáliz: Está compuesto por 5 sépalos soldados, dispuestos alrededor del receptáculo que ocupa el extremo del pedúnculo. Normalmente, es de color verde pálido, y junto con el disco persiste en el fruto, mientras éste permanece en el árbol.



Los sépalos están formados por dos epidermis (externa e interna) y entre ambas se encuentra un parénquima por el que discurren los haces vasculares. Los sépalos poseen glándulas de aceites esenciales, cerca de la epidermis externa, en la cual aparecen estomas (Fig. F-8).

Corola: Está constituida por un número de pétalos que puede variar de 4 a 8, aunque lo normal es que sean 5. Los pétalos son libres y están parcialmente superpuestos. La longitud de los pétalos es mayor que la de los sépalos y se disponen alternando con éstos, envolviendo a los órganos reproductores; después de la anthesis presentan una notable curvatura. Estos órganos son bastante gruesos y su epidermis está fuertemente cutinizada lo que les confiere un aspecto céreo. En casi todas las especies de cítricos su color es blanco, aunque en el limonero y el cidro, la parte exterior es rosada.

Los pétalos están formados por dos epidermis, entre las cuales hay un tejido parenquimático que es atravesado por los haces vasculares. Debajo de la epidermis externa aparecen numerosas glándulas de aceites esenciales (Fig. F-9). En posición algo hundida con respecto a la epidermis, se encuentran algunos estomas. Las células epidérmicas pueden formar pelos glandulares unicelulares, que son más abundantes en las puntas y márgenes de los pétalos (Fig. F-10).

Androceo: Lo constituyen los estambres, cuyo número está comprendido entre 20 y 40 (aunque pueden ser más) dependiendo de la variedad. Los estambres están formados por un filamento y una antera que contiene el polen. Los filamentos pueden ser libres o estar unidos por su porción basal formando grupos de tres o más; todos ellos están soldados a la base del disco floral, formando una especie de tubo que envuelve el gineceo.

Externamente, el filamento presenta una epidermis, cuyas paredes celulares están ligeramente cutinizadas. Este tejido, envuelve una masa de células parenquimatosas, en cuyo interior hay un haz vascular, que recorre el filamento por el centro en sentido longitudinal para terminar en la antera (Fig. P-1).

La antera consta de dos tecas bilobuladas, separadas por el haz vascular que proviene del filamento y que se encuentra englobado por tejido conectivo. En cada lóbulo aparece una cavidad (lóculo o microesporangio) relativamente grande, donde se forman las microsporas o granos de polen. En muchos casos, al alcanzar la madurez, la antera aparece solo con dos lóculos, debido a que los dos microesporangios de cada lado se unen para formar una sola cavidad (aunque en algunas variedades permanecen separados). Las paredes de la antera están recubiertas por



una monocapa exterior de células epidérmicas (exotecio), cuyas células tienen las paredes delgadas y poco cutinizadas. Por debajo de ésta hay tejido parenquimático (endotecio) y rodeando a los lóculos se encuentra el tapetum (Fig. P-2).

Cuando el polen fértil ha alcanzado la madurez, las anteras adquieren un color amarillo intenso. Sin embargo, en las variedades con polen estéril, el color de las anteras es amarillo pálido y, si no producen polen, son de color crema pálido o blanco.

La dehiscencia de la antera tiene lugar casi al mismo tiempo que la anthesis de la flor. La causa de este proceso es la desecación de las paredes de las anteras, que produce su enrollamiento. Esto hace que cada lóbulo de la antera se abra por una grieta longitudinal que se forma entre los lóbulos, con lo cual el polen queda libre (Fig. P-3).

Los granos de polen son de color amarillo, tienen forma esférica, oval o poliédrica y están recubiertos por dos membranas. La exterior o exina es gruesa, tiene aspecto granuloso y está formada por una sustancia lipóide muy consistente, denominada esporopolenina. La interior o intina está constituida por polisacáridos y es menos consistente que la exina. En la superficie de los granos de polen se aprecian generalmente varios surcos (entre 2 y 6) donde la exina es muy delgada (Fig. P-9 y P-10). El tubo polínico emerge a través de alguno de estos durante la germinación del grano de polen, empujando hacia un lado la intina (Figs. P-13, P-14 y P-16).

El polen maduro, cuando es fértil, forma un polvo amarillo pegajoso, mientras que si es estéril tiene una tonalidad mucho más pálida.

El gineceo: El pistilo está compuesto por el ovario, el estilo y el estigma (Fig. O-1).

Ovario: Tiene forma elipsoidal y se distingue claramente del estilo por su mayor grosor. Se trata de un ovario policarpelar, que contiene un número variable de cavidades o lóculos (carpelos fusionados) que son los precursores de los segmentos (gajos) del fruto. La fusión de las paredes de los carpelos adyacentes forma las septas y la unión de los bordes de los carpelos forma la placenta (Fig. O-2). Generalmente, el número de cavidades del ovario oscila entre 8 y 14 (frecuentemente 10).

Los lóculos están limitados exteriormente por el pericarpo o pared del ovario. En ésta podemos distinguir tres regiones; una externa epidérmica o exocarpo, una intermedia parenquimática o mesocarpo, y la más interna o endocarpo (Fig. O-3).



El exocarpo está formado por una capa superficial de células epidérmicas que contiene estomas. La superficie externa de este tejido está recubierta por una fina cutícula sobre la que se depositan ceras epicuticulares. La epidermis está compuesta por células rectangulares cuyo eje mayor está orientado perpendicularmente a la superficie del fruto. Estas células están muy vacuoladas y presentan abundantes plasmodesmos que las unen entre sí y con las de la capa subepidérmica. Por debajo de la epidermis hay varias capas de células hipodérmicas de pequeño tamaño y disposición compacta (Fig. O-5).

En el mesocarpo se puede distinguir entre el mesocarpo externo y el interno. El primero lo compone una estrecha franja de células pequeñas, aunque algo mayores que las de la hipodermis. Estas células dejan pocos espacios intercelulares entre ellas y en su interior contienen vacuolas poco desarrolladas y cloroplastos fotosintéticamente activos (Fig. O-6). En el segundo, el tamaño de las células es mayor, los espacios intercelulares se hacen más evidentes y sus paredes celulares son más gruesas. Estas células contienen abundantes amiloplastos y grandes vacuolas (Fig. O-7).

El mesocarpo dispone de una serie de haces vasculares que lo atraviesan en sentido axial, de forma que, a lo largo de cada carpelo, se encuentran tres haces vasculares, uno ante el centro de cada lóculo (dorsal) y los otros dos enfrentados a las septas de los lóculos (septales).

El endocarpo constituye la región más profunda del pericarpo, que recubre la superficie interior de la cara tangencial del lóculo. Está compuesto por una epidermis que bordea el lóculo y unas pocas capas adjuntas de células parenquimáticas dispuestas de forma compacta.

Los lóculos están separados por las septas, que constituyen unos delgados tabiques de naturaleza semejante a la de la pared del ovario (Fig. O-2). Cada septa está compuesta por dos membranas pertenecientes a dos lóculos adyacentes, con una banda de parénquima semejante a la del mesocarpo interno entre ellas. No obstante, no se aprecia una clara separación entre los tejidos del pericarpo y los de la septa, sino que más bien unos parecen ser continuidad de los otros. La membrana locular de la septa, es de tipo epidérmico y está recubierta de cutícula.

La columna central del ovario está formada por células parenquimatosas y, en su mitad inferior, es atravesada por una serie de haces vasculares separados en número igual al de carpelos (Fig. O-2). Éstos circulan en dirección paralela al eje



de la columna y vistos en sección transversal se disponen circularmente. De estos haces se derivan trazas de tejido conductor que conectan con los óvulos. Entre los haces vasculares se encuentra tejido parenquimático poco compacto.

En el ángulo interior de cada lóculo del ovario se encuentra la placenta, que aparece como un tejido engrosado, formado por la unión de los bordes de los carpelos y que presenta dos filas verticales paralelas de primordios ovulares. Cada lóculo puede formar de 4 a 8 óvulos dispuestos de esta forma.

Los primordios ovulares emergen en zonas discretas de la placenta y se forman a partir de divisiones periclinales de las células epidérmicas y de las dos primeras capas de células subepidérmicas. El óvulo de los cítricos es de tipo anátropo, es decir, el primordio ovular se curva a medida que crece hasta quedar su eje mayor paralelo a la placenta. Los primordios ovulares son ya visibles en los lóculos del ovario en el estadio floral A. En el estadio floral B, los tegumentos cubren la mitad de la nucela y en el estadio floral C, ya la rodean completamente, aun sin haber completado su desarrollo, el cual se alcanza en el estadio D, cuando el micropilo está perfectamente formado. Aparte de los óvulos, el resto de la cavidad locular está vacía (Fig. O-4).

Óvulo: Está compuesto por la nucela, los tegumentos, la chalaza y el funículo (Fig. Ov-1). La nucela constituye el tejido más voluminoso del óvulo y contiene el megagametofito o saco embrionario. La nucela está envuelta por dos tegumentos, externo e interno. La porción apical de los tegumentos está abierta formando el micropilo, un orificio por el que pasarán los tubos polínicos en busca del saco embrionario. La chalaza es la región basal del óvulo en la que se insertan los tegumentos y de la que emerge el funículo, una especie de pedúnculo que une el óvulo a la placenta. Por la parte central del funículo discurre un haz vascular colateral que llega hasta la chalaza del óvulo y se encarga de nutrir a la nucela. Este haz procede de una ramificación de uno de los haces axiales localizados en el eje central del ovario.

La nucela está formada por células de naturaleza parenquimática, generalmente de pequeño tamaño, forma elipsoidal y paredes delgadas. La vacuolación de estas células es escasa y en su citoplasma pueden observarse amiloplastos con grandes acúmulos de almidón en su interior (Fig. Ov-4).

Las células de los tegumentos son rectangulares en sección transversal, siendo su tamaño algo mayor que el de las células de la nucela y sus paredes relativamente más gruesas, sobre todo en el tegumento externo. Las células de los tegumentos aparecen altamente vacuoladas (Figs. Ov-4, Ov-5 y Ov-6).



La mayor parte de los óvulos abortan antes de que se ensanche el saco embrionario (Fig. Ov-3). No obstante, aunque los óvulos abortivos no se desarrollan, sus tegumentos sí pueden desarrollar cubiertas como las semillas.

Estilo: En la parte superior del ovario encontramos el estilo, cuya forma es cilíndrica y está atravesado por tantos canales como lóculos tiene el ovario (Fig. Es-2). Estos canales, denominados canales estilares, se extienden a lo largo del estilo, abriéndose por un extremo en la superficie del estigma y por el otro en los lóculos del ovario (Figs. Es-3 y Es-5). Con ello, establecen la comunicación del ovario con el exterior, permitiendo que los tubos polínicos penetren en los lóculos y efectúen la fecundación de los óvulos. Las secciones de estos canales son alargadas en sentido radial (Fig. Es-2) y las células que tapizan sus paredes internas, con su eje mayor orientado perpendicularmente al canal, son secretoras (Fig. Es-6). En el lugar donde los canales estilares desembocan en los lóculos, se forman pelos filamentosos, algunos de ellos multicelulares, que se desarrollan dentro del lóculo alrededor del micropilo de los óvulos.

Los haces vasculares recorren el estilo en dirección paralela a los canales. Dichos haces son continuidad de los del ovario y llegan hasta el estigma. El espacio entre los canales y los haces vasculares está relleno por un tejido parenquimático, rodeado por una epidermis (Fig. Es-4). Ésta está compuesta por una única capa de células rectangulares, altamente vacuoladas, cuyas paredes exteriores están cubiertas por una espesa cutícula cuya superficie aparece ondulada (Fig. Es-7).

Estigma: Se localiza en el extremo superior del estilo, distinguiéndose de éste por su mayor anchura y por su forma esferoidal algo achatada. Las células de la epidermis que revisten la superficie de la parte exterior del estigma presentan vellosidades (papilas), al igual que las de las aberturas de los canales estilares que se encuentran en éste (Fig. Es-1). Las papilas de la zona estigmática varían tanto en el tamaño como en el número de células de que constan. Así es posible encontrar desde pequeñas papilas unicelulares hasta grandes papilas multicelulares (Fig. P-15).

La zona interior está formada por células parenquimáticas, que envuelven los canales estilares y los haces vasculares, que se continúan ambos con los del estilo (Fig. Es-1). Las células que se localizan junto a las papilas contienen abundantes reservas de almidón en sus plastos. La relación entre ambos tipos de células es estrecha, dado que se observa un gran número de plasmodesmos atravesando sus paredes contiguas. A medida que madura el estigma estas



células pierden gradualmente el almidón de sus plastos. Las células situadas más lejos de las papilas presentan pocos amiloplastos y dejan amplios espacios intercelulares entre ellas.

La misión del estigma es recibir, durante su periodo receptivo, a los granos de polen. Para ello, las papilas segregan un líquido azucarado y viscoso, que retiene el polen; a continuación, éste lo utiliza para hidratarse y germinar y, también, como medio nutritivo para poder mantener el crecimiento longitudinal del tubo polínico.

La secreción de exudado comienza poco antes de que se produzca la apertura de la flor, y se prolonga hasta la caída de los pétalos. El mayor volumen de exudado se excreta en el momento de la antesis. Los azúcares que contiene la secreción se producen a expensas de la degradación del almidón almacenado en los amiloplastos. Aunque las papilas contienen en el estadio de antesis cierto número de amiloplastos, el mayor reservorio de almidón se localiza en las células parénquimáticas situadas inmediatamente por debajo de las papilas del estigma y en las células corticales que rodean los canales estilares.

Disco (nectario): Es una masa de tejido parenquimático, con forma de disco sobre la que se asienta el ovario (Fig. O-1). Por debajo del mismo, se encuentran los puntos de inserción de los estambres, con lo cual queda rodeado por los filamentos. Cuando el ovario está todavía poco desarrollado los bordes del tejido que forma el disco pueden rodear la base del ovario, pero conforme avanza su crecimiento, dichos bordes son empujados hacia afuera.

Las partes externas del disco segregan un néctar acuoso hasta que caen los pétalos.

Vascularización de la flor: El sistema conductor de la flor está constituido por una red muy ramificada de haces vasculares. Ésta es necesaria para transportar el agua y los nutrientes necesarios para el posterior desarrollo del fruto y de la semilla. Toda la red se deriva de los haces vasculares axiales (unos 10) que acceden a la flor por el pedúnculo, formando un cilindro central discontinuo (cilindro vascular axial), el cual se ramifica al llegar al receptáculo. Las trazas que van al periantio y a los estambres, divergen casi en ángulo recto del cilindro vascular axial y recorren casi horizontalmente el receptáculo. Las trazas que van a los sépalos son las primeras que se derivan, para constituir el nervio central de cada uno de estos órganos. Cuando la traza que va a un sépalo pasa por debajo del pétalo adyacente, se ramifica hacia ambos lados en



ángulo recto, formando dos trazas que conectan con los haces vasculares que se forman en los márgenes del pétalo. Los haces vasculares de los estambres, llamados haces estaminales, se ramifican también a partir del sistema axial, por encima de donde lo han hecho las trazas que van a los pétalos.

En el ovario se encuentran diferentes tipos de haces: a) los haces septales que se encuentran en el pericarpo, enfrentados a las septas y se consideran formados por la fusión de los haces procedentes de carpelos adyacentes; b) los haces dorsales que están también en el pericarpo, pero en posición central con respecto a cada lóculo; c) los haces axiales que ocupan la columna central del ovario; d) los haces marginales que divergen de los axiales y e) los haces ovulares, que igualmente proceden de los axiales.

Los haces septales se derivan del cilindro vascular inmediatamente por encima de los estaminales y más arriba divergen los haces dorsales, que se alternan con los septales. Los haces vasculares axiales se prolongan por la columna central del ovario y de ellos se desvían los que van a los óvulos y los que van a las septas por su parte interior (haces marginales). Los haces septales y los marginales se unen en la parte superior de los lóculos transformándose en los haces estilares.

3.4.3. Reproducción sexual

La reproducción sexual de los cítricos, como ocurre en todas las plantas angiospermas, se realiza mediante la flor. En ella se reúnen todos los órganos sexuales necesarios para cumplir esta función.

A partir del momento que se produce la diferenciación floral, las flores se desarrollan y sus verticilos van madurando. En el momento de la antesis de la flor, los aparatos reproductores masculino y femenino que se encuentran en ella están dispuestos para que se lleve a cabo la polinización y fecundación. Unos días después de la antesis se produce la caída de pétalos, que marca el final de la floración y el inicio de la fructificación. En este proceso el ovario crece y se desarrolla hasta convertirse en un fruto maduro, mientras que el óvulo fecundado da lugar a la semilla.

3.4.3.1. Formación de los gametos femeninos

Cuando los botones florales están en una fase muy temprana de desarrollo, los primordios ovulares emergen como unas protuberancias de la placenta, que



afectan a varias capas de células. Estos primordios se disponen en dos filas verticales y posteriormente se desarrollan para formar los óvulos.

Antes de que se formen los tegumentos, en la zona apical del primordio se diferencia una célula en la segunda capa de células de ésta, que se distingue de las restantes por su mayor tamaño y por tener un voluminoso núcleo. Esta célula pronto se divide en dos dando lugar a la célula tapética, que ocupa la posición más externa, y a la célula madre del saco embrionario que queda en la parte interior. La célula tapética se divide sucesivas veces para formar ocho capas de células, mientras que la madre del saco embrionario pasa a ocupar una posición central. Esta última, aumenta de tamaño y se alarga, antes de que tenga lugar la división meiótica que origina cuatro células haploides, que se alinean en sentido longitudinal, hasta que las tres superiores degeneran y desaparecen. Posteriormente, la cuarta, situada en la posición más profunda, aumenta de tamaño y ocupa el lugar dejado por las otras, formando el saco embrionario, que continúa su desarrollo al tiempo que su núcleo se divide. Los dos núcleos haploides generados ocupan los extremos de la célula, donde se dividen de nuevo. Los núcleos derivados sufren otra división posterior, con lo que se forman ocho núcleos haploides, cuatro en cada uno de los extremos del saco embrionario. Tres de ellos, situados en el extremo basal, dan lugar a las células denominadas antípodas, mientras que los otros tres núcleos, localizados en el extremo apical, dan lugar a otras tres células, dos de ellas denominadas sinérgidas y otra que es la ovocélula u oosfera; los dos núcleos restantes, uno de cada extremo del saco embrionario, se desplazan al centro de éste, donde permanecen separados hasta que se fusionan durante la fecundación. Durante todo este proceso, los tejidos del óvulo se han ido desarrollando, con lo cual el saco embrionario queda envuelto por la nucela.

Algunas variedades de cítricos presentan, en mayor o menor grado, esterilidad gamética femenina, debido a que la mayoría de los óvulos que producen están desprovistos de saco embrionario. Este es el caso, por ejemplo, del mandarino Satsuma o de los naranjos dulces Washington navel y Valencia.

3.4.3.2. *Formación de los gametos masculinos*

En la capa hipodérmica de las anteras muy jóvenes se distinguen unas células que poseen un núcleo de gran tamaño. Estas células se dividen periclinalmente para producir una capa externa de células parietales y una capa interna de células



esporógenas. En posteriores divisiones, las células parietales producen cuatro capas de células. La más interna forma el tapetum y las otras junto con la epidermis conforman la pared de la antera.

Normalmente, el tapetum está constituido por una sola capa de células, aunque en algunos casos puede formar dos o tres capas. El tapetum rodea el delgado cilindro de células madres del polen o microesporocitos, que se forman a partir de las sucesiva divisiones de las células esporógenas primarias. En estas estructuras denominadas microesporangios es donde, a partir de las células madres del polen, se forman las microesporas que al desarrollarse se convertirán en granos de polen. Cada uno de los microesporangios se localiza en un lóbulo de la antera (Fig. P-2).

Por su parte, el núcleo de las células del tapetum se puede dividir una o más veces, pasando a ser binucleadas o polinucleadas. A medida que el polen se desarrolla las células del tapetum se desintegran, posiblemente para servir de alimento al polen.

Antes de la primera división, las células madres del polen se distinguen de las del tapetum por ser de mayor tamaño y por tener un solo núcleo. Al dividirse meióticamente, cada una de ellas origina otras cuatro nuevas células (microesporas) con núcleos haploides, que se mantienen unidas bajo la cubierta de la célula madre, formando las tétradas polínicas (Fig. P-4).

Cada una de estas células evoluciona para formar un grano de polen. Esta transformación consiste en el crecimiento de las mismas, el desarrollo de dos membranas (intina y exina) y la división del núcleo, dando lugar a los núcleos vegetativo y generativo, el cual se divide otra vez para formar los dos núcleos espermáticos (Figs. P-5, P-6, P-7, P-8, P-9 y P-10)

Algunas variedades de agrios, como el mandarino Satsuma o los naranjos del grupo “navel”, presentan esterilidad gamética masculina, que las incapacita para producir polen funcional. Esto sucede porque las células madre del polen se desarrollan anormalmente y suelen degenerar antes de dividirse. Con ello solo unas pocas llegan a producir granos de polen, los cuales en su mayoría son estériles. Por consiguiente, las mencionadas variedades no producen polen maduro y viable en sus anteras.

3.4.3.3. Polinización

La polinización tiene lugar cuando el polen es transportado desde la antera hasta el estigma, donde queda depositado. Este proceso puede efectuarse con



polen procedente de la misma planta, o de otra distinta; por consiguiente, en el primer caso hay autopolinización y en el segundo polinización cruzada, a menos que el polen sea procedente de otra planta del mismo clon, en cuyo caso equivale a una autopolinización.

La polinización cruzada en los cítricos se produce mayoritariamente mediante las abejas, cuando éstas llevan el polen desde las flores de una determinada especie o variedad hasta las de otra distinta. Por el contrario, el viento es un agente polinizador de escasa importancia en estas plantas, ya que su polen es viscoso y adherente y, por tanto, de tipo entomófilo. Las abejas acuden al azahar atraídas por su aroma y por el abundante néctar que segregan; al posarse sobre la flor el polen queda adherido a su cuerpo, transportándolo de este modo a otras flores. Una característica de algunas flores es que el estigma queda considerablemente por arriba de las anteras debido a la escasa longitud de sus filamentos con respecto a la altura del pistilo. Con esto, se dificulta que el polen se deposite en el estigma de su propia flor, con lo cual se evita la autopolinización y se favorece la polinización cruzada.

El líquido pegajoso secretado por el estigma, no solo sirve para retener los granos de polen, sino que proporciona las condiciones adecuadas para su germinación (Figs. P-11 y P-12). Generalmente, el estigma está receptivo desde 1-3 días antes de la antesis hasta 6-8 días después de la misma.

En los cítricos, la autopolinización natural puede ocurrir a través del contacto directo de las anteras con el estigma, o por el desplazamiento del polen a muy corta distancia, en ambos casos dentro de la misma flor. Los insectos también pueden transferir el polen desde las anteras al estigma, ya sean de la misma flor o de flores del mismo árbol o de otros del mismo clon. Un carácter que favorece este tipo de polinización es la proterandia, que consiste en que el polen madura antes de la antesis, con lo cual las anteras se abren y comienzan a verter polen mientras todavía están apretadas contra el estigma en las flores cerradas. Esto permite la polinización antes de la apertura de la flor, con lo que se favorece la autopolinización.

Una característica importante que afecta a algunas variedades en relación con la polinización es la autoincompatibilidad. Así pues, cuando el polen es auto-incompatible, el tubo polínico no se desarrolla en el propio pistilo y no se pueden fecundar los óvulos ni obtener embriones por autopolinización, aunque los gametos sean perfectamente viables. Normalmente, el grano de polen germina al entrar en contacto con el exudado del estigma incompatible y comienza el crecimiento del tubo polínico; sin embargo, éste no suele progresar más allá de las



papilas estigmáticas, siendo normal que en tales circunstancias presente deposiciones irregulares de calosa. Por consiguiente, las variedades autoincompatibles solo pueden polinizarse de forma cruzada, lo cual es indispensable para cuajar frutos cuando la variedad no es partenocárpica.

3.4.3.4. Fecundación

El grano de polen absorbe agua del líquido estigmático y emite el tubo polínico (Fig. P-16), el cual penetra en el estigma (Fig. P-17 y P-18) y desciende por un canal estilar hasta alcanzar los lóculos del ovario (Fig. P-19). Sin embargo, los tubos polínicos pueden penetrar también a través de los espacios intercelulares de las células corticales del estilo. Esta vía exige constantes cambios en la dirección del crecimiento del tubo polínico, que provocan una fuerte deposición de calosa. Una vez llega a la cavidad locular, el tubo polínico se dirige hacia el óvulo, en el que penetra a través del micrópilo (Fig. P-20). Posteriormente, atraviesa la nucela hasta alcanzar el saco embrionario, en el que se introduce desorganizando una o ambas sinérgidas. El tubo polínico lleva cerca de su extremo los dos núcleos espermáticos, uno de los cuales se fusiona con la oosfera, dando lugar al cigoto y, con ello, queda consumada la fecundación. Los dos núcleos polares se fusionan con el segundo núcleo espermático, originando el núcleo triploide del endospermo.

El periodo de tiempo que puede transcurrir entre la polinización y la fecundación es muy variable, ya que el crecimiento del tubo polínico puede verse afectado por factores ambientales. No obstante, lo normal es que ocurra entre 2 y 8 días.

3.5. La semilla

3.5.1. Desarrollo inicial de la semilla

Las semillas proceden de los óvulos fecundados, después de que éstos sufran un proceso complejo de crecimiento y desarrollo, que afecta a todas sus partes. Uno de los primeros cambios que se observan en los óvulos fecundados es el ensanchamiento de la nucela, al tiempo que el endospermo inicia su desarrollo (Fig. Ov-2).

Después de realizada la fecundación, el cigoto no comienza a dividirse hasta transcurrido un cierto periodo de tiempo que puede variar entre dos semanas y



dos meses (Figs. S-6 y S-7). Transcurrido éste, las primeras divisiones se producen en sentido transversal y las células más próximas al extremo micropilar del saco embrionario dan lugar a un delgado suspensor, mientras que la del extremo libre de la fila se divide sucesivamente para formar una masa de células, que a su vez, se multiplicarán y se diferenciarán en las distintas partes del embrión. Éste, si completa su formación, pasará sucesivamente por los estadios de glóbulo, corazón y torpedo, hasta la completa formación de los dos cotiledones.

En el momento de la fecundación, las antípodas y sinérgidas que aún permanecen en el saco embrionario degeneran. Sin embargo, el núcleo triploide del endospermo, formado por la fusión de los dos núcleos polares y el segundo núcleo espermático procedente del tubo polínico, se divide para producir un gran número de núcleos libres que quedan esparcidos en una delgada capa de citoplasma, que se encuentra en las inmediaciones de la pared del saco embrionario. Éste, mientras tanto crece, destruyendo y comprimiendo con ello muchas células de la nucela. Posteriormente, en el citoplasma se forman paredes de división alrededor de los múltiples núcleos que contiene y las células así formadas siguen dividiéndose para formar el endospermo.

A medida que la semilla se desarrolla, el endospermo se expande, sobrepasando en volumen a la nucela, que progresivamente se hace más delgada como consecuencia del alargamiento de la semilla (Fig. S-2). Posiblemente, la nucela actúa como un tejido que alimenta al endospermo, antes de ser consumida por éste. Además, la nucela ejerce una función de absorción y translocación de nutrientes desde el tejido chalazal, que, a su vez, los recibe directamente del haz vascular (Fig. S-3).

Muchas variedades de cítricos, denominadas poliembriónicas, pueden generar embriones, a partir de células somáticas de la nucela. Estos embriones somáticos, denominados nucelares, se desarrollan en el saco embrionario junto con el embrión sexual (Figs. S-8, S-9, S-10 y S-11). El proceso de formación de los embriones nucelares es como sigue: después de la fecundación, y poco antes o después de que el cigoto sufra la primera división celular, aparecen células de mayor tamaño en la primera o segunda capa de células de la parte interior de la nucela. Estas células, que se distinguen por su gran núcleo, se encuentran mayoritariamente cerca del extremo micropilar del saco embrionario. Algunas de estas células comienzan a dividirse produciendo masas de células que invaden el endospermo, donde formarán los embriones nucelares (Figs. S-12 y S-13). En un estado de desarrollo incipiente,



estos embriones pueden distinguirse del sexual por su forma irregular y porque carecen de suspensor. El tiempo de aparición de los embriones nucelares con respecto al sexual es muy variable. La existencia de varios embriones en fase de desarrollo dentro de un mismo saco embrionario establece una competencia entre ellos. En dicha competencia influyen varios factores como son la posición del embrión y el momento de su aparición. El embrión gamético es eliminado frecuentemente debido a que al estar situado en el extremo micropilar del saco embrionario, su posición es menos favorable que la de los nucelares localizados más abajo, para recibir los nutrientes transportados por el haz vascular, que entran por la zona chalazal. Por otra parte, debido a las diferencias genéticas entre ambos tipos de embriones, el vigor del gamético puede ser distinto del de los nucelares, lo cual puede afectar a su supervivencia. El número de embriones nucelares difiere de unas variedades a otras e incluso entre semillas de la misma variedad. Normalmente, las semillas poliembriónicas suelen contener entre 2 y 10 embriones nucelares, aunque, a veces, pueden ser más.

Por consiguiente, la semilla en desarrollo, está constituida por el embrión o embriones, que al crecer van ocupando el espacio interior del endospermo, una delgada pared con la nucela en descomposición y los dos tegumentos (Fig. S-4).

3.5.2. Estructura de la semilla madura

Al madurar la semilla, el endospermo y la nucela prácticamente desaparecen, quedando solo vestigios adheridos a la cubierta interna. Así pues, el embrión o los embriones nucelares, en su caso, quedan envueltos por una cubierta interna o tegmen, mientras que, por la parte exterior, la semilla está recubierta por la cubierta externa o testa (Fig. S-1).

Los cotiledones constituyen la parte mayoritaria del embrión maduro (Fig. S-14). Su función principal es almacenar los compuestos de reserva que utilizará la plántula durante la germinación. Dichos órganos, cuando están bien formados, son relativamente voluminosos, tienen forma ovalada y presentan una superficie lisa de color amarillento o verde claro.

Los cotiledones están unidos por un corto hipocotilo, en cuyo extremo opuesto se encuentra la radícula. Entre los cotiledones está la plúmula, la cual hasta la germinación aparece como un pequeño cono de células, que posteriormente dará lugar a la aparición de las dos primeras hojas.



Cuando la semilla tiene un solo embrión, éste, normalmente, presenta dos cotiledones iguales, tanto en forma como en tamaño. Sin embargo, si la semilla contiene varios embriones, éstos forman una masa compacta que llena el interior de la misma. Como consecuencia de los factores que afectan a la competencia entre embriones, anteriormente mencionados, los tamaños y las formas de los nucelares son muy diversos. Algunos de ellos aparecen con los cotiledones muy pequeños o deformados, e incluso atrofiados; en otros casos pueden tener tres cotiledones o más. Es frecuente que un embrión pequeño ocupe un hueco dentro de un cotiledón grande de otro embrión. Normalmente solo los embriones mejor constituidos germinan dando lugar a plántulas, mientras que los más pequeños solo se hinchan y, a veces, emiten una pequeña raíz, pero no continúan su desarrollo.

Los cotiledones están constituidos por una masa homogénea relativamente gruesa de tejido parenquimático compacto, rodeado por una capa de células epidérmicas. Los principales elementos ultraestructurales de las células que constituyen el parénquima interior de los cotiledones de un embrión quiescente son los cuerpos proteicos y las vesículas de lípidos, que contienen las reservas nutritivas almacenadas en este tejido (Figs. S-15, S-18 y S-19). Al germinar la semilla éstas reservas se movilizan, tras un proceso de hidrólisis que tiene lugar durante las tres primeras semanas de germinación. Tras este proceso, los anteriores orgánulos prácticamente desaparecen y son substituidos por grandes vacuolas (Figs. S-16 y S-17). Al mismo tiempo, aparecen acumulaciones de almidón, que no se encontraban en las células de los cotiledones del embrión quiescente (Fig. S-20).

El tegmen es una delgada cubierta que envuelve estrechamente los cotiledones (Fig. S-5). El tegmen procede del tegumento interno del óvulo, aunque también incluye los restos de la nucela y del endospermo que quedan adheridos a su superficie interior. En las semillas de muchas variedades el tegmen aparece coloreado debido al pigmento marrón rojizo que se encuentra en la vacuola de sus células epidérmicas. En su extremo chalazal, se encuentran varias capas de células pigmentadas, en continuidad con la del tegumento interno y, por ello, su coloración es más oscura que la de las zonas laterales. El extremo micropilar, que se deriva del tegmen, está formado por restos de la nucela y del endospermo, junto con el tegumento interno y la parte interior del tegumento externo.

La testa es una cubierta gruesa que recubre la parte exterior de la semilla (Fig. S-5). Ésta, procede de la epidermis externa del óvulo, cuyas células, al madu-



rar la semilla, forman paredes secundarias lignificadas. Estas células son alargadas en sentido axial, con extremos terminados en punta, que se traban con los de las células adyacentes. Esta disposición confiere a la testa una notable resistencia. Las paredes celulares tangenciales externas presentan papilas y están cubiertas por una gruesa capa mucilaginosa, que hace que la semilla, se torne resbaladiza al humedecerse. Adheridas a la superficie interna de la epidermis aparecen células parenquimáticas con paredes delgadas, que se consideran como pertenecientes al tegumento externo. Éstas, en algunos casos, se colapsan y mueren.

La testa es de color grisáceo o amarillento claro y su superficie aparece arrugada y ligeramente ondulada si contiene varios embriones desiguales; en el extremo micropilar forma un pico cónico.

3.5.3. Características de las semillas

El tamaño de las semillas varía mucho entre especies y variedades e, incluso, dentro de la misma variedad. El número de semillas por fruto influye considerablemente en su tamaño. La forma de las semillas es característica de cada especie, pudiendo ser ovoides, fusiformes, cuneiformes, lenticulares, esferoidales, etc.

El color de la semilla es el de la testa, la cual, como se ha mencionado anteriormente, es de color grisáceo o amarillento claro. No obstante, dicha cubierta puede transparentar el color del tegmen o de los cotiledones, con lo cual adquiere un matiz marrón-rojizo o verdoso respectivamente.

Generalmente los embriones se colocan en la semilla con la radícula hacia el extremo micropilar y los cotiledones hacia el chalazal.

3.6. El fruto

3.6.1. El fruto en desarrollo

La fructificación es el proceso mediante el cual el ovario crece y se desarrolla hasta convertirse en un fruto maduro. Dicho proceso comienza tras la antesis y se prolonga entre unos 6 y 15 meses, en función de la especie y la variedad. Así pues, en la zona mediterránea, las variedades más tempranas maduran a principios de Octubre, mientras que en las tardías este proceso puede alargarse hasta mediados de primavera.

Muchas variedades, no partenocárpicas, requieren la formación de semillas para fructificar adecuadamente. En ellas, generalmente las divisiones celulares y, consecuentemente, el crecimiento del ovario se ralentizan durante el periodo de la antesis, hasta que se produce la polinización y la fecundación de los óvulos. Estos últimos – si su fertilización ha sido efectiva – inducen las señales hormonales que reactivan el desarrollo del ovario para formar el fruto. La ausencia de fertilización y, por tanto, de crecimiento de la semilla, conduce irreversiblemente en estas variedades a la caída o abscisión precoz del ovario. Por el contrario, las variedades partenocárpicas pueden cuajar frutos de forma natural aunque carezcan de semillas. Esta propiedad se atribuye a que el ovario de dichas variedades tiene un alto contenido hormonal con independencia de la fertilización del mismo. El hecho de que el ovario de las variedades partenocárpicas pueda continuar su crecimiento sin que paralelamente se desarrollen las semillas no implica que estén exentas de experimentar el proceso de abscisión.

En la semana de después de la antesis de la flor se produce la caída de los pétalos y aproximadamente dos semanas después de esta caída tiene lugar la abscisión del estilo con el estigma, que marca la transición del ovario a lo que se considera ya fruto en desarrollo. El primer síntoma externo de senescencia del conjunto estigma-estilo es la aparición de un anillo de tonalidad más clara que se localiza por encima de la zona de unión entre el estilo y el ovario. Este anillo adquiere con el tiempo una coloración marrón, a la vez que el estilo cambia su color verde claro a amarillento, hasta que finalmente se separa del ovario. Antes de que se produzca la abscisión, las papilas aparecen altamente vacuoladas, quedando el citoplasma reducido a estrechas bandas junto a la pared celular. En éste los plastos han perdido el almidón, aunque continúan observándose dictiosomas aparentemente activos. La pared de las células que constituyen las papilas, así como las paredes de las células epidérmicas y los estratos más superficiales del córtex, experimentan una progresiva deposición de lignina a medida que avanza la senescencia del estigma y del estilo. Un porcentaje considerable de estilos permanece unido al fruto durante todo el ciclo de vida en el árbol.



3.6.1.1. Fases de desarrollo del fruto

El patrón de crecimiento y desarrollo del fruto de los cítricos, medido en tamaño (diámetro, longitud o volumen) o en peso, sigue una curva en el tiempo de tipo sigmoide que puede dividirse en tres estadios o fases.

La fase I corresponde a un periodo inicial de crecimiento moderado que va desde la antesis de la flor hasta el final de la caída fisiológica de frutitos (caída de Junio). La duración de esta fase es de algo más de dos meses. En este periodo predomina la división celular con el consiguiente aumento del número de células en todos los tejidos en desarrollo de dicho órgano.

El incremento en tamaño se debe principalmente al crecimiento de los tejidos de la pared del ovario (pericarpo) que formarán la corteza o piel del fruto; al final de esta fase, la corteza alcanza su espesor máximo (Fig. Fr-1)

El mesocarpo es la porción del pericarpo que más se expande con el crecimiento del ovario durante la fase I de la fructificación. La mayor tasa de división celular se produce en el mesocarpo externo que forma una estrecha franja de células que conserva rasgos meristemáticos. Estas células son pequeñas, presentan paredes delgadas y aparecen en disposición compacta. Con el transcurso del tiempo las células van siendo desplazadas a zonas más profundas del tejido, aumentan de tamaño, sus paredes celulares se hacen más gruesas y los espacios intercelulares se van ensanchando (Figs. Fr-2 y Fr-3). La transición de las células del mesocarpo externo al interno se hace patente en algunos orgánulos celulares. Los cambios más importantes, corresponden a los plastos, puesto que el mesocarpo externo presenta cloroplastos fotosintéticamente activos, cuya estructura interna se va degradando a medida que las células van pasando al mesocarpo interno, donde se transforman en amiloplastos. En el transcurso del desarrollo del fruto, tanto los amiloplastos como los cloroplastos van perdiendo progresivamente los acúmulos de almidón que contienen (Figs. Fr-6, Fr-7 y Fr-8).

La zona más profunda del pericarpo, el endocarpo, muestra un ligero crecimiento a lo largo de la fase I, aunque éste es mucho menor que el del mesocarpo. Esto supone un aumento moderado del volumen de los lóculos, que se alcanza mediante la división celular en las septas y en las paredes tangenciales de los lóculos. En las primeras las divisiones son periclinales mientras que en las segundas son anticlinales. Sin embargo, los cambios más notables en esta región provienen de la



formación de los primordios de las vesículas de zumo a partir de las células epidérmicas y subepidérmicas de la superficie interna del endocarpo que cubre la pared tangencial de la cavidad carpelar (Fig. Fr-11). El crecimiento de dichos primordios se dirige hacia el interior de los lóculos, de manera que al final de este periodo los ocupan por completo.

También son dignas de mención las emergencias carpelares, que comienzan a formarse poco antes de la antesis a partir de células iniciales diferentes al resto de las del tejido que recubre el interior de la cavidad locular. Las emergencias carpelares están compuestas por agrupaciones de células globulares que se dividen activamente y crecen desordenadamente hacia el interior del lóculo (Fig. Fr-10). Generalmente, las células terminales aumentan de tamaño y sus láminas medias se ablandan, produciendo el desprendimiento de las mismas. El desarrollo de las emergencias carpelares es inicialmente más rápido que el de las vesículas de zumo aunque se ralentiza considerablemente al poco tiempo y acaba deteniéndose antes de que finalice la fase I. El citoplasma de las células globulares contiene numerosas áreas y vesículas de Golgi, así como cuerpos lipídicos. Las emergencias carpelares parecen ser estructuras de naturaleza secretora.

Durante la fase I, que prácticamente coincide con el periodo de cuajado del fruto, se produce una caída masiva de ovarios y frutitos en desarrollo, que es consecuencia del excesivo número de flores. La regulación del cuajado del fruto es un importante proceso fisiológico, ya que determina el número final de frutos que alcanza la madurez. Frecuentemente la caída de los órganos reproductivos en esta fase, se produce en dos oleadas, correspondientes a dos periodos de abscisión. El primero, ocurre mayoritariamente durante las 3-4 semanas posteriores a la caída de pétalos y afecta principalmente a ovarios y frutitos en un estado incipiente de desarrollo, aunque también pueden desprenderse algunas flores completas. En este periodo la abscisión se produce por la zona situada entre el pedúnculo y el brote (zona de abscisión A). El segundo periodo de abscisión (denominado “caída de Junio” en el Hemisferio Norte), comienza unas 2 semanas después de que remita el primer periodo de caída, prolongándose desde finales de Mayo a finales de Junio. En este caso, la abscisión afecta a frutitos en un estado más avanzado de desarrollo, que se desprenden por la zona de unión del disco del cáliz con el frutito (zona de abscisión C). En este periodo de transición de ovario a fruto en desarrollo, el pedúnculo de la flor aumenta en diámetro y su estructura característica



formada por haces vasculares primarios dispuestos en círculo, pasa a ser un cilindro vascular con crecimiento secundario, en el cual el floema forma un anillo exterior separado por el cámbium del xilema que se desarrolla concéntricamente hacia el interior. La parte central queda ocupada por las células del parénquima medular, cuyas paredes se van engrosando y lignificando. La zona de abscisión A situada en la base del pedúnculo floral, desaparece como tal en los frutos en desarrollo, ya que en estos se forman fibras floemáticas y xilemáticas secundarias, que cruzan la antigua zona de abscisión.

Los ovarios y frutitos en desarrollo que van a abscindir pueden diferenciarse de los que van a permanecer en el árbol por su coloración verde pálida. Las células del pericarpo de estos ovarios con síntomas de abscisión se caracterizan por la presencia de invaginaciones del plasmalema y del tonoplasto. Las mitocondrias poseen pocos perfiles de crestas y los plastos, por su parte, comienzan a perder su sistema endomembranoso.

En general, la mayor parte de los frutos que sobrepasan este segundo periodo de abscisión permanecen en el árbol hasta la recolección.

La fase II corresponde a un periodo de crecimiento rápido del fruto que transcurre desde el final de la caída de Junio hasta poco antes del cambio de color del mismo. Su duración oscila entre 2 y 5 meses (según si la variedad es de maduración precoz o tardía respectivamente) y, a su término, el fruto está próximo a alcanzar su tamaño definitivo.

En esta fase predomina el alargamiento de las células sobre su división y el incremento en tamaño del fruto se debe principalmente a la expansión de los lóculos, para formar los segmentos o gajos. Las vesículas de zumo crecen considerablemente hasta alcanzar su máximo tamaño, ocupando todo el interior de los gajos (Figs. Fr-12 y Fr-13). Al llenarse de zumo, ejercen una fuerte presión sobre la corteza del fruto, que al estirarse experimenta una reducción en su espesor. Para adaptarse al crecimiento, las células de la epidermis continúan dividiéndose anticlinalmente hasta que el fruto madura. Las células de la hipodermis y del mesocarpo externo pasan de tener una forma redondeada o poligonal a una elipsoidal, a medida que el fruto crece. Al final de la fase II, las paredes de las células del mesocarpo interno forman protuberancias que aumentan los espacios intercelulares. Estas protuberancias incrementan su tamaño hasta formar una especie de brazos cilíndricos, que confieren a las células del albedo una forma muy irregular. Los extremos de estos brazos se unen con los de otras células, con lo cual los espacios intercelulares se hacen mucho más amplios y el tejido adopta



la estructura esponjosa típica del albedo (Fig. Fr-4). El interior de estas células está ocupado casi totalmente por una gran vacuola (Fig. Fr-9).

Los haces vasculares que alimentan al fruto en desarrollo, se pueden adaptar al estiramiento producido por el crecimiento de éste, gracias a que carecen de fibras esclerenquimáticas y a que los engrosamientos lignificados de las paredes de los elementos traqueales son anulares o espiralados.

El disco floral y los sépalos apenas cambian la forma que tenían en las flores.

La fase III corresponde al periodo de maduración del fruto y, en ella se producen todos los cambios asociados a dicho proceso siguiendo un modelo no climatérico. Esta fase se caracteriza por una reducida tasa de crecimiento del fruto, debida a la elongación celular remanente.

Al madurar el fruto, los cloroplastos de las capas de células exteriores del pericarpo se transforman en cromoplastos (también llamados cromatóforos). En este proceso, el sistema interno de membranas y la estructura de los grana de los cloroplastos se degrada mientras los cuerpos lipídicos aumentan en tamaño y número. La pérdida de la clorofila y el incremento de los carotenoides u otros pigmentos dan lugar al cambio de color de la piel, que pasa del verde al anaranjado o rojizo. En su mayor parte, los carotenoides están disueltos en los cuerpos lipídicos de los plastos; los antocianos que dan el color rojo a las naranjas sanguinas están en las vacuolas y el licopeno, responsable del color rosado de algunos pomelos, se encuentra en forma de cristales citoplásmicos.

Si por diversos motivos la recolección no se efectúa y el fruto se mantiene en el árbol, éste entra en una etapa senescente durante la cual se pueden producir diversos desordenes fisiológicos de origen abiótico, algunos de los cuales se originan antes de la maduración, aunque es en esta fase cuando suelen ser más evidentes. Finalmente, más pronto o más tarde, se produce la abscisión del fruto por la zona de unión con el cáliz, justo por encima del receptáculo (zona de abscisión C).

3.6.1.2. *La formación de los gajos*

El crecimiento y desarrollo de las vesículas de zumo puede dividirse en tres etapas: división, elongación y maduración celular, que se corresponden con las fases de crecimiento del fruto.

La formación de las vesículas de zumo se inicia cuando las flores ya se han abierto a partir de células de las capas más internas del endocarpo, que forman la



epidermis y subepidermis del lóculo. Los primordios vesiculares aparecen como protuberancias que emergen del endocarpo hacia el interior de los lóculos (Figs. Fr-14, Fr-15 y Fr-16). En esta fase inicial, las divisiones de las células que constituyen los primordios, pueden ser oblicuas, anticlinales o periclinales y las células descendientes de estas divisiones mantienen la capacidad meristemática. Las células que se van generando posteriormente son desplazadas hacia el interior y la base del primordio donde se agrandan, al tiempo que pierden su capacidad meristemática. No obstante, el meristemo que produce el alargamiento de las vesículas permanece en el ápice de éstas. Algunas observaciones indican que el tejido epidérmico del endocarpo generaría únicamente la epidermis de la vesícula que se desarrollaría mediante divisiones anticlinales; la parte interna de la vesícula procedería pues del tejido subepidérmico del endocarpo. Sin embargo, en otros casos, se ha propuesto que, al menos parcialmente, los tejidos internos de la vesícula pueden generarse mediante divisiones periclinales en la epidermis.

Las células de la base se alargan y se diferencian en las células que constituyen el pedúnculo que mantiene en contacto los primordios de las vesículas con las paredes internas del lóculo donde se originan.

Una vez formados los pedúnculos, las vesículas continúan alargándose por la actividad del meristemo apical y por debajo de éste aparece una masa compacta de células pequeñas que se dividen activamente. Las células de los alrededores de esta masa aumentan de tamaño y se vacuolizan.

Posteriormente, tiene lugar la fase II de desarrollo del fruto, en la que se produce la elongación de las células de todos los tejidos de la vesícula. Las células del interior de la vesícula aumentan considerablemente de tamaño, al igual que aumenta el de sus vacuolas, con lo cual solo queda en ellas una estrecha franja de citoplasma situado junto a la pared. A medida que avanza esta fase, entre las paredes de estas células comienzan a formarse espacios de origen esquizógeno y lisígeno que van aumentando en tamaño (Fig. Fr-12).

Al final de la fase II, la estructura que presentan las vesículas es la típica del tejido maduro (Fig. Fr-12 y Fr-13).

3.6.2. Estructura del fruto maduro

Los frutos cítricos son bayas, a las que particularmente se les denomina hesperidios (Fig. Fr-17). Su tamaño es muy variable con la especie y variedad, al



igual que ocurre con su forma, que puede ser esférica, más o menos achatada, oval o piriforme. La piel es gruesa y presenta diferentes grados de rugosidad según las especies; su superficie es de color amarillo, anaranjado o rojizo, cuando el fruto está maduro. La parte interna de la corteza es, generalmente, de color blanco y su consistencia blanda y esponjosa.

El interior del fruto está dividido en varios gajos separados por tabiques membranosos delgados. Dentro de éstos, insertadas en su ángulo interno puede haber una o varias semillas, aunque muchas variedades son aspermas. El resto del gajo está ocupado por las vesículas alargadas (pulpa) que contienen el jugo (Fig. Fr-18). Según la especie o variedad, el color de éste puede ser amarillo, anaranjado o rojo, y su sabor predominante puede ser dulce, ácido o amargo. El número de gajos se corresponde con el de las cavidades del ovario, de donde proceden, aunque a veces puede ser algo menor si alguna de estas no se desarrolla; lo normal es que los frutos presenten entre 8 y 14 gajos.

3.6.2.1. *La corteza del fruto*

La corteza del fruto esta formada por dos tejidos: el epicarpo y el mesocarpo.

El epicarpo es la parte más externa de la corteza del fruto maduro y en él se diferencian dos zonas: la epidermis y la hipodermis (Fig. Fr-20)

La epidermis está constituida por una capa de células con sección rectangular, que vistas de frente tienen forma poligonal. Sus paredes están fuertemente cutinizadas para evitar pérdidas de agua y su superficie está cubierta por una gruesa capa de cutícula. En algunas especies de cítricos estas células mueren al alcanzar el fruto la madurez, aunque en la mayoría de ellas la célula permanece viva en esta fase.

Entre las células epidérmicas del fruto se encuentran estomas, que en su conjunto presentan una forma casi circular, con las células que los rodean dispuestas concéntricamente alrededor de ellos (Fig. Fr-19). Los estomas se suelen situar en franjas estrechas alrededor de las glándulas de aceites esenciales. La densidad estomática es mayor en los frutos pequeños que en los grandes.

En la epidermis también se encuentran las células que cubren la parte superficial de las glándulas de aceites esenciales.

Debajo de las células epidérmicas hay dos o tres capas de células que constituyen la hipodermis. Estas células son pequeñas, redondas y se alinean en filas compactas. En este tejido es característica la presencia de numerosos cromoplastos (cromatóforos).



El **mesocarpo** constituye la parte interna de la corteza y en él se distinguen dos partes: la externa y la interna.

El mesocarpo externo está constituido por células con forma poligonal y paredes delgadas, cuyo tamaño es mayor cuanto más profunda es la capa en la que se encuentran. Entre estas células se encuentran enclavadas las glándulas de aceites esenciales (Fig. Fr-5). Las capas más superficiales del mesocarpo externo, adyacentes a la hipodermis, contienen muchos cromatóforos; sin embargo, a medida que las capas de células son más profundas estos orgánulos tienden a disminuir progresivamente, hasta desaparecer en las proximidades del mesocarpo interno.

El epicarpo y el mesocarpo externo forman la parte coloreada de la corteza, que recibe el nombre de flavedo.

El mesocarpo interno está formado por células de mayor tamaño y forma irregular, que dejan entre ellas amplios espacios vacíos, dando a este tejido su típica textura esponjosa (Fig. Fr-5 y Fr-9). Como carece de cromatóforos, su color es generalmente blanco (aunque en algunas variedades es amarillento o rosa pálido), por lo que a esta parte de la corteza se le denomina albedo.

Entre los gajos se encuentra una capa de células que son continuidad de las del mesocarpo y que, por el otro extremo, se unen con el eje central, formando una membrana que los separa. Ésta varía de grosor y consistencia según las variedades; en algunas puede ser destruida por las tensiones que se producen durante el crecimiento del fruto, con lo cual los gajos aparecen separados unos de otros.

Cuando el fruto madura, el eje central deja de cumplir su función, por lo que en algunas variedades se deshace dejando un hueco en el eje central del fruto.

Los haces vasculares aparecen ampliamente desarrollados y ramificados en el mesocarpo del fruto maduro, constituyendo la red principal que alimenta a la mayor parte de los tejidos del fruto durante su maduración.

3.6.2.2. *Los gajos*

El **endocarpo** es la parte interna del fruto, que está constituida por los gajos. Éstos están envueltos por membranas formadas a partir de la capa de células que recubre las paredes internas de los carpelos. Al llegar el fruto a la madurez las células de estas membranas presentan una forma alargada en sentido perpendicular al eje del fruto, siendo característico que sus paredes engruesen. Dicho engrosamiento no es uniforme, sino que existen grupos de células en las que se da con mayor



intensidad que en sus adyacentes. Tales células están dispuestas de forma que dan a las membranas un aspecto reticular.

Los haces vasculares que hay en la corteza y en el eje central del fruto no penetran en el interior de los gajos, salvo aquellos que partiendo del eje central desempeñaron la función de alimentar a las semilla en desarrollo.

En el fruto maduro, las vesículas de zumo forman estructuras fusiformes que llenan el interior de los gajos. Éstas están compuestas por un cuerpo grueso y un pedúnculo filamentosos que las une con la pared del gajo. La longitud de éste depende de la posición de la vesícula en el gajo, siendo más largos los de las más próximas al eje central. En su parte exterior, las vesículas presentan una epidermis consistente, cuyas células son alargadas en el sentido del eje de la vesícula y están cubiertas por una capa de cutícula. Inmediatamente debajo de este tejido se encuentran varias capas de células de pequeño tamaño, en disposición compacta. En la parte interna se encuentran células de gran tamaño, con forma poliédrica, paredes celulares delgadas y grandes vacuolas. No obstante la mayor parte del tejido de la zona central de la vesícula aparece fuertemente degradado, con muchas células rotas y amplios espacios donde éstas han desaparecido. En esta parte interior está contenido el zumo que se extrae cuando se exprime el fruto.

Los pedúnculos de las vesículas también presentan una capa periférica de células epidérmicas alargadas recubiertas de cutícula; las células interiores de dichos pedúnculos son de naturaleza parenquimática. En los pedúnculos no se encuentra tejido vascular, aunque en algunas especies como el pomelo o el pummelo, se han observado células con engrosamientos secundarios en su pared celular.

3.6.2.3. *El pedúnculo del fruto*

El pedúnculo es el órgano que une el fruto al brote. Por él discurre un cilindro, que contiene los tejidos conductores, cuya función es aportar al fruto el agua y los fotoasimilados necesarios para el normal desarrollo de este órgano.

El sistema conductor del pedúnculo consiste en un anillo vascular completo que se produce como consecuencia de la actividad del cámbium. En la porción interior del anillo encontramos el xilema secundario, rodeado por 5



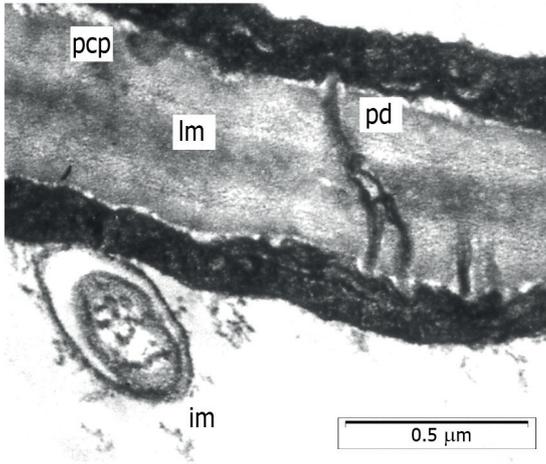
a 7 capas de células cambiales y en la porción exterior se encuentra el floema secundario que está rodeado por cordones de células esclerenquimáticas. El cilindro vascular está envuelto por varias capas de células parenquimáticas corticales, que a su vez están recubiertas por una epidermis (Figs. Fr-21 y Fr-22).



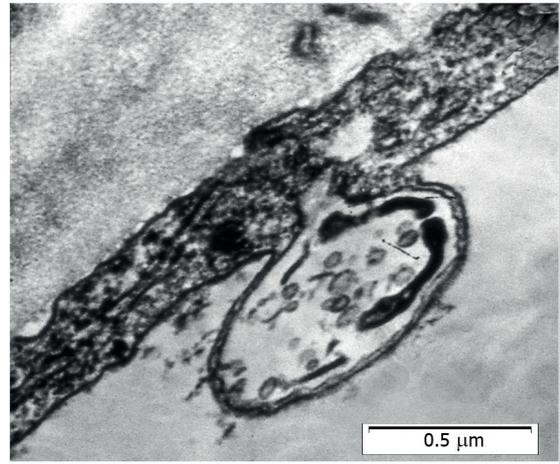
FIGURAS ORGÁNULOS

- Or-1. Pared celular: (pcp) pared celular primaria, (lm) lámina media, (pd) plasmodesmo, (im) invaginación de la membrana.
- Or-2. Invaginación de la membrana plasmática.
- Or-3. Células mostrando diferentes grados de vacuolación: (c) citoplasma, (n) núcleo, (nl) nucléolo, (v) vacuola, (amp) amiloplastos.
- Or-4. Retículo endoplásmico rugoso (rer).
- Or-5. Núcleo (n): (nl) nucléolo, (en) envoltura nuclear.
- Or-6. Mitocondria (mt).
- Or-7. Cloroplasto (clp).
- Or-8. Cloroplasto (clp): (gr) grana, (pg) plastoglóbulos.
- Or-9. Amiloplasto (amp): (a) almidón.
- Or-10. Cromoplasto (cmp): (pg) plastoglóbulos.
- Or-11. Área de Golgi: (dt) dictiosomas.
- Or-12. Lisosomas (ls).

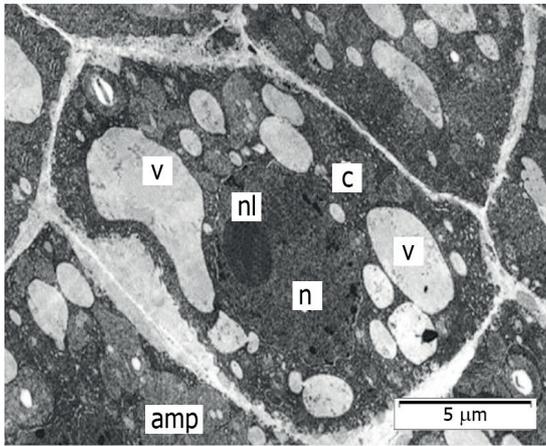




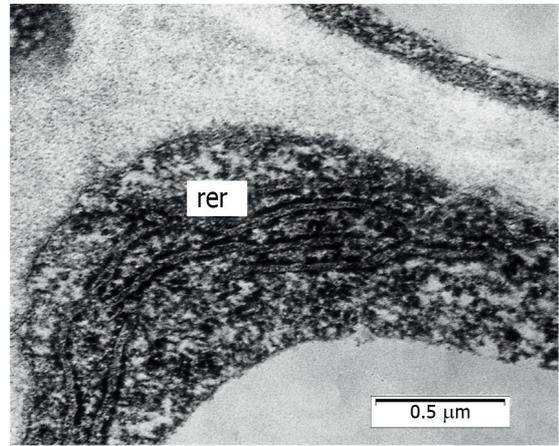
Or-1



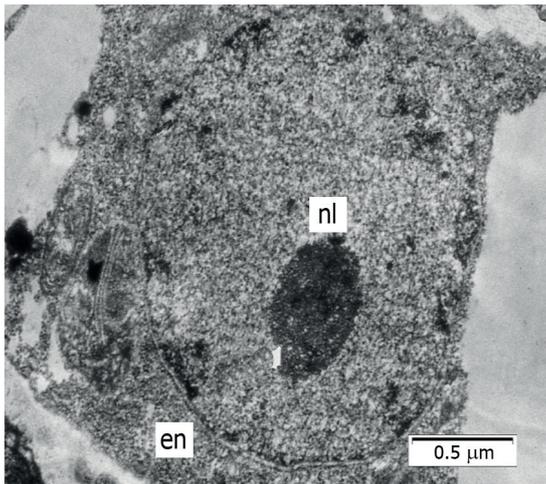
Or-2



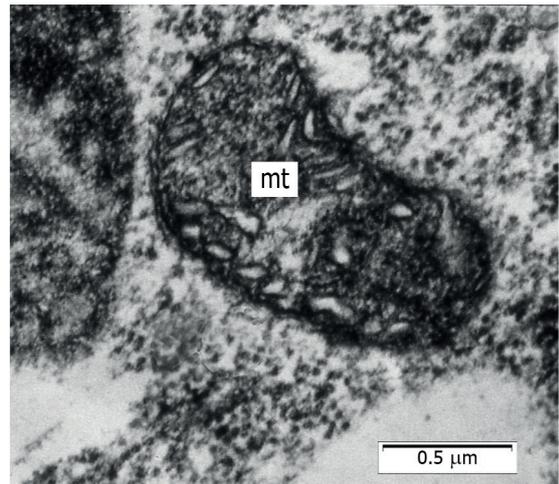
Or-3



Or-4

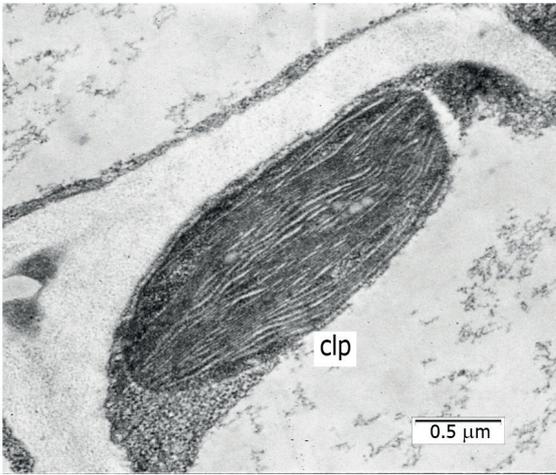


Or-5

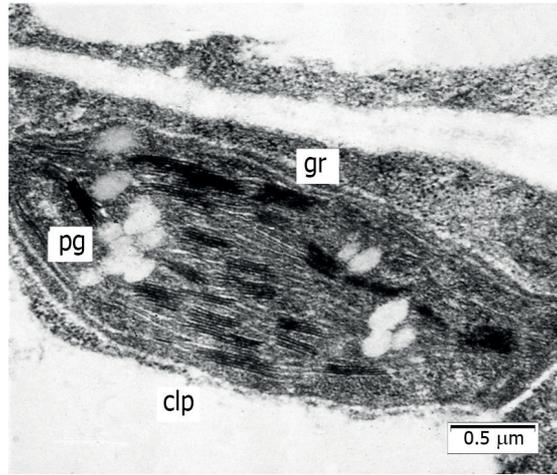


Or-6

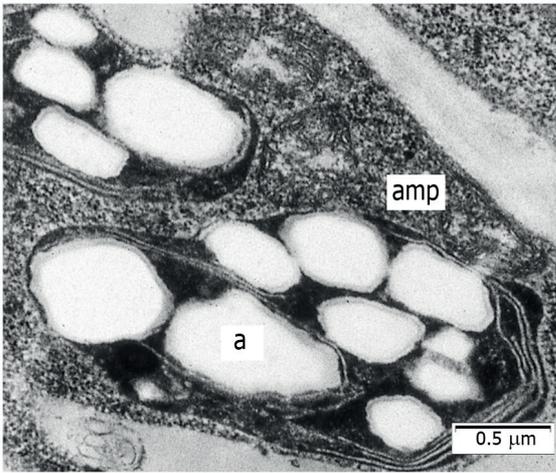




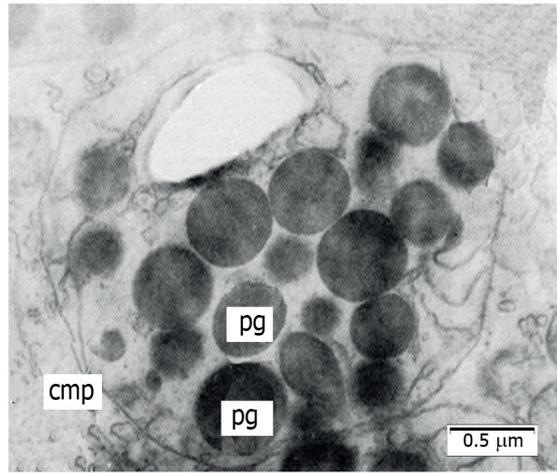
Or-7



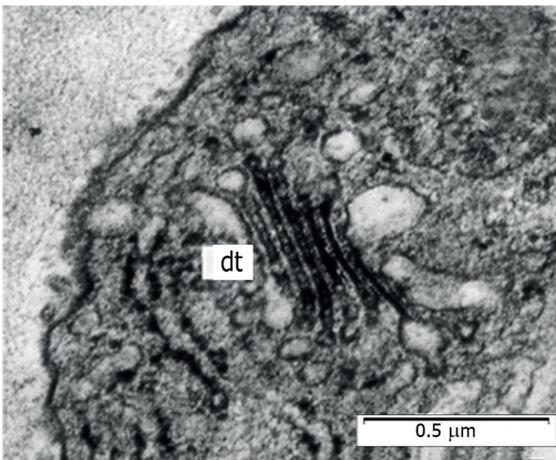
Or-8



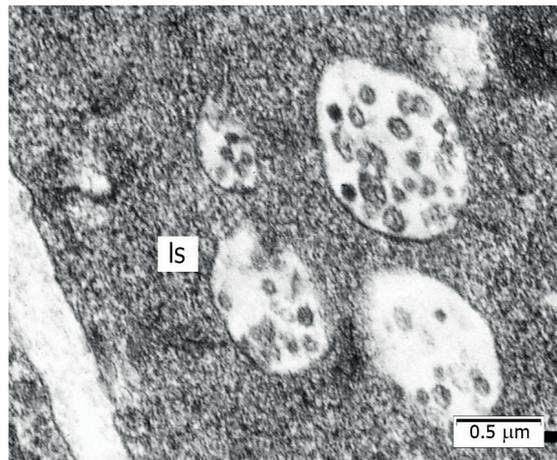
Or-9



Or-10



Or-11



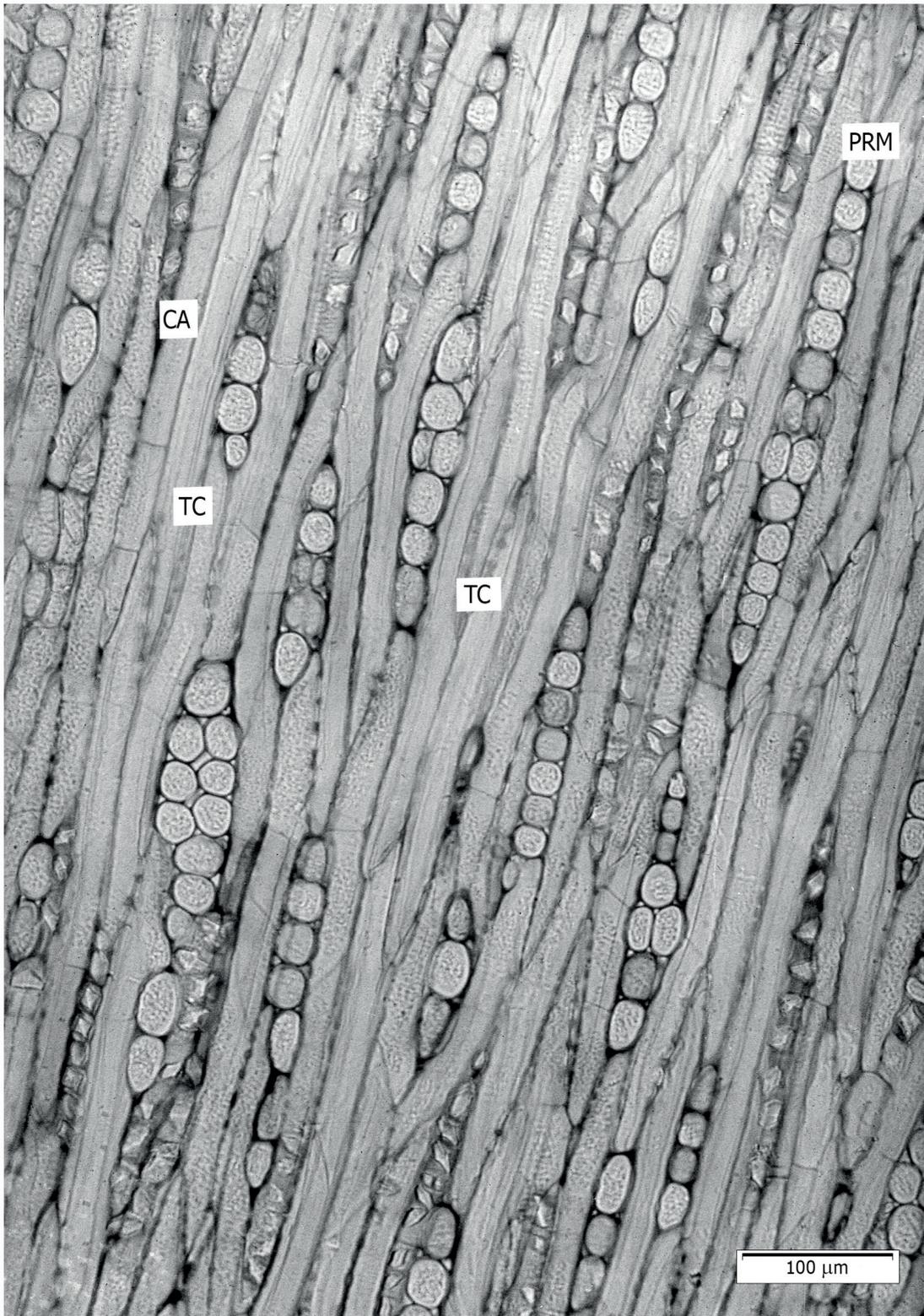
Or-12



FIGURAS FLOEMA

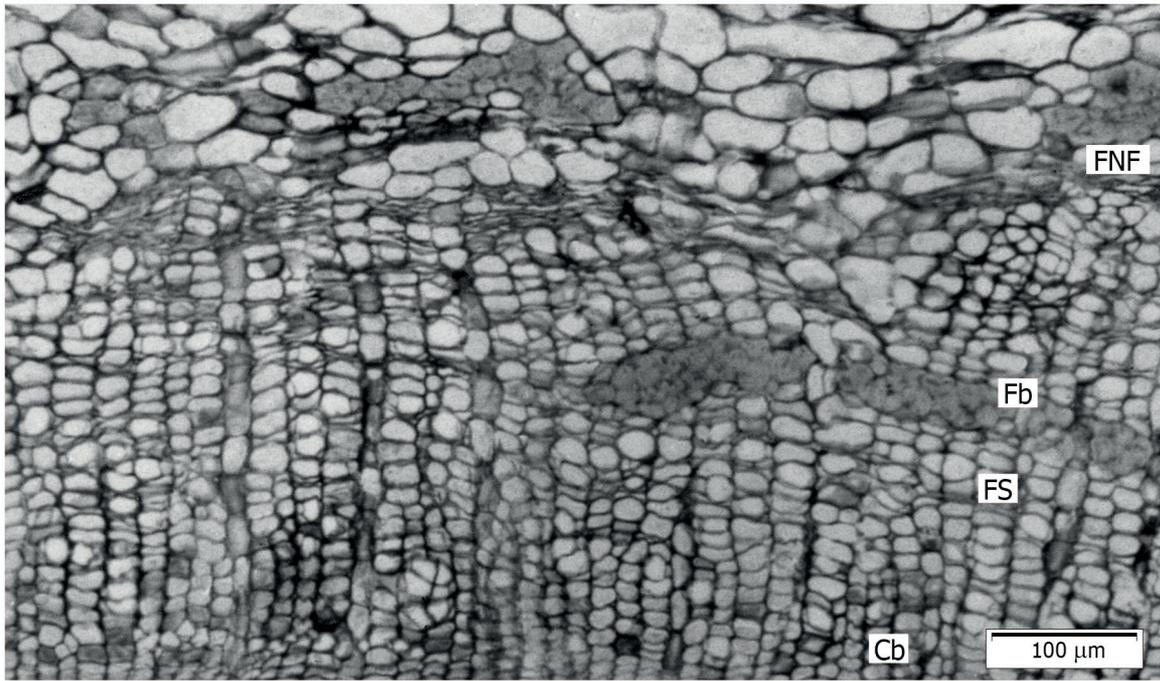
- FI-1. Sección longitudinal tangencial del floema del tallo: (TC) tubos cribosos, (CA) células anejas, (PRM) parénquima radiomedular.
- FI-2. Sección transversal del floema del tallo: (Cb) cámbium, (FS) floema secundario funcional, (Fb) fibras esclerenquimáticas, (FNF) floema no funcional.
- FI-3. Sección longitudinal del floema del tallo: (FS) floema secundario funcional, (Fb) fibras esclerenquimáticas, (FNF) floema no funcional, (Ec) esclereidas; (Cx) córtex.
- FI-4. Sección transversal del floema de un tallo con crecimiento secundario: (Cb) cámbium, (FS) floema secundario funcional, (FNF), floema no funcional, (Fb) fibras esclerenquimáticas, (Cx) córtex, (Per) peridermis.
- FI-5. Depositiones de calosa en el floema no funcional (microscopía de fluorescencia).
- FI-6. Detalle de tubo criboso (microscopía electrónica de transmisión).



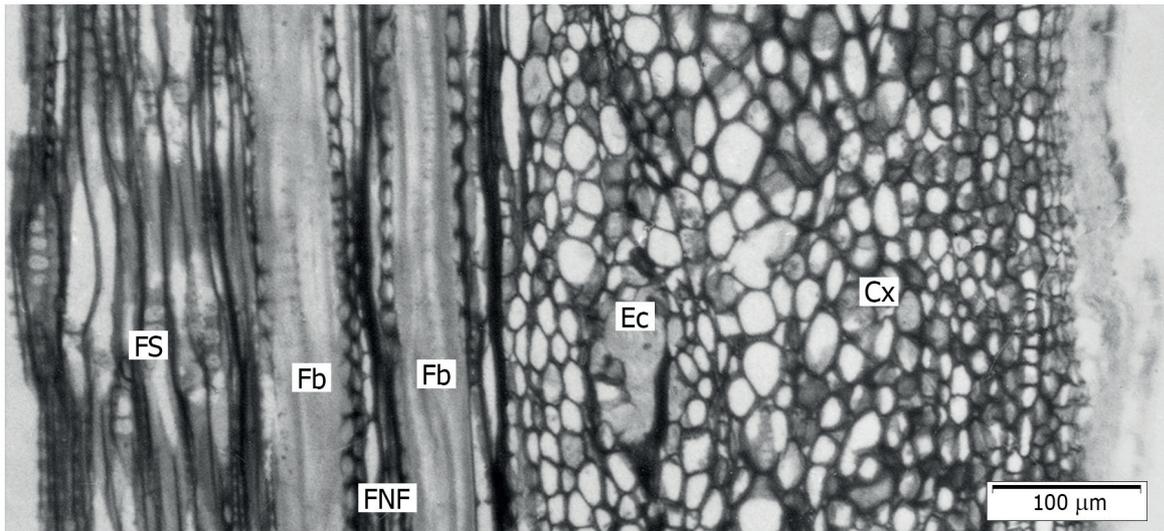


Fl-1



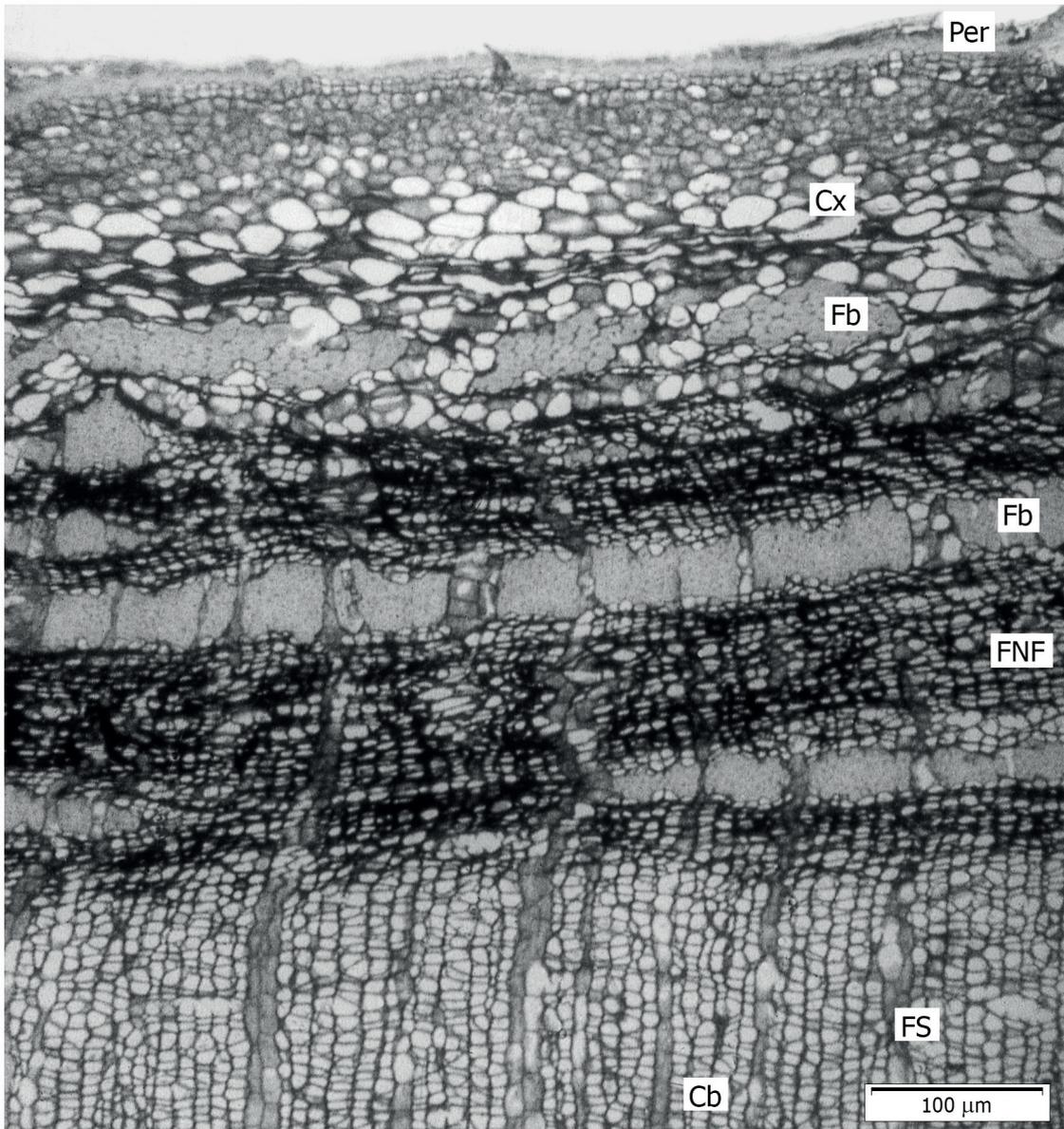


FI-2



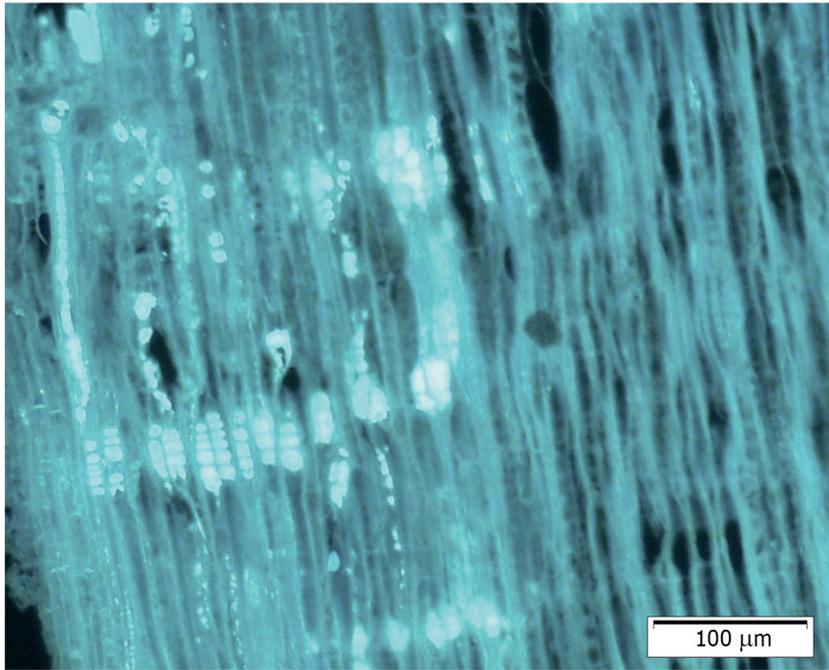
FI-3



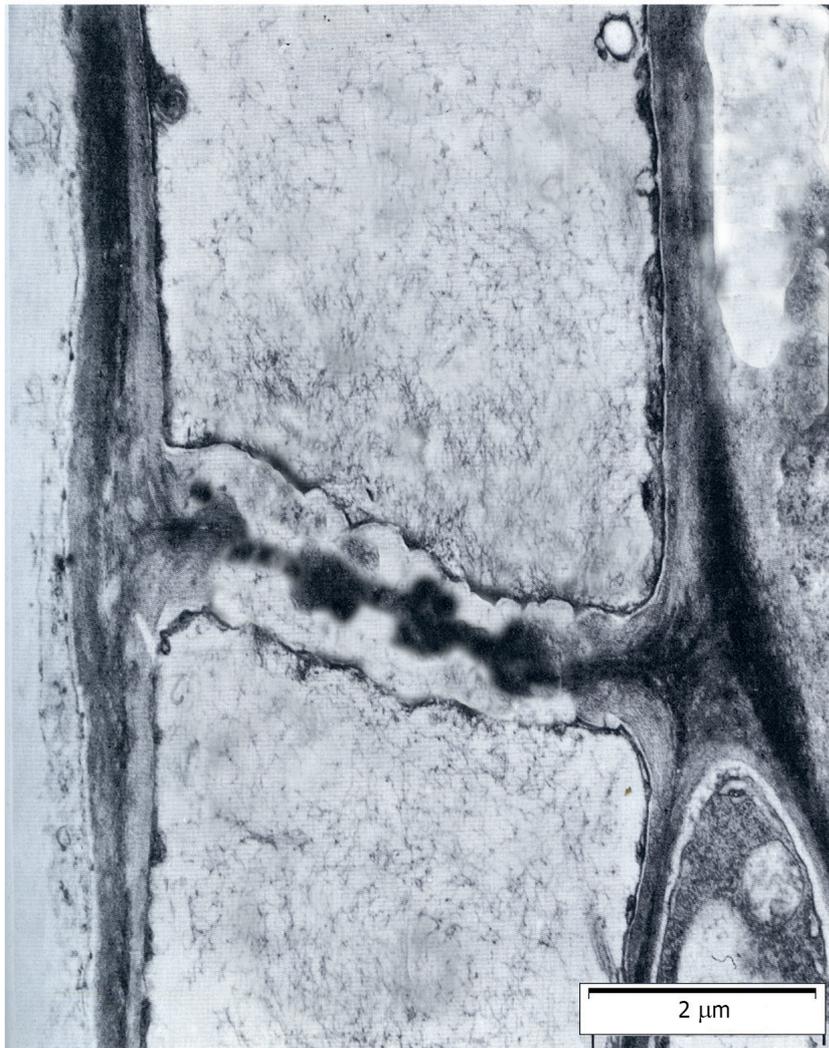


Fl-4





FI-5



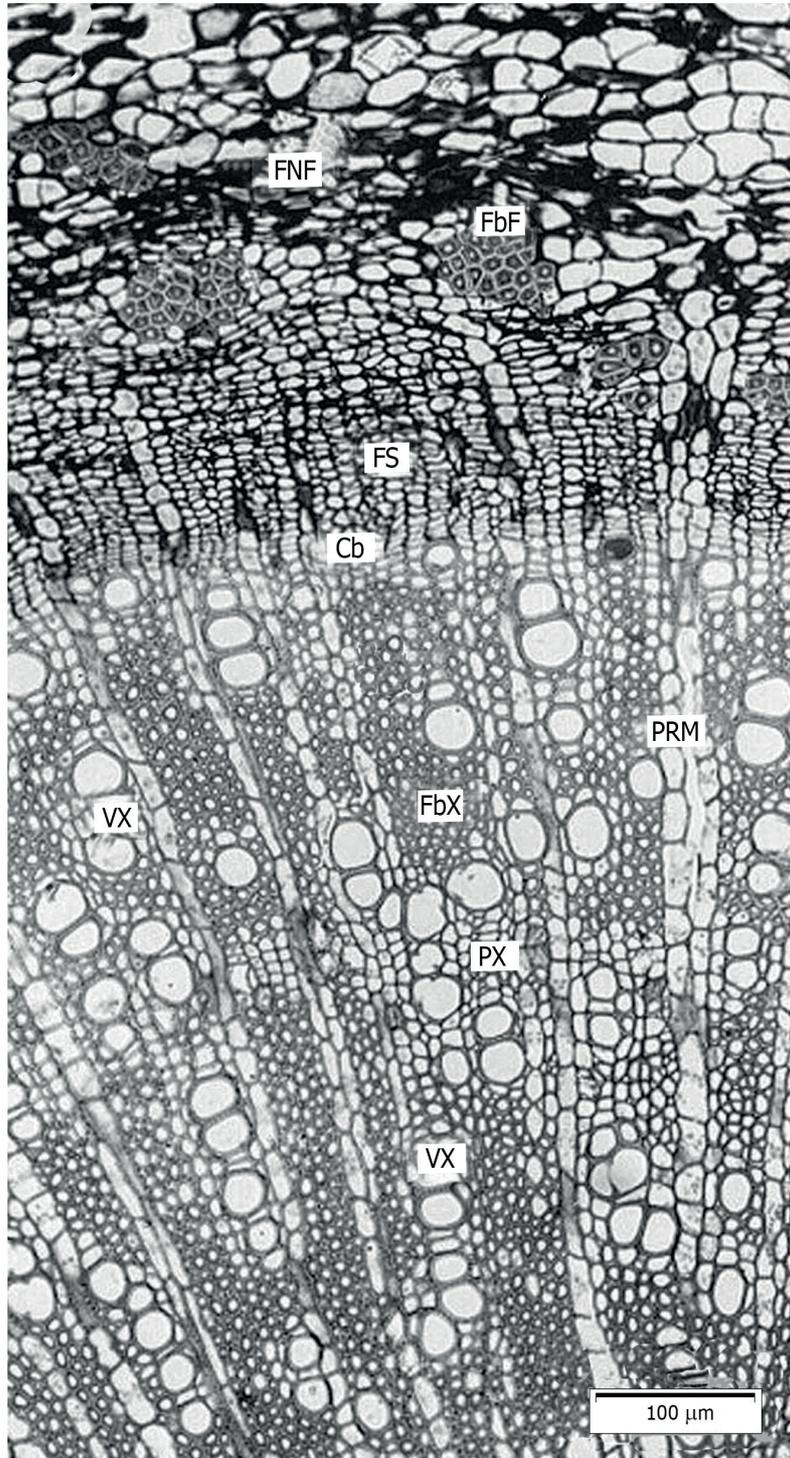
FI-6



FIGURAS XILEMA

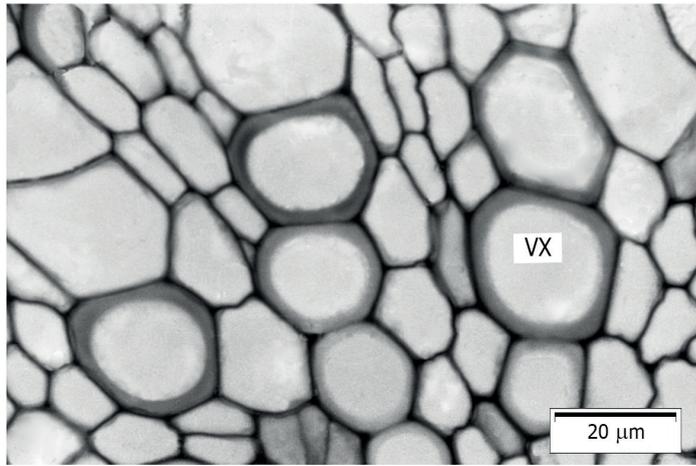
- X-1. Sección transversal del xilema secundario: (VX) vaso xilemático, (FbX) fibras xilemáticas, (PX) parénquima xilemático axial, (PRM) parénquima radiomedular, (Cb) cámbium, (FbF) fibras floemáticas, (FS) floema secundario funcional, (FNF) floema no funcional, (Cx) córtex.
- X-2. Sección transversal de los miembros de los vasos de un tallo: (VX) vaso xilemático.
- X-3. Sección transversal del xilema del pedúnculo de una hoja: (VX) vaso xilemático, (P) parénquima, (FP) floema primario.
- X-4. Sección transversal del xilema (microscopía electrónica de barrido).
- X-5, X-6, X-7y X-8. Vista longitudinal de los miembros de los vasos con diferentes formas de depositarse la lignina en la pared celular secundaria.



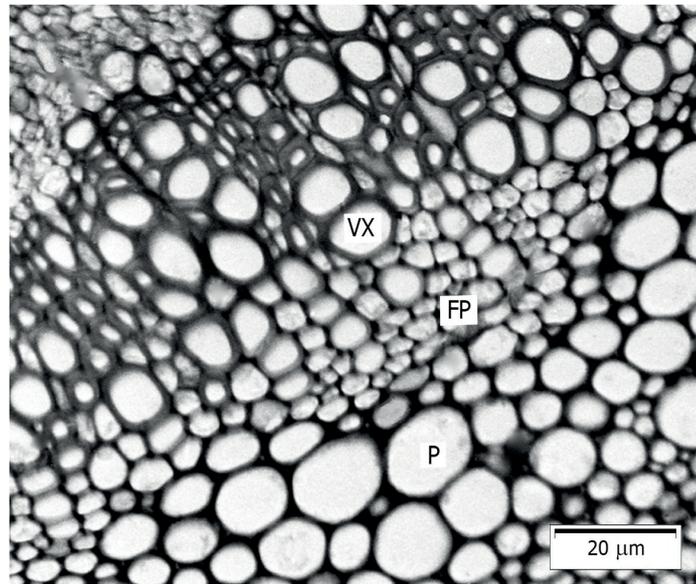


X-1

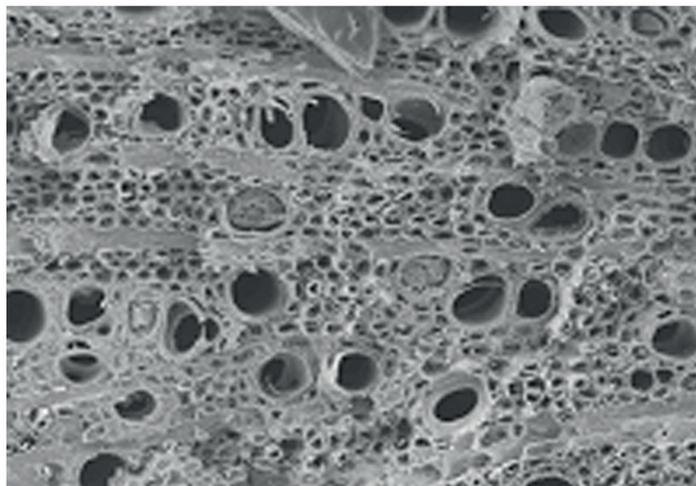




X-2

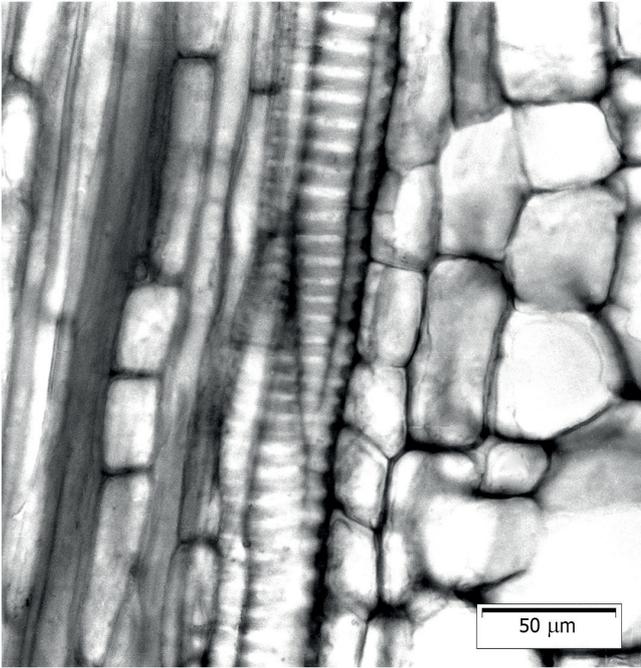


X-3

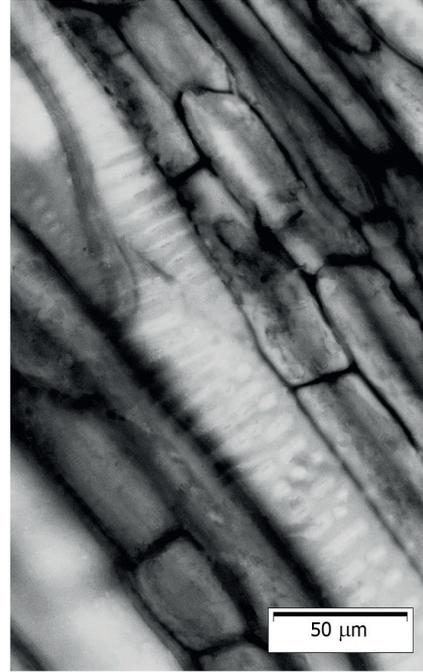


X-4

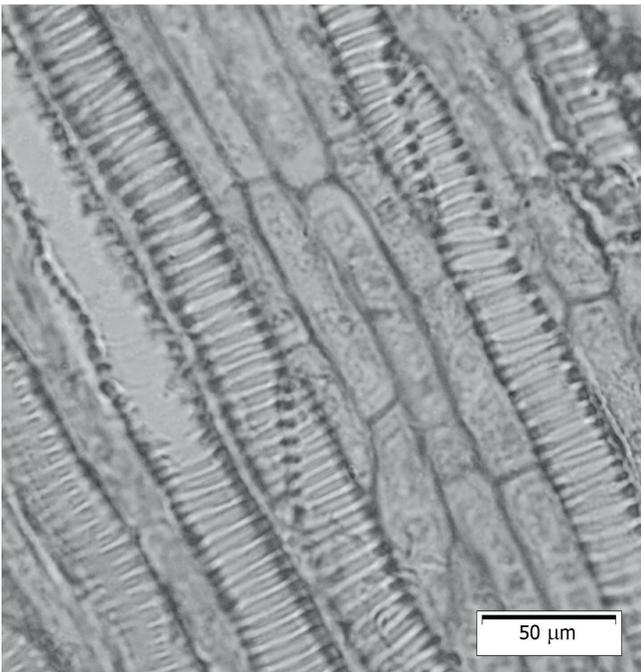




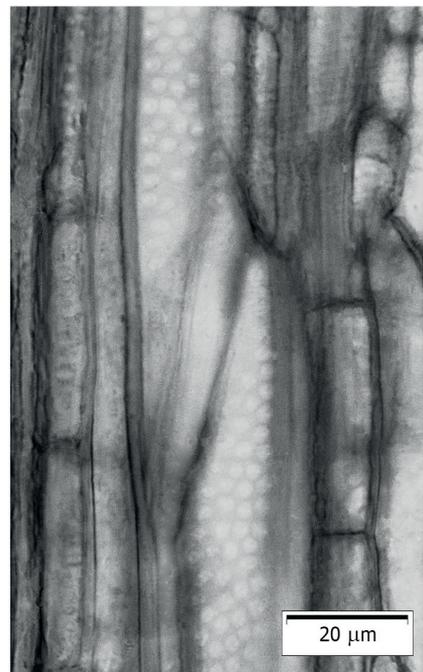
X-5



X-6



X-7



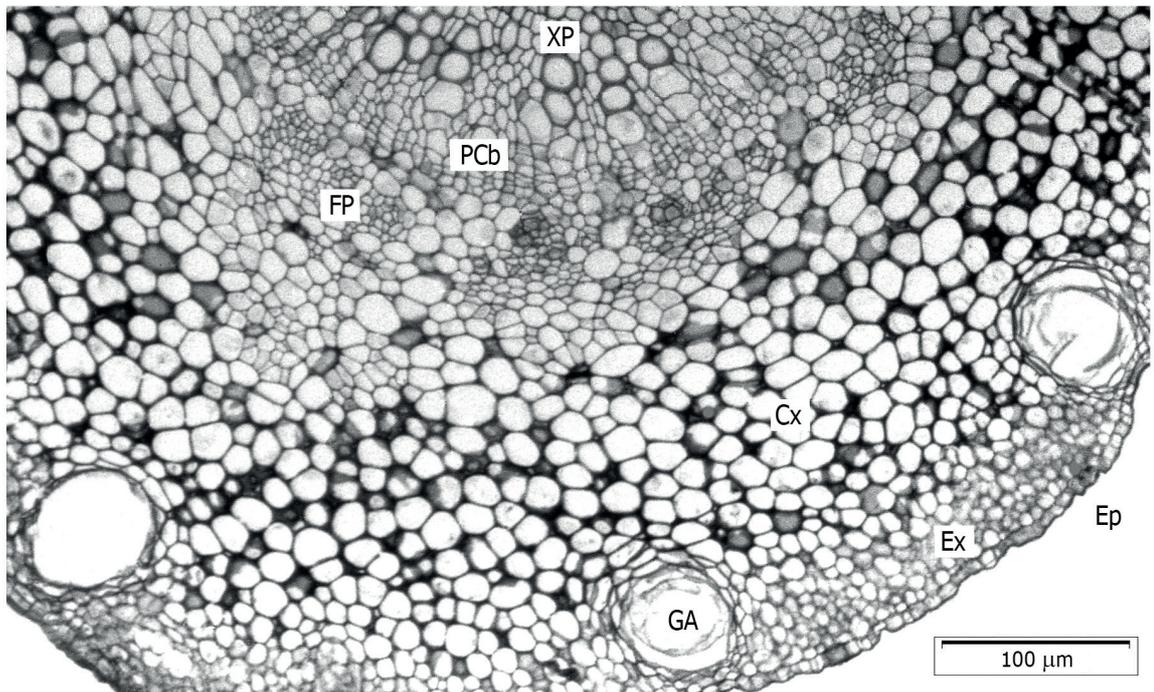
X-8



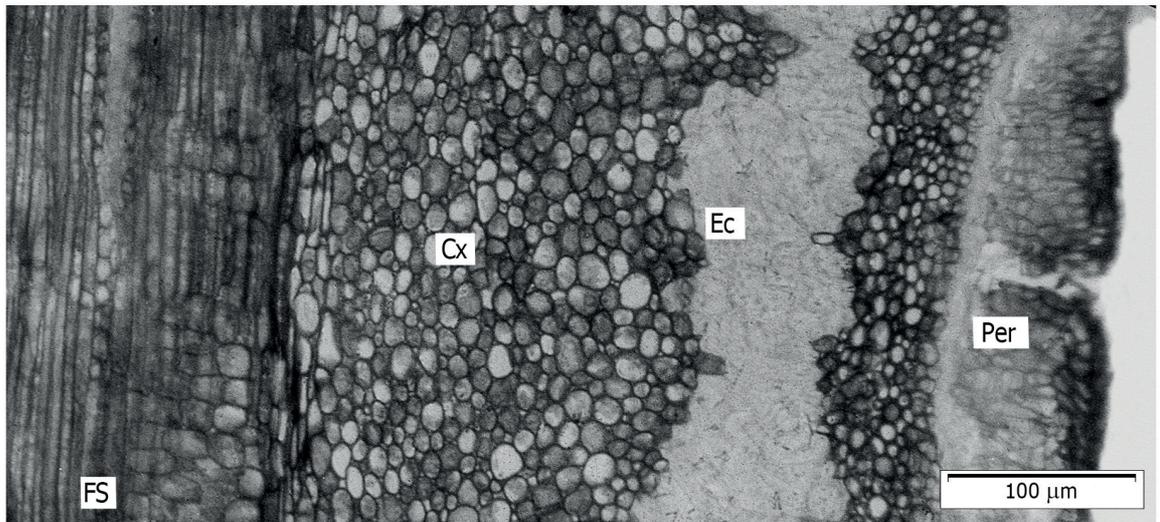
FIGURAS CÓRTEX

- Cx-1. Sección del córtex de un tallo primario: (Ep) epidermis, (Ex) exodermis, (Cx) córtex, (GA) glándulas de aceite, (FP) metafloema, (PCb) procambium, (XP) metaxilema.
- Cx-2. Sección longitudinal del córtex de un tallo con crecimiento secundario: (Per) peridermis, (Cx) córtex, (Ec) esclereidas, (FS) floema secundario.
- Cx-3. Sección transversal del córtex de un tallo con crecimiento secundario: (Per) peridermis, (Cx) córtex, (Ec) esclereidas, (MD) meristemo de dilatación, (FNF) floema obliterado (no funcional), (Fb) fibras esclerenquimáticas, (FS) floema secundario.
- Cx-4. Células de la epidermis e hipodermis del tallo: (c) citoplasma, (v) vacuola, (pc) pared celular (microscopía electrónica de transmisión).
- Cx-5. Células del parénquima cortical del tallo: (c) citoplasma, (v) vacuola, (pc) pared celular, (ei) espacio intercelular (microscopía electrónica de transmisión).



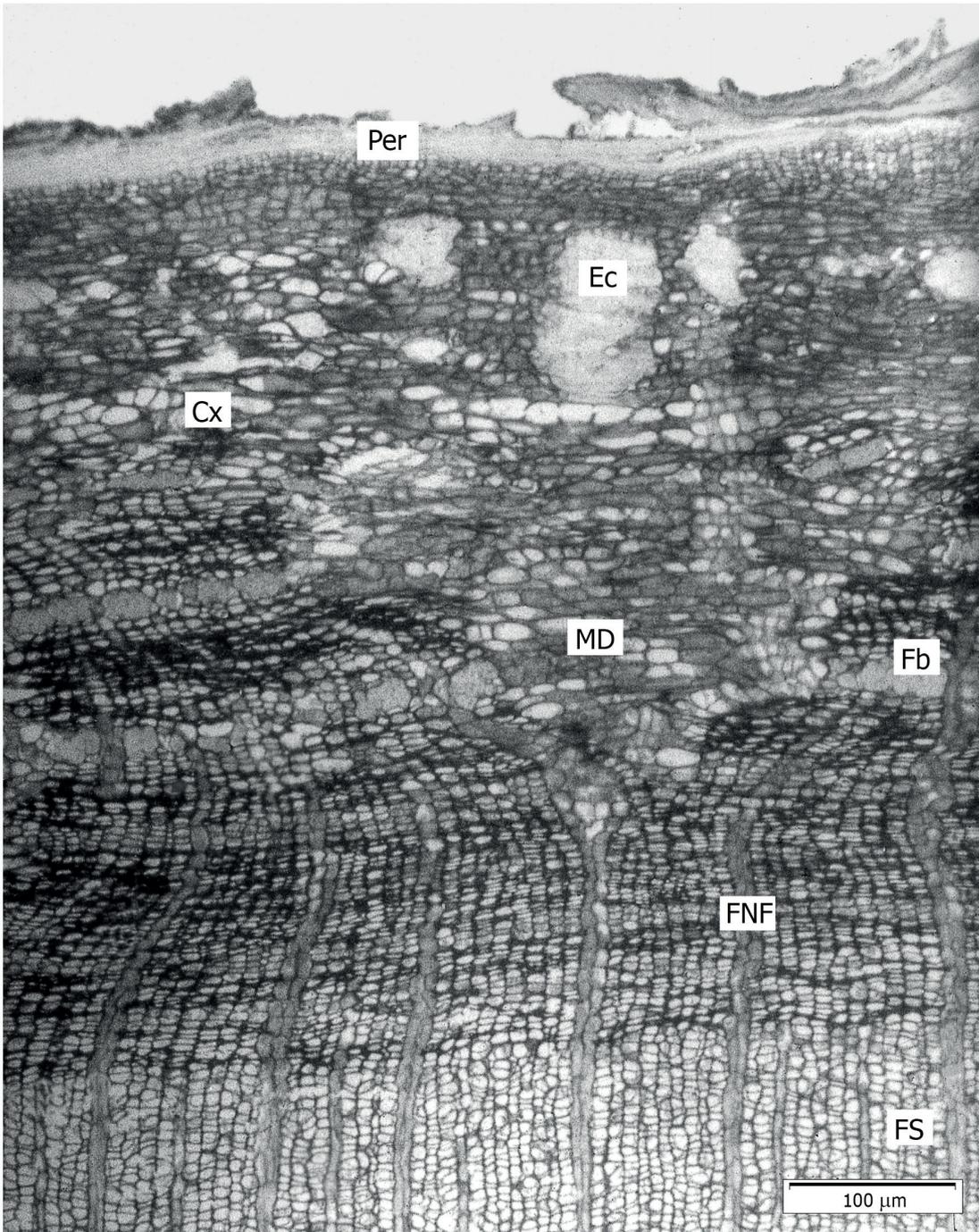


Cx-1



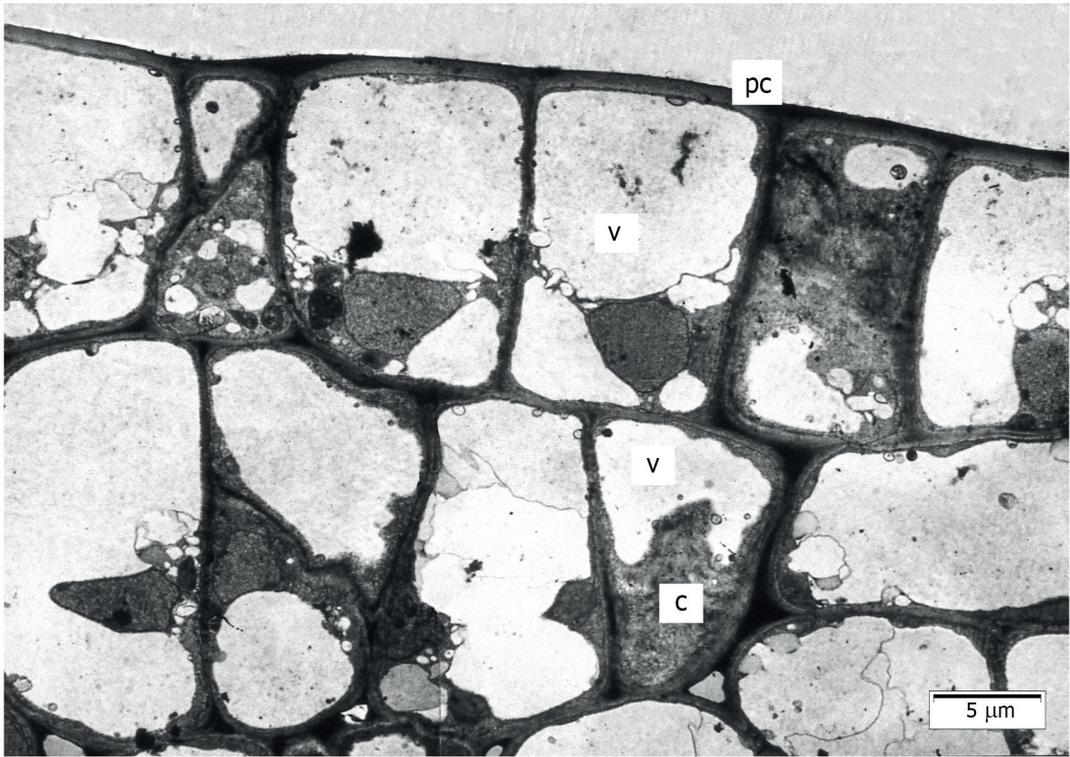
Cx-2



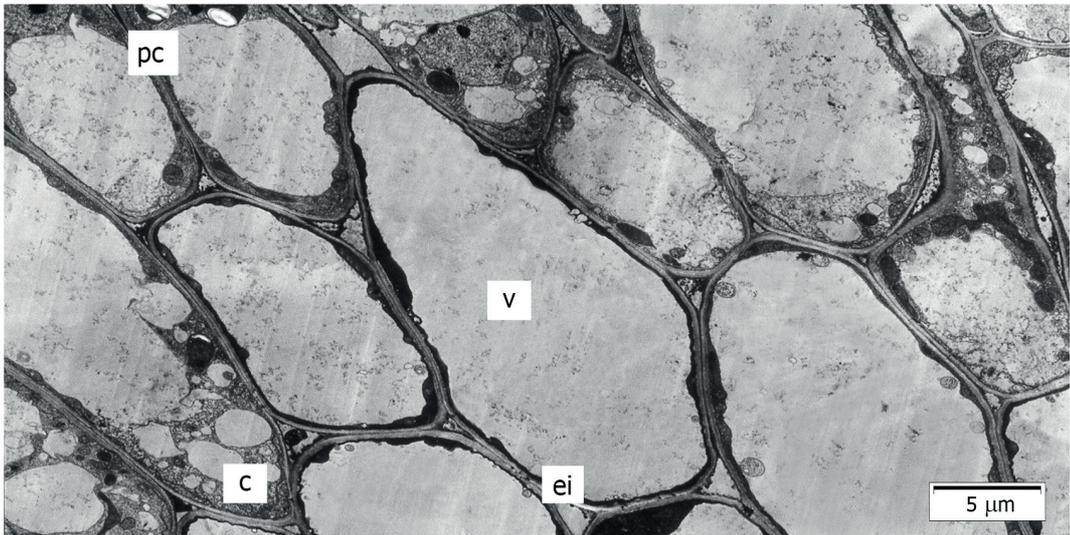


Cx-3





Cx-4



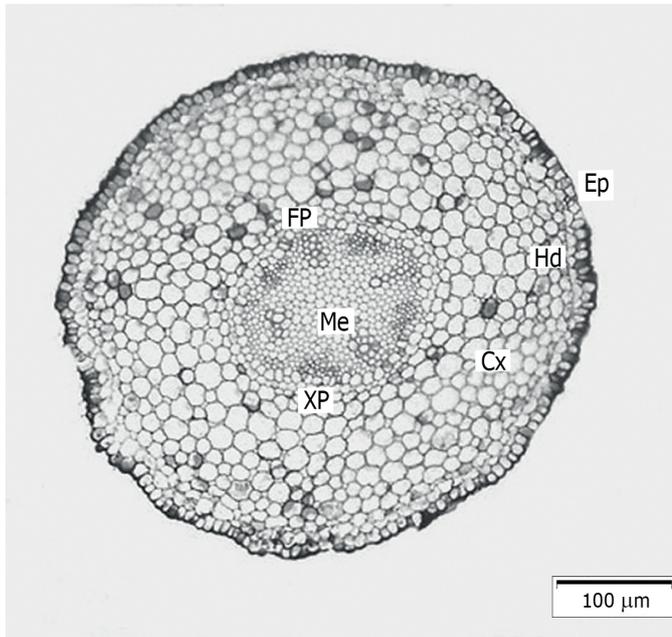
Cx-5



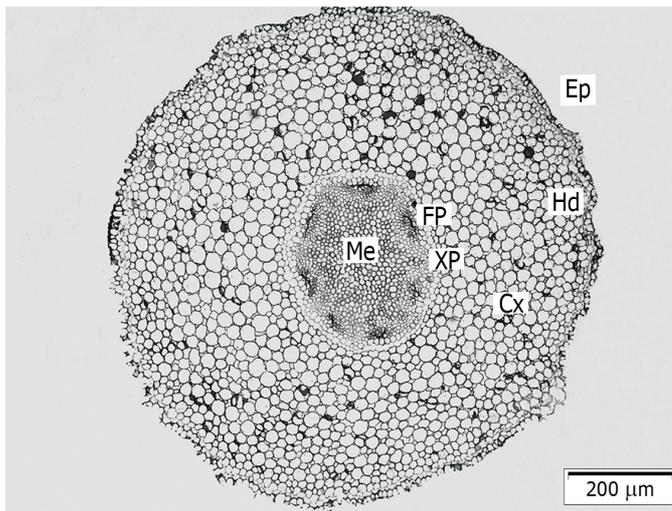
FIGURAS RAÍZ

- R-1. Sección transversal de una raíz fibrosa en la zona de crecimiento activo próxima a su ápice: (Ep) epidermis, (Hd) hipodermis, Cx (córTEX), FP (protofloema), XP (protoxilema), (Me) médula.
- R-2. Sección transversal de una raíz fibrosa madura: (Ep) epidermis, (Hd) hipodermis, Cx (córTEX), FP (metafloema), XP (metaxilema), (Me) médula.
- R-3. Sección transversal de una raíz con crecimiento secundario: (Ep) epidermis, (Hd) hipodermis, (Cx) córTEX, (Ed) endodermis, (Pc) periciclo, (FS) floema secundario, (Cb) cámbium, (XS) xilema secundario, (Me) médula.
- R-4. Sección longitudinal del ápice de la raíz: (Clp) caliptra, (MR) meristemo apical radicular, (ZE) zona de elongación, (CV) cilindro vascular.
- R-5. Pelos radiculares epidérmicos (microscopía electrónica de barrido).
- R-6. Sección transversal de una raíz desde cuyo periciclo emerge una raíz lateral.
- R-7. Conexión de los tejidos conductores de la raíz mayor con los de la lateral derivada.
- R-8, R-9, R-10 y R-11. Deposiciones de suberina y lignina en células de la raíz: (Hd) hipodermis, (Ed) endodermis con banda de Caspary, (VX) vasos del xilema, (Me) médula.

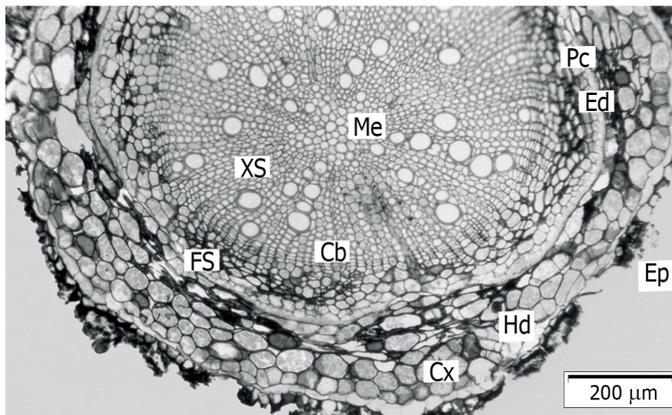




R-1

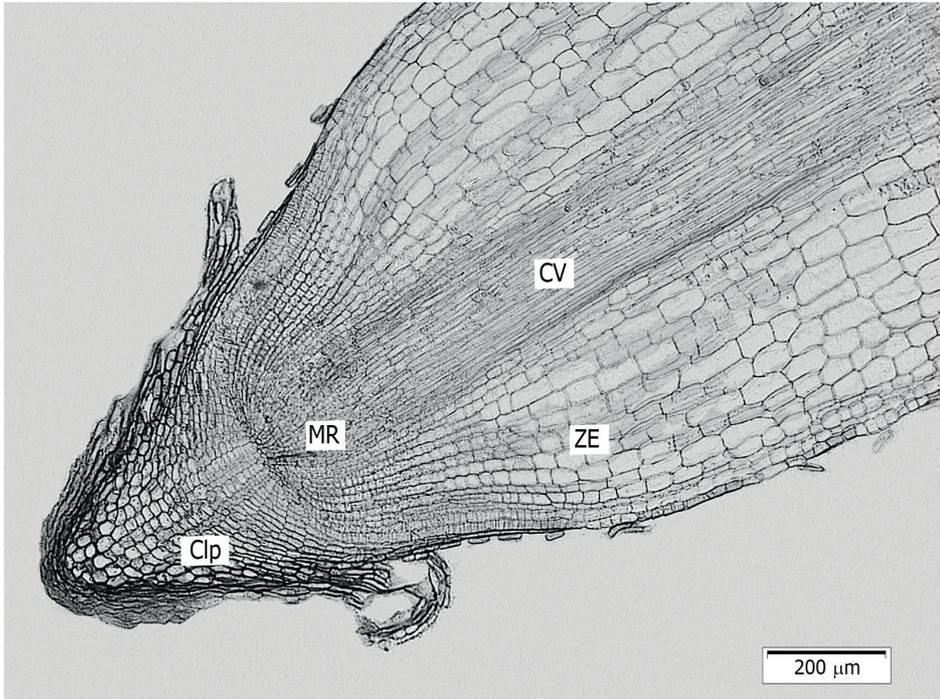


R-2

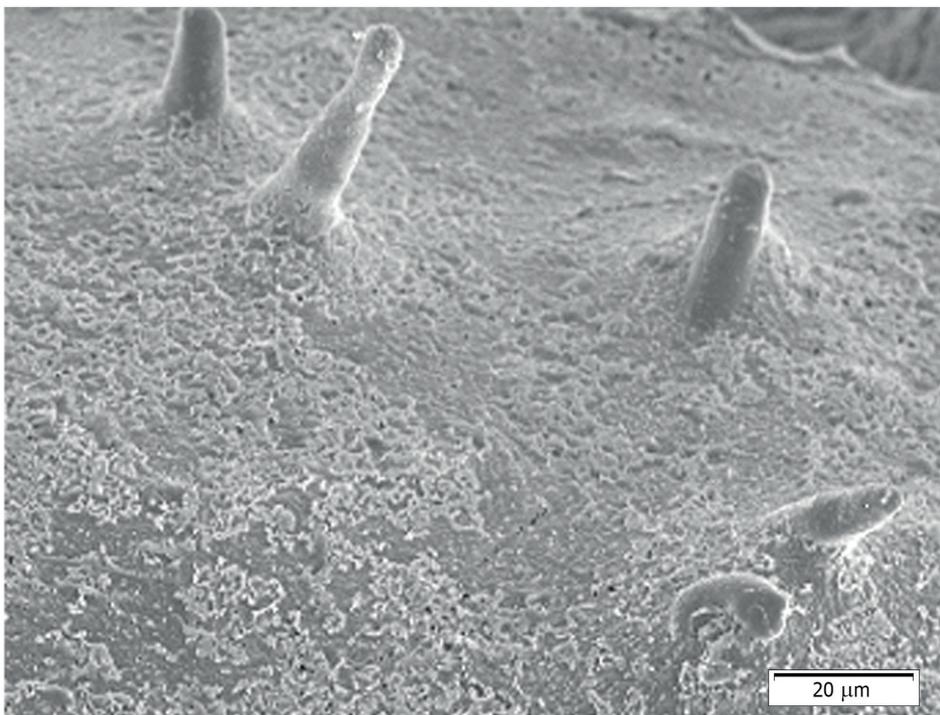


R-3



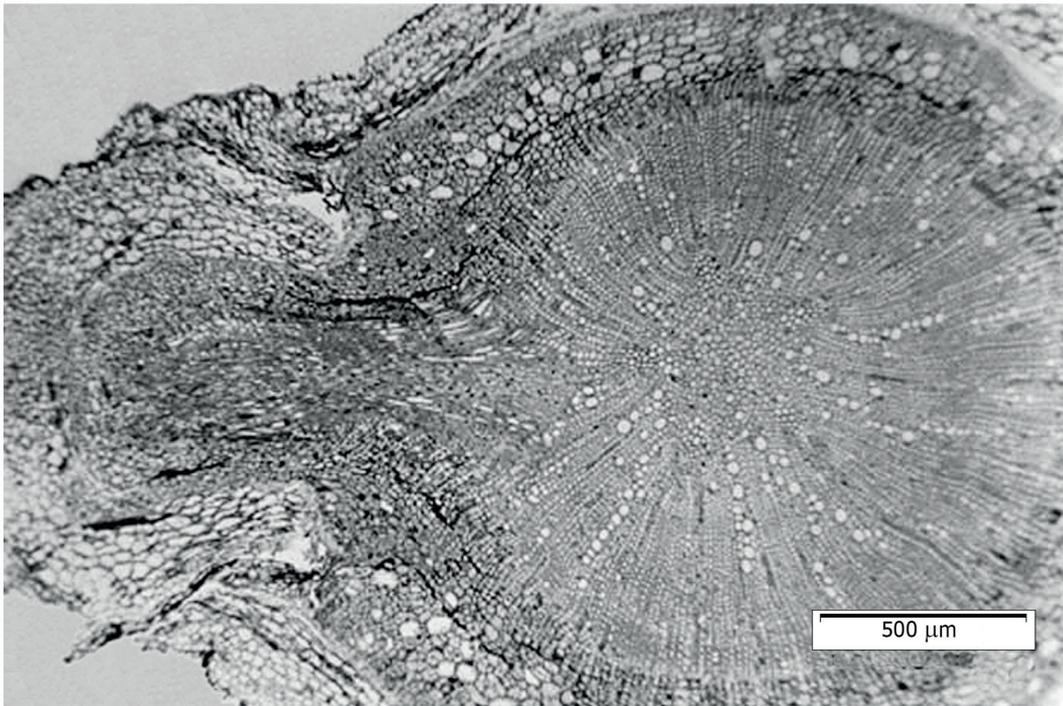


R-4

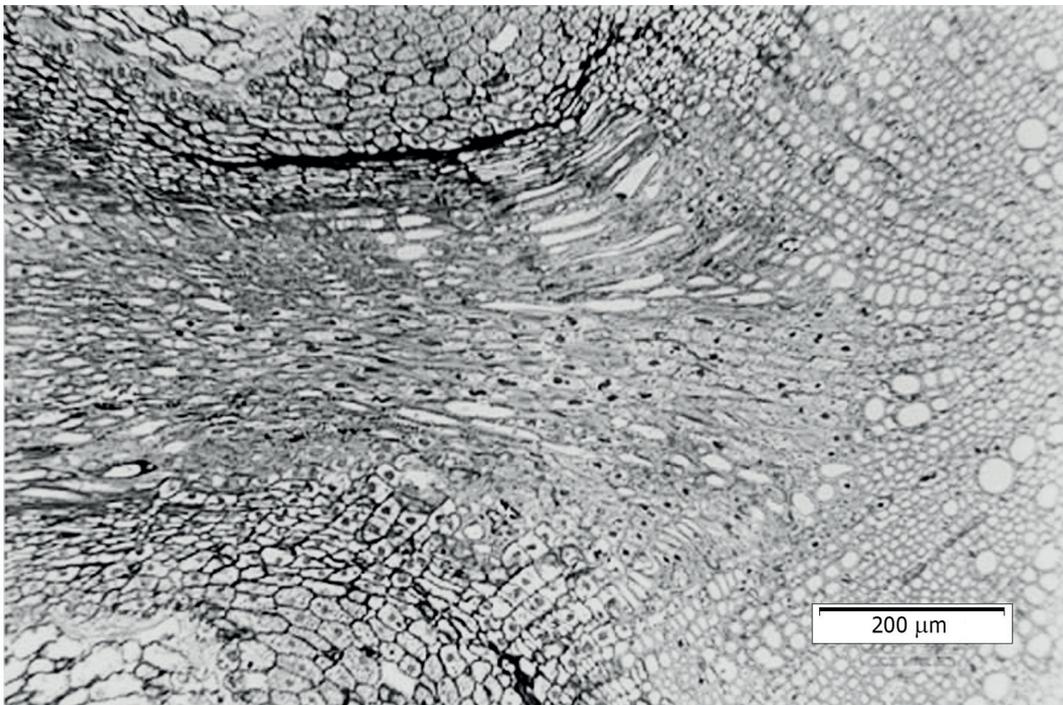


R-5



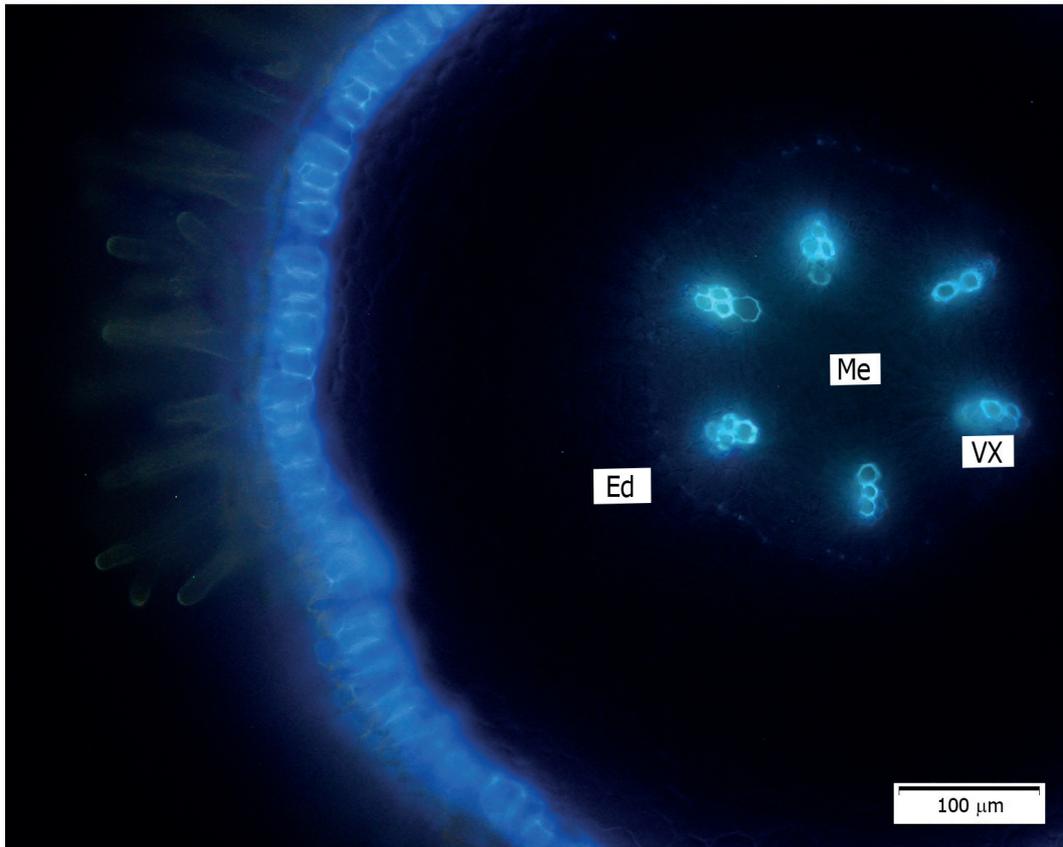


R-6

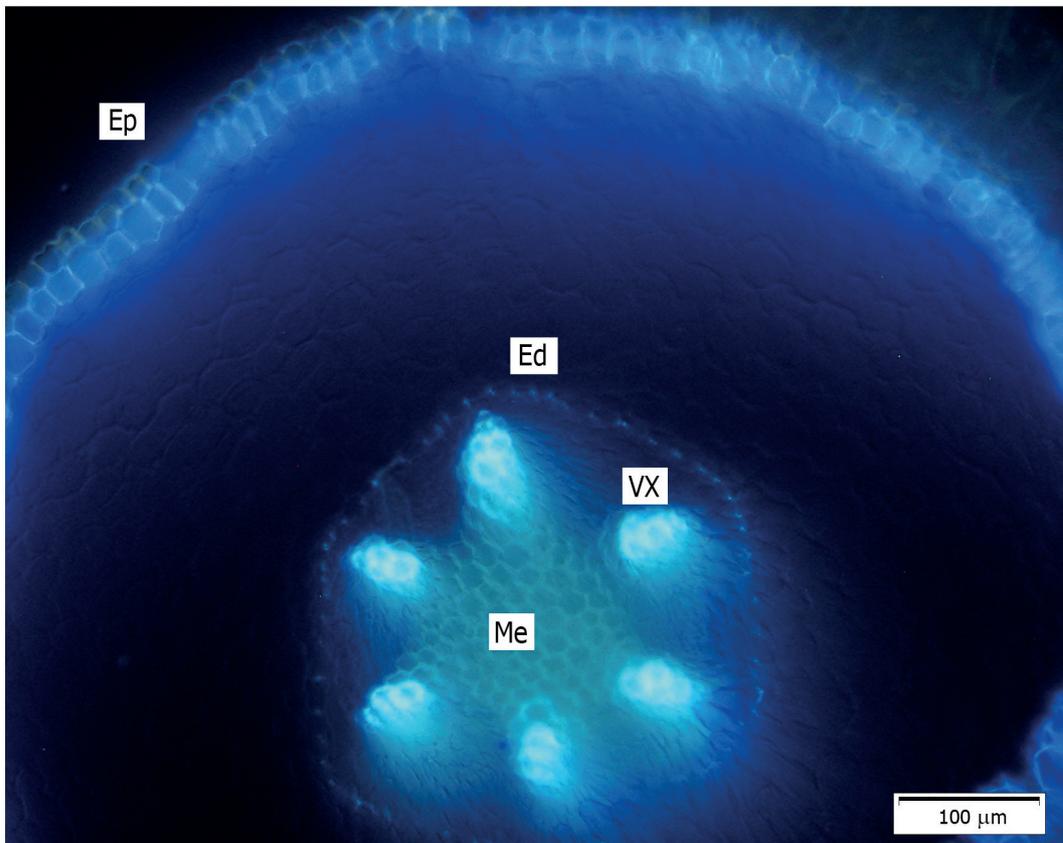


R-7



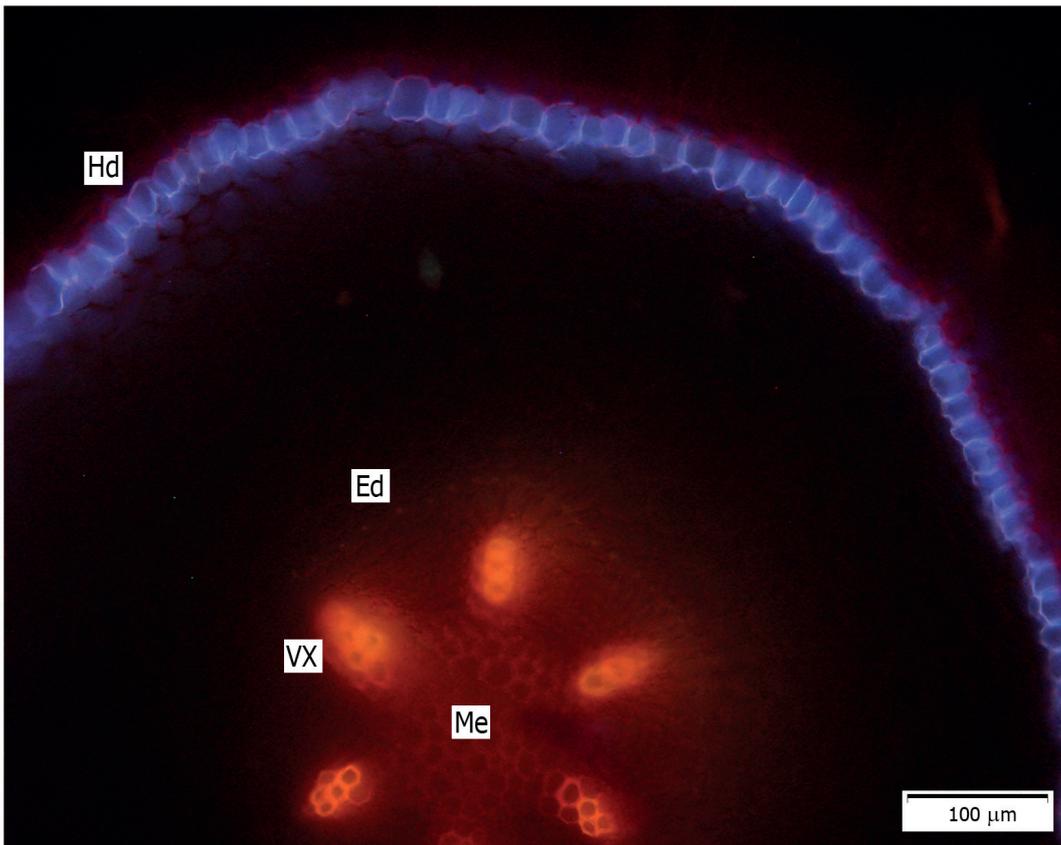


R-8

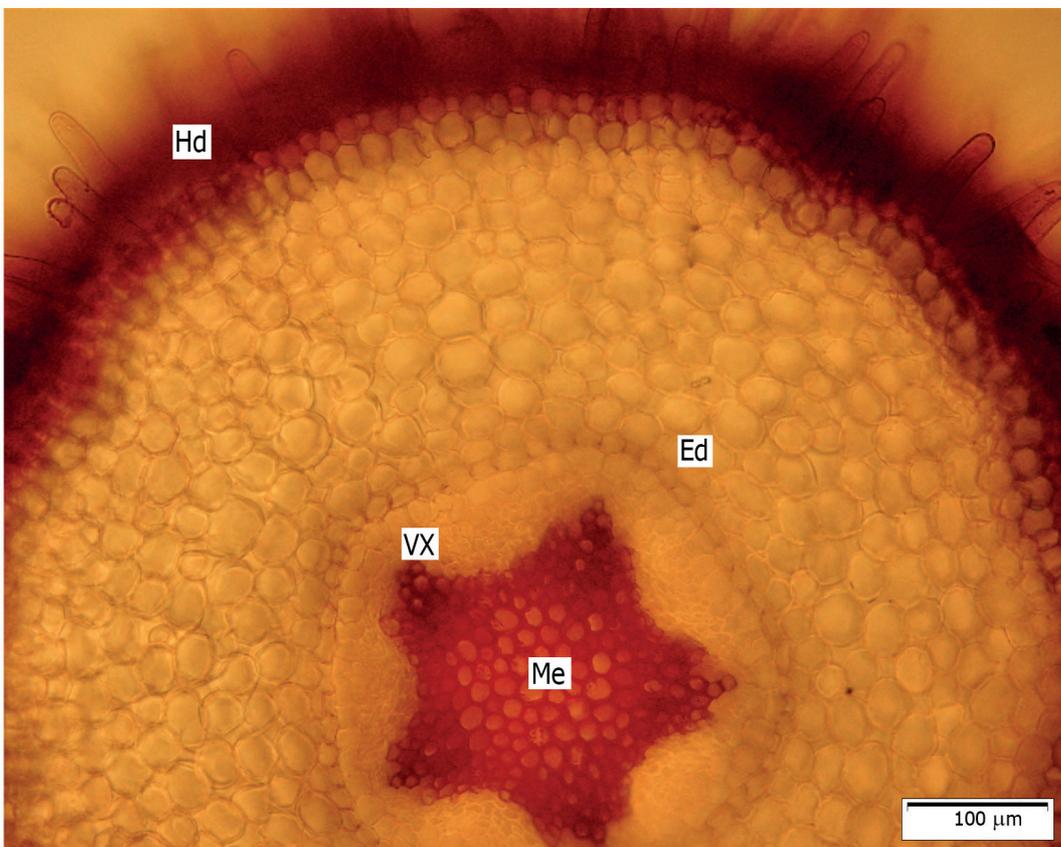


R-9





R-10



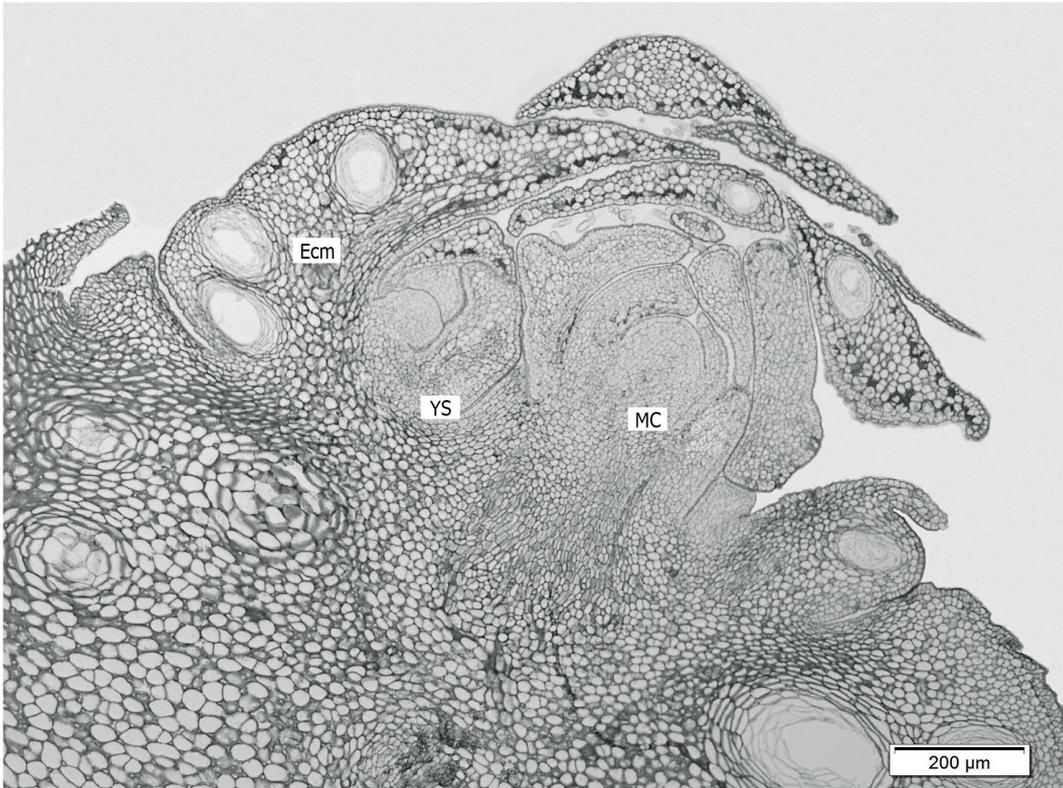
R-11



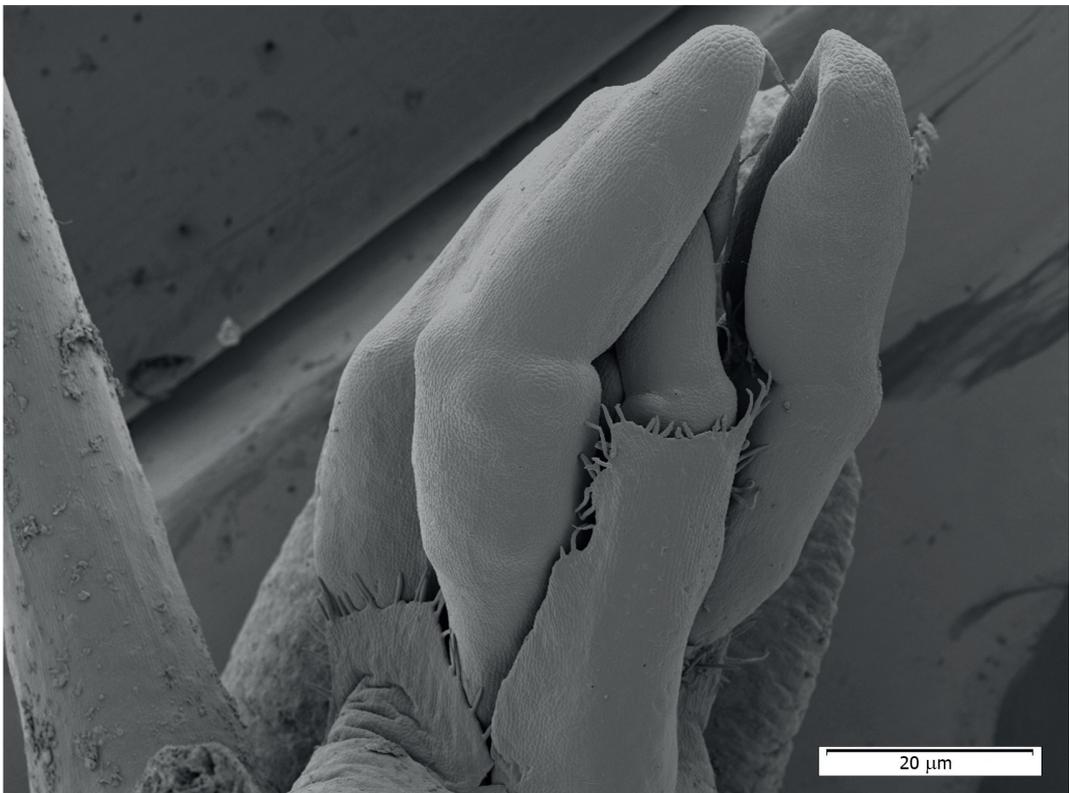
FIGURAS TALLO

- T-1. Sección longitudinal de una yema axilar: (Ecm) escamas, (MC) meristemo caulinar, (YS) yemas secundarias.
- T-2. Escamas recubriendo una yema axilar con una espina a la izquierda (microscopía electrónica de barrido).
- T-3. Sección longitudinal del ápice de un tallo en crecimiento activo: meristemo caulinar (MC), primordios foliares (PF).
- T-4. Sección transversal de un brote en crecimiento activo a escasa distancia del ápice: (Ep) epidermis, (Cx) córtex, (GA) glándulas de aceite incipientes, (FP) protofloema (PCb) procámbium, (XP) protoxilema, (Me) médula, (Fb) fibras.
- T-5. Sección transversal de un tallo primario: (Ep) epidermis, (Cx) córtex, (Fb) fibras del protofloema, (FP) metafloema, (PCb) procámbium, (XP) metaxilema, (Me) médula.
- T-6. Pelo epidérmico (microscopía electrónica de barrido).
- T-7. Sección transversal de un tallo con crecimiento secundario: (Per) peridermis, (Cx) córtex, (Ec) esclereidas, (FNF) floema no funcional), (Fb) fibras esclerenquimáticas, (FS) floema secundario, (Cb) cámbium, (XS) xilema secundario.



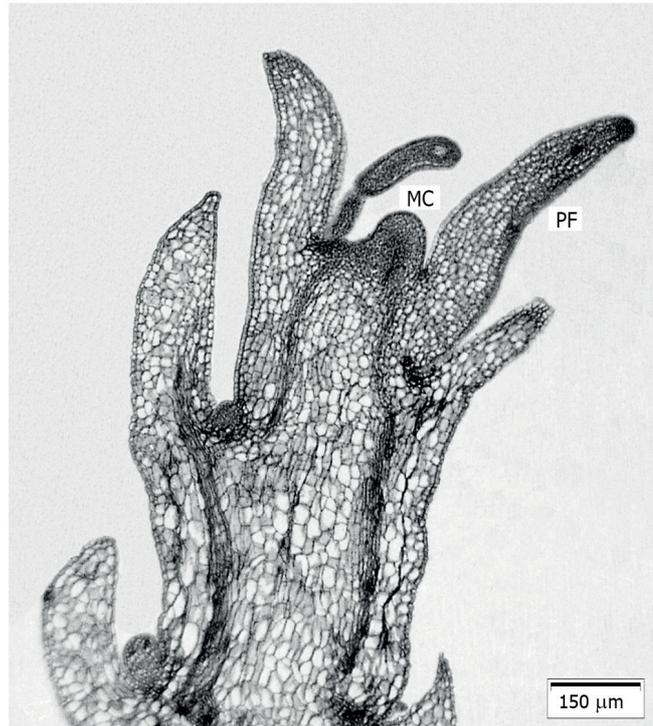


T-1

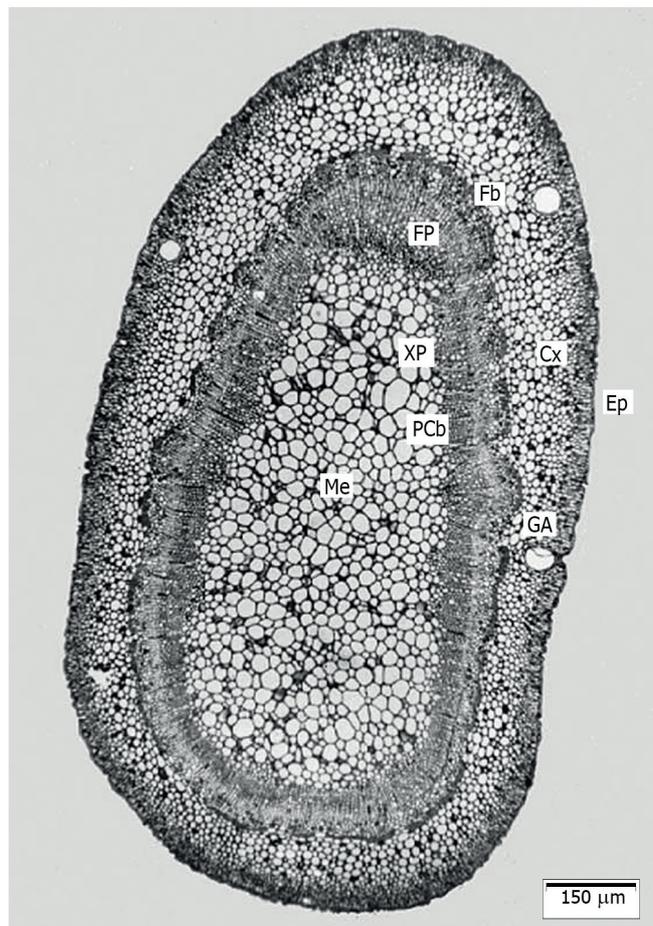


T-2



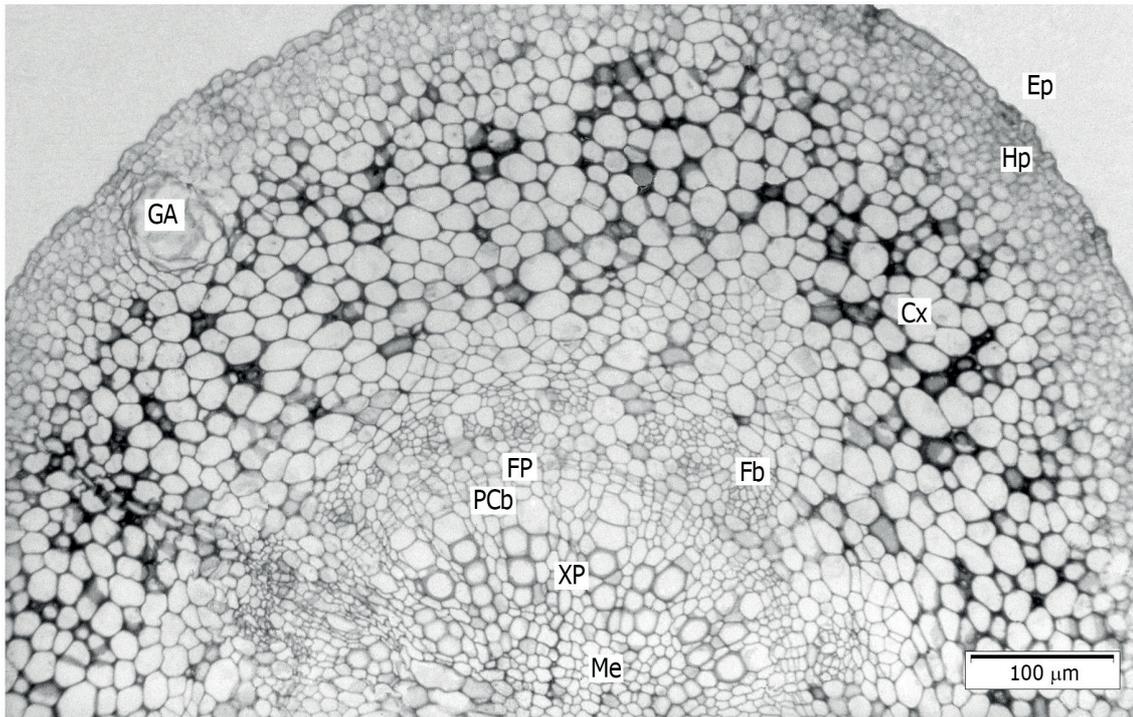


T-3

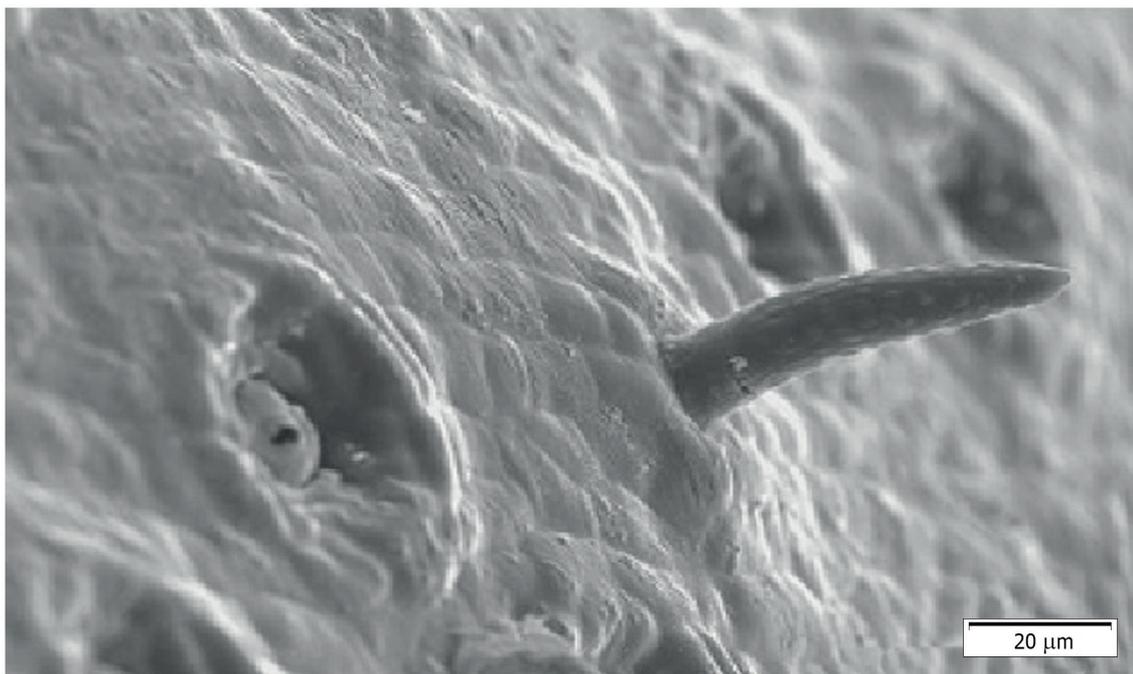


T-4





T-5



T-6



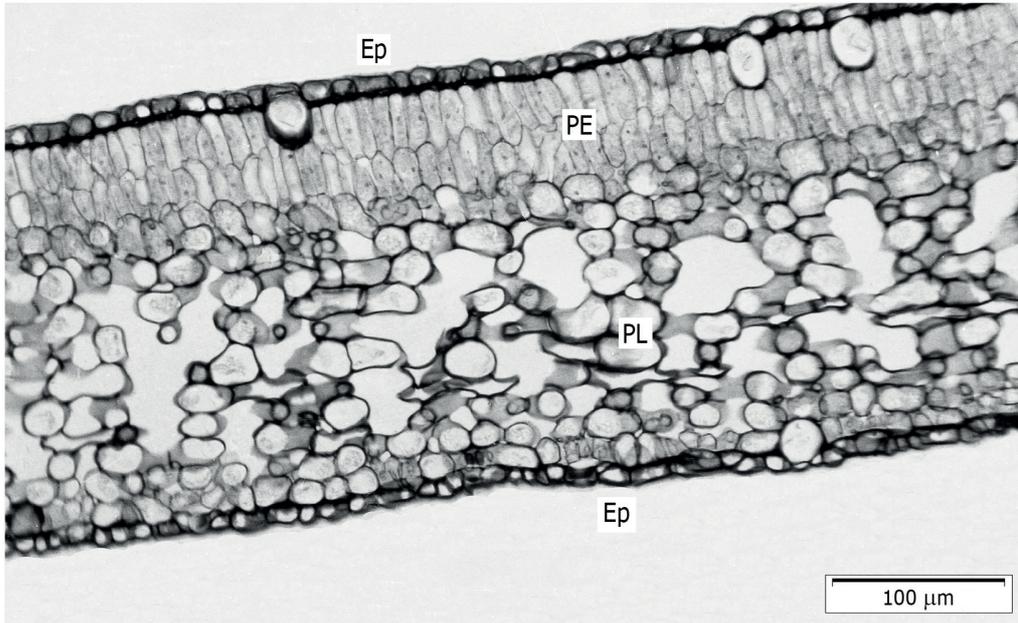
FIGURAS HOJA

- H-1. Sección transversal del mesófilo de una hoja: (Ep) epidermis, (PE) parénquima en empalizada, (PL) parénquima lagunar.
- H-2. Sección transversal del nervio central de una hoja: (Ep) epidermis, (P) parénquima, (Fb) fibras esclerenquimáticas, (F) floema, (X) xilema, (Me) médula.
- H-3. Sección transversal (vista parcialmente) del pedúnculo de una hoja: (Ep) epidermis, (P) parénquima, (Fb) fibras esclerenquimáticas, (F) floema, (X) xilema.
- H-4. Sección transversal de una hoja atravesada por un nervio secundario: (Ep) epidermis, (PE) parénquima en empalizada, (PL) parénquima lagunar, (Fb) fibras esclerenquimáticas, (F) floema, (X) xilema, (Me) médula.
- H-5. Nervio de rango inferior atravesando el parénquima lagunar de la hoja: (Fb) fibras esclerenquimáticas, (F) floema, (X) xilema.
- H-6. Glándula de aceites esenciales.
- H-7. Estoma de la hoja: (Est) estoma, (COc) célula oclusiva, (Po) poro; (CSE) cámara subestomática.
- H-8. Zona de abscisión del pedúnculo de la hoja: (ZA) zona de abscisión, (HV) haz vascular, (P) parénquima, (GA) glándula de aceite, (Ep) epidermis.
- H-9. Detalle de una capa de abscisión desarrollada (CA).

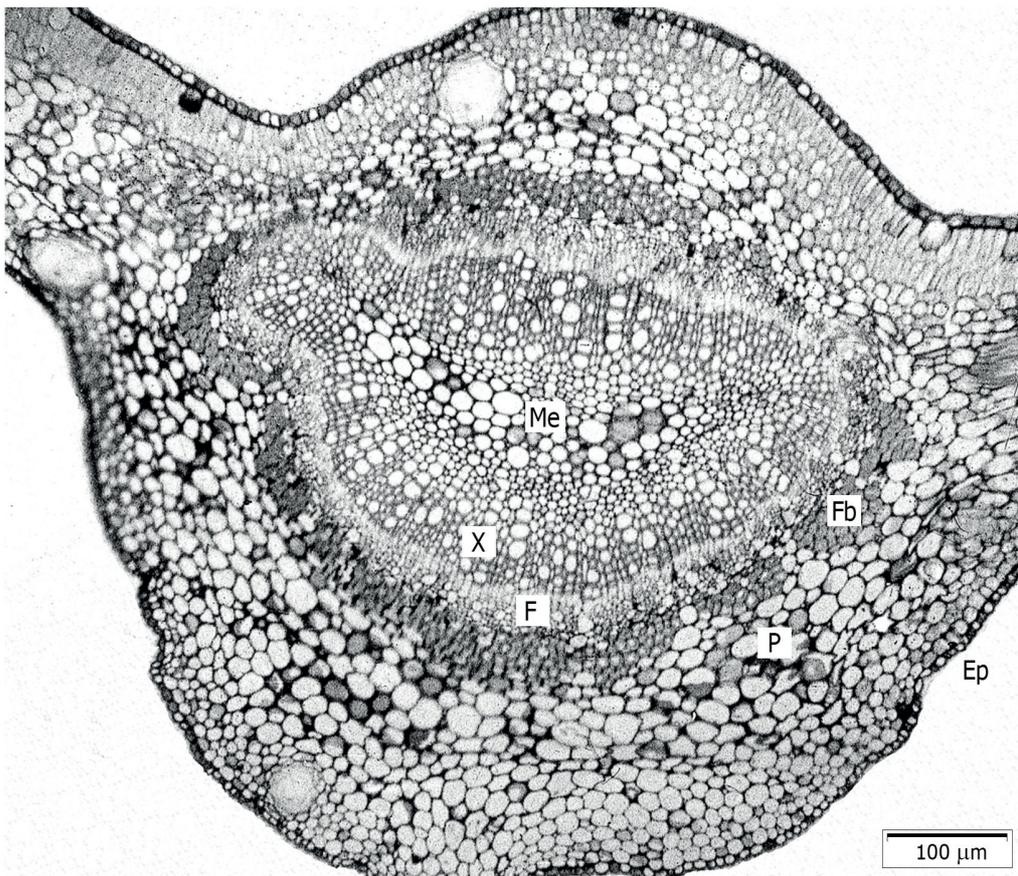


- H.10. Superficie del haz de la hoja, recubierta de cutícula sobre la que se depositan ceras epicuticulares (microscopía electrónica de barrido).
- H-11. Estoma: (COc) células oclusivas, (Po) poro (microscopía electrónica de barrido).
- H-12 y H-13. Célula inmadura y madura, respectivamente, del parénquima en empalizada: (pc) pared celular, (c) citoplasma, (v) vacuola, (clp) cloroplasto, ei (espacio intercelular).
- H-14 y H-15. Respectivamente, célula inmadura y madura del parénquima lagunar: (pc) pared celular, (c) citoplasma, (v) vacuola, (amp) amiloplastos.





H-1

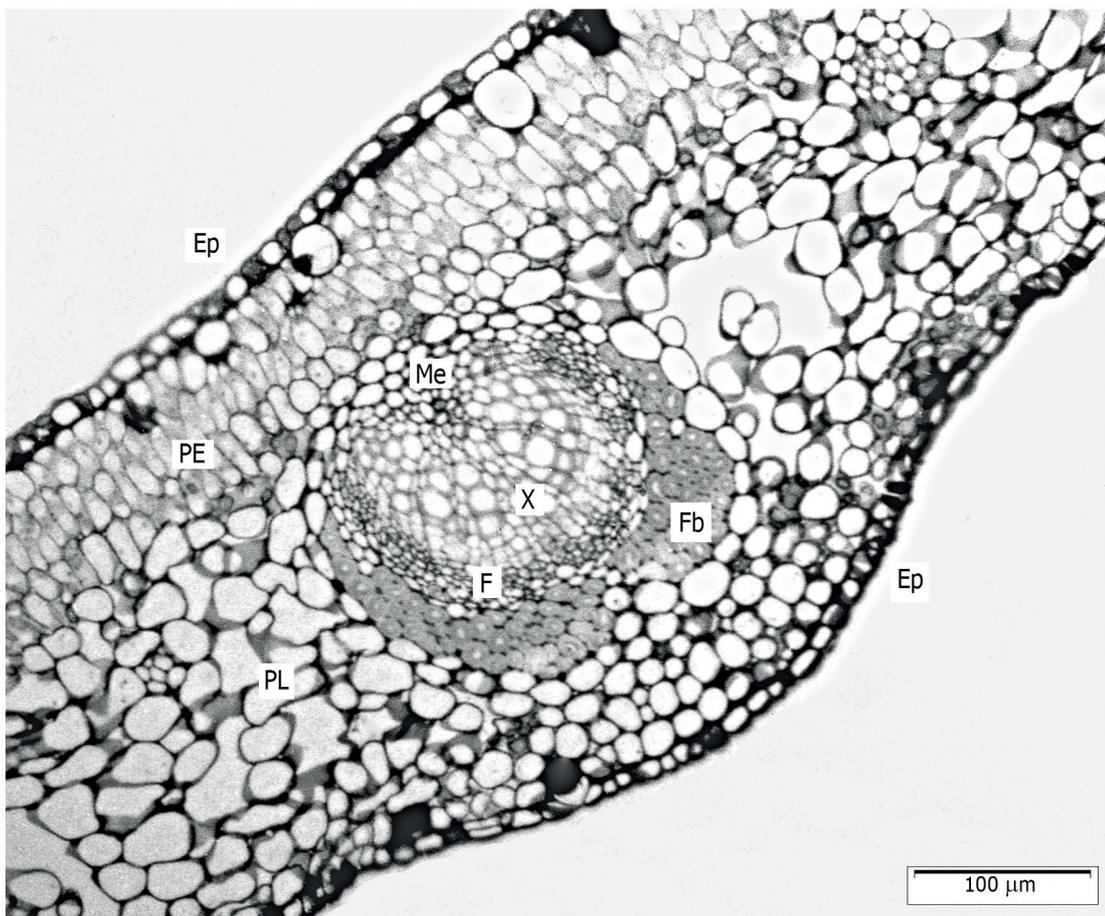


H-2



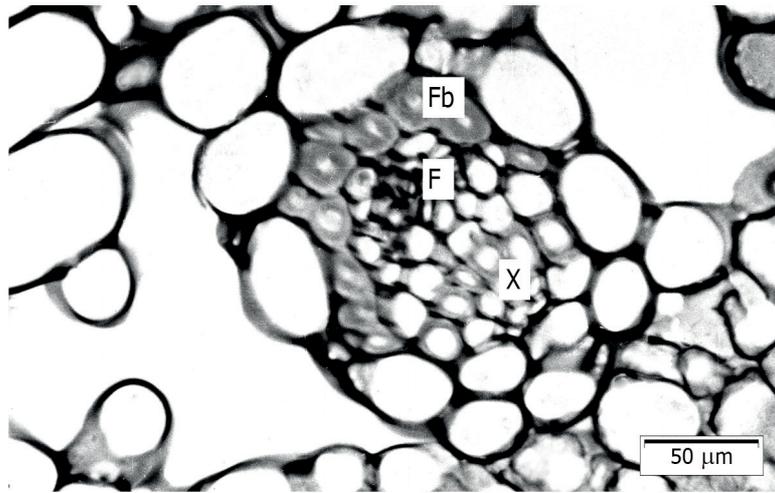


H-3

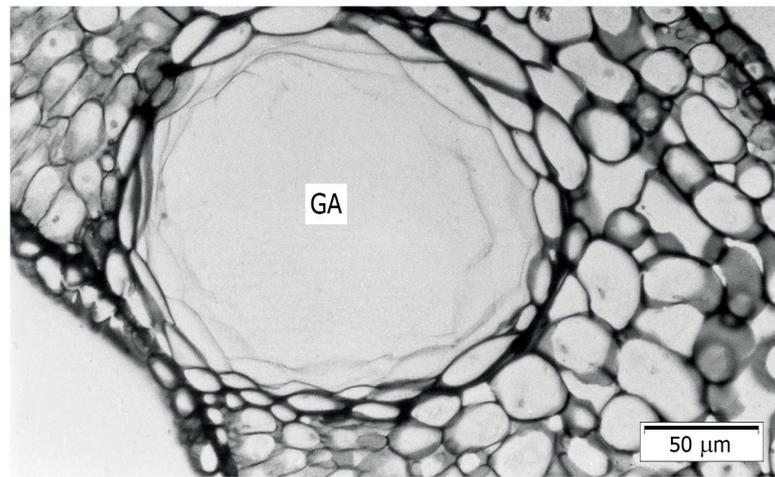


H-4

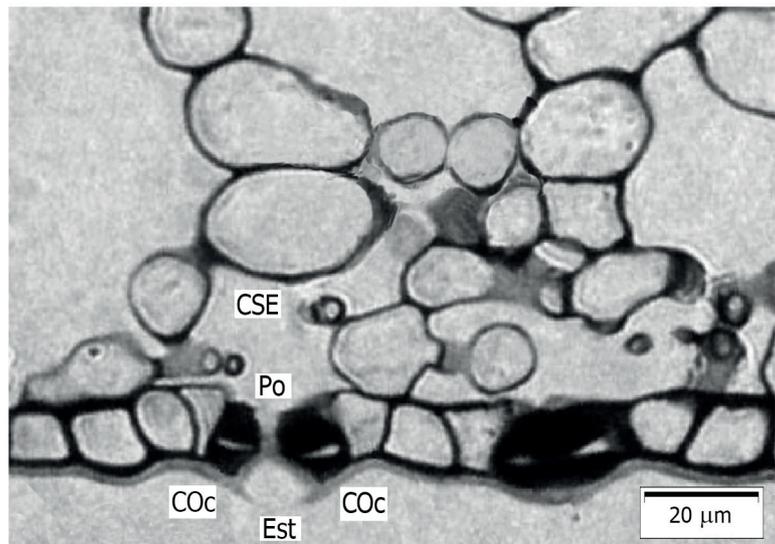




H-5

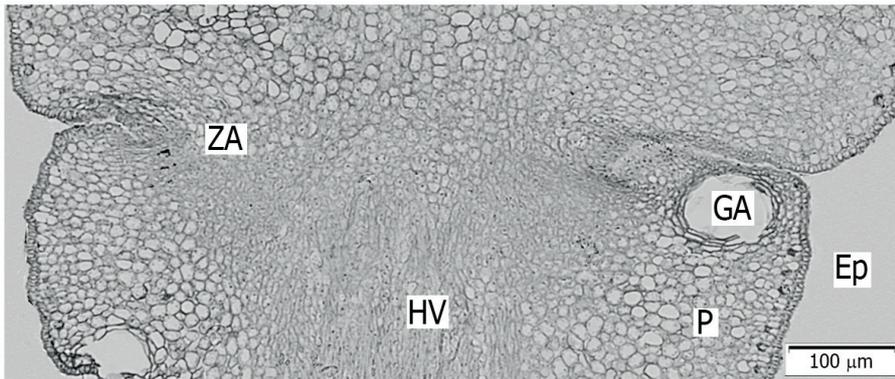


H-6

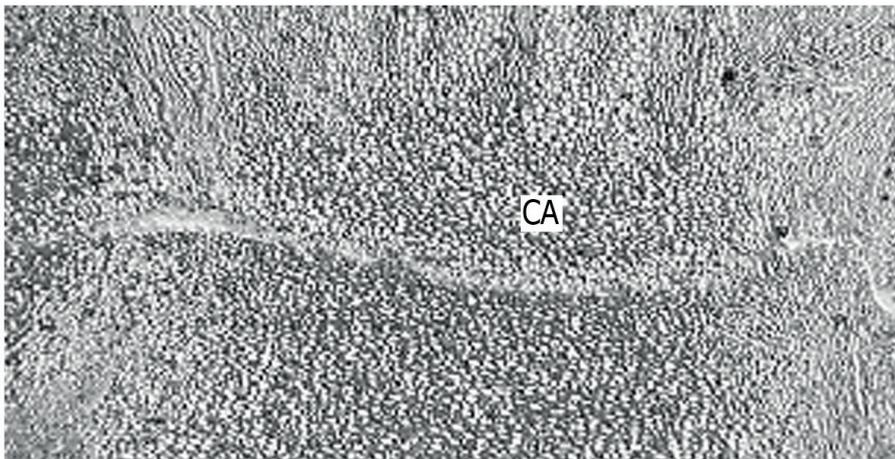


H-7



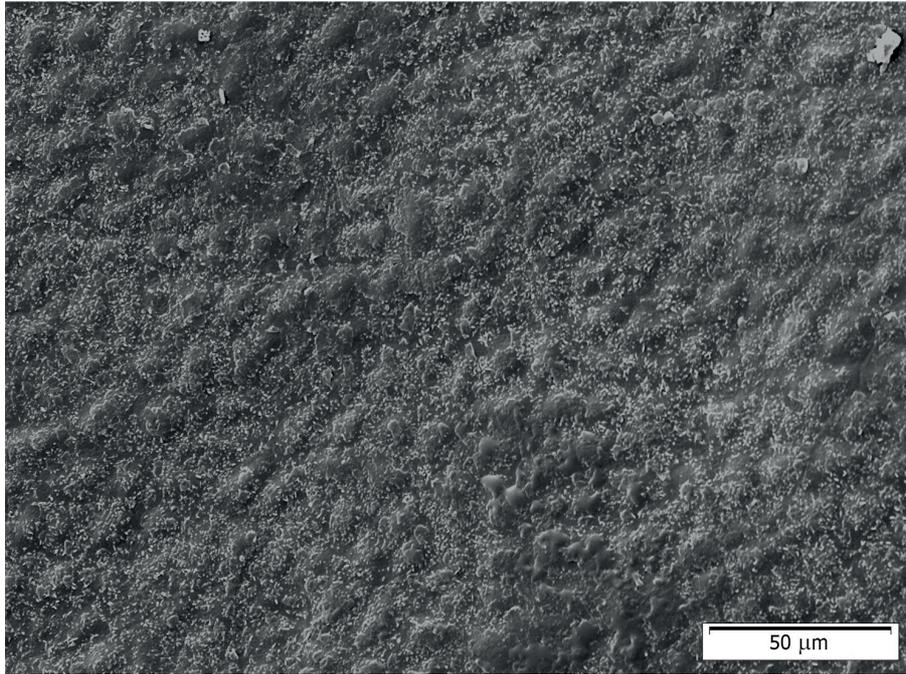


H-8

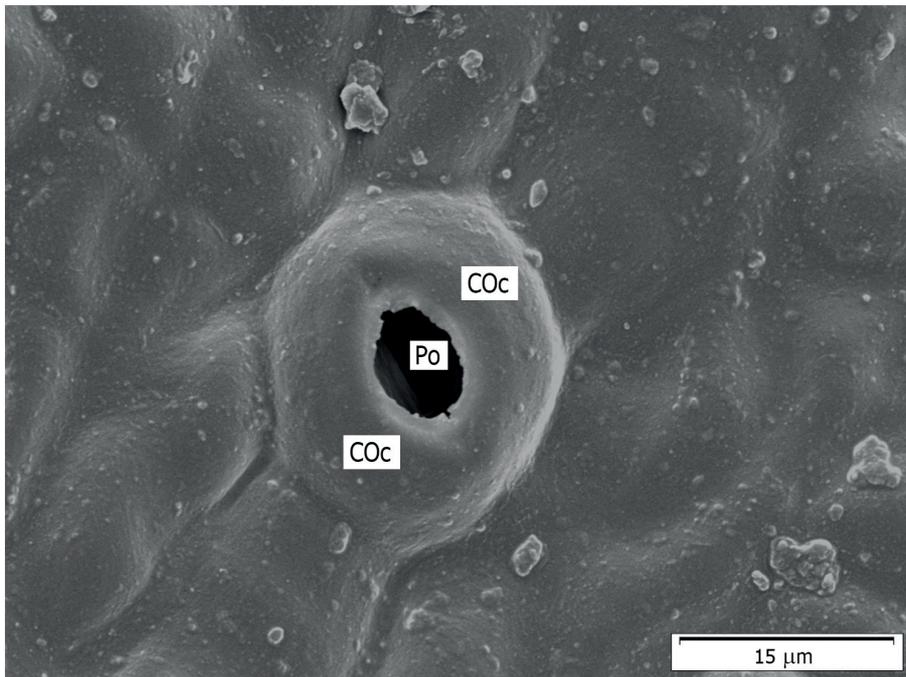


H-9



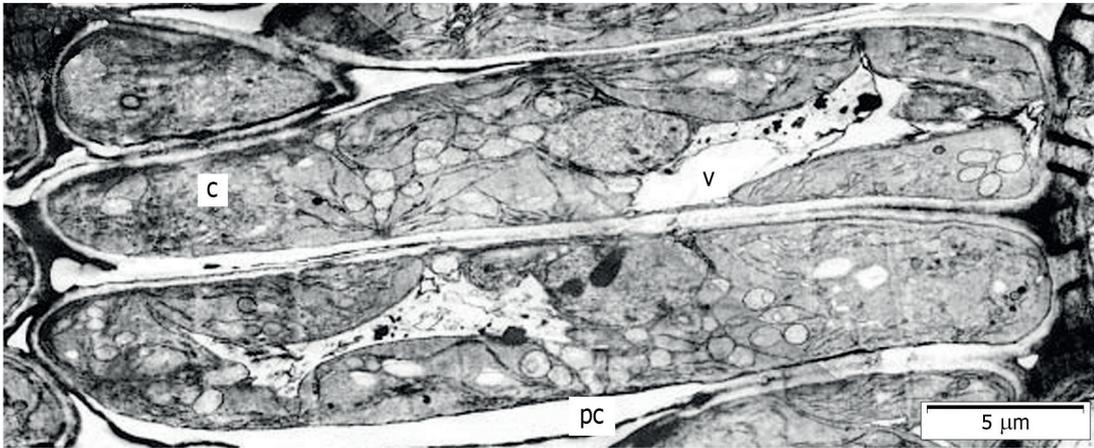


H-10

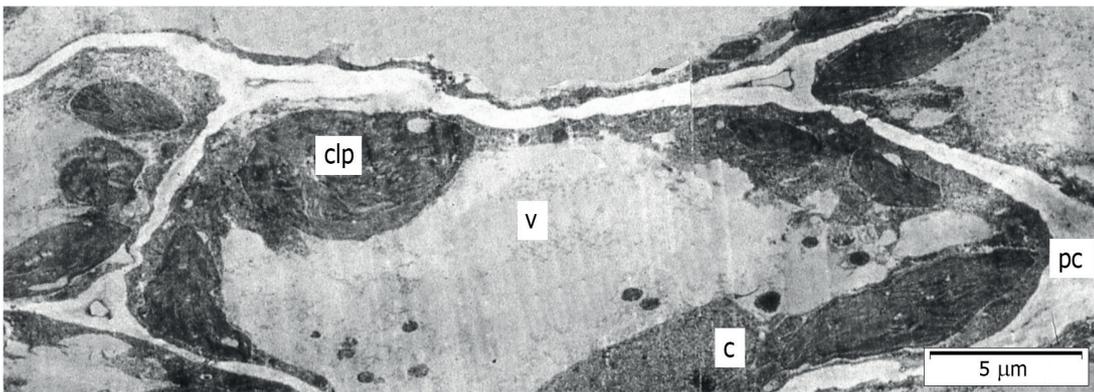


H-11

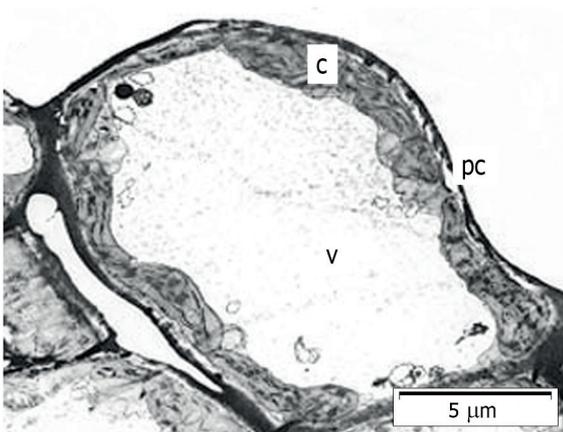




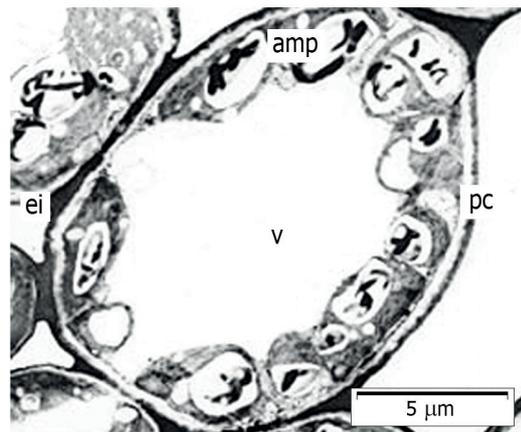
H-12



H-13



H-14



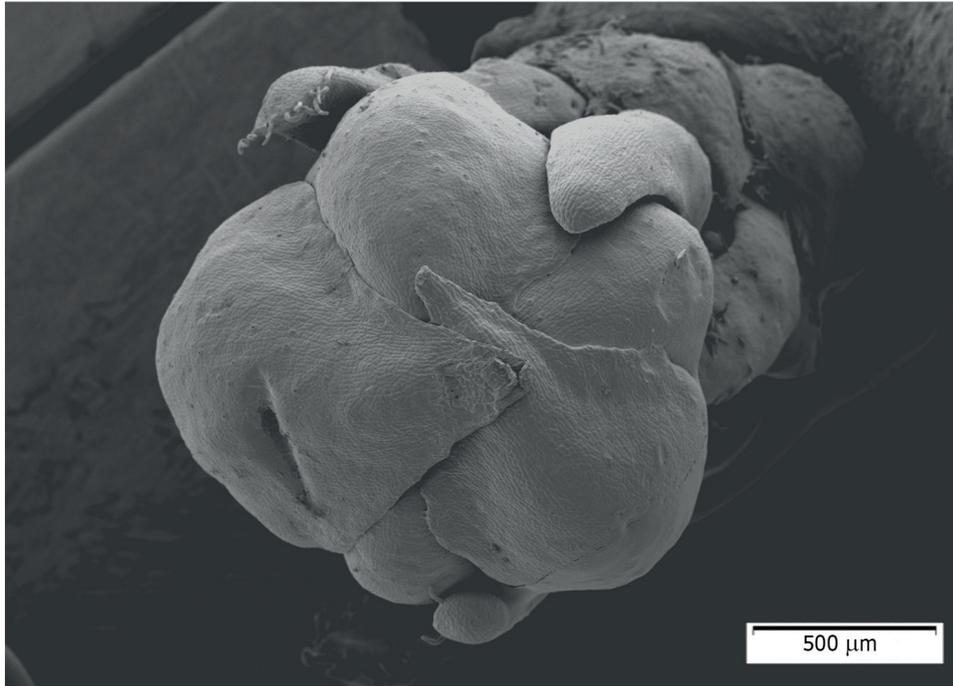
H-15



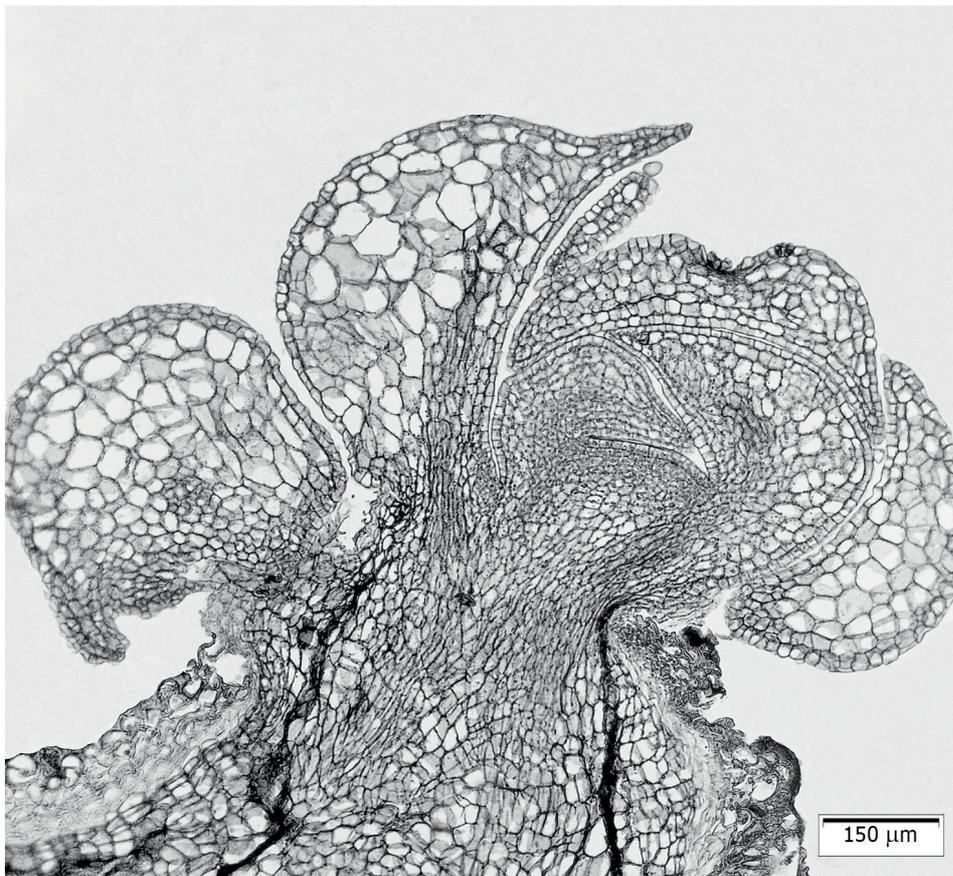
FIGURAS FLOR

- F-1. Botón floral (microscopía electrónica de barrido).
- F-2. Sección longitudinal de un botón floral.
- F-3. Estadios fenológicos de la flor.
- F-4. Partes de la flor.
- F-5. Tipos de inflorescencias: (A) flor aislada, (B) brote vegetativo con flor terminal, (C) ramillete sin hojas, (D) brote mixto.
- F-6. Sección transversal de una flor: (Pt) pétalos, (An) anteras, (Es) estilo.
- F-7. Sección transversal del pedúnculo floral: (Ep) epidermis, (P) parénquima, (HV) haces vasculares.
- F-8. Sección transversal de un sépalo y un pétalo de un botón floral: (Sp) sépalo, (Pt) pétalo, (Ep) epidermis, (P) parénquima, (GA) glándula de aceite.
- F-9. Sección transversal de un pétalo: (Ep) epidermis, (P) parénquima, (GA) glándula de aceite.
- F-10. Sección del borde de un pétalo: (PG) pelos glandulares.





F-1



F-2

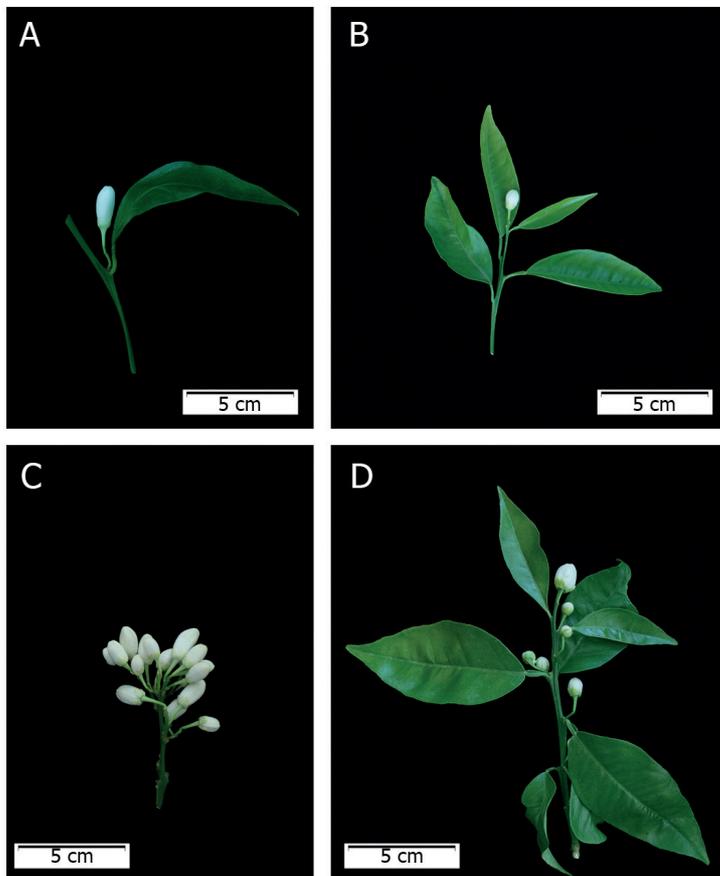




F-3

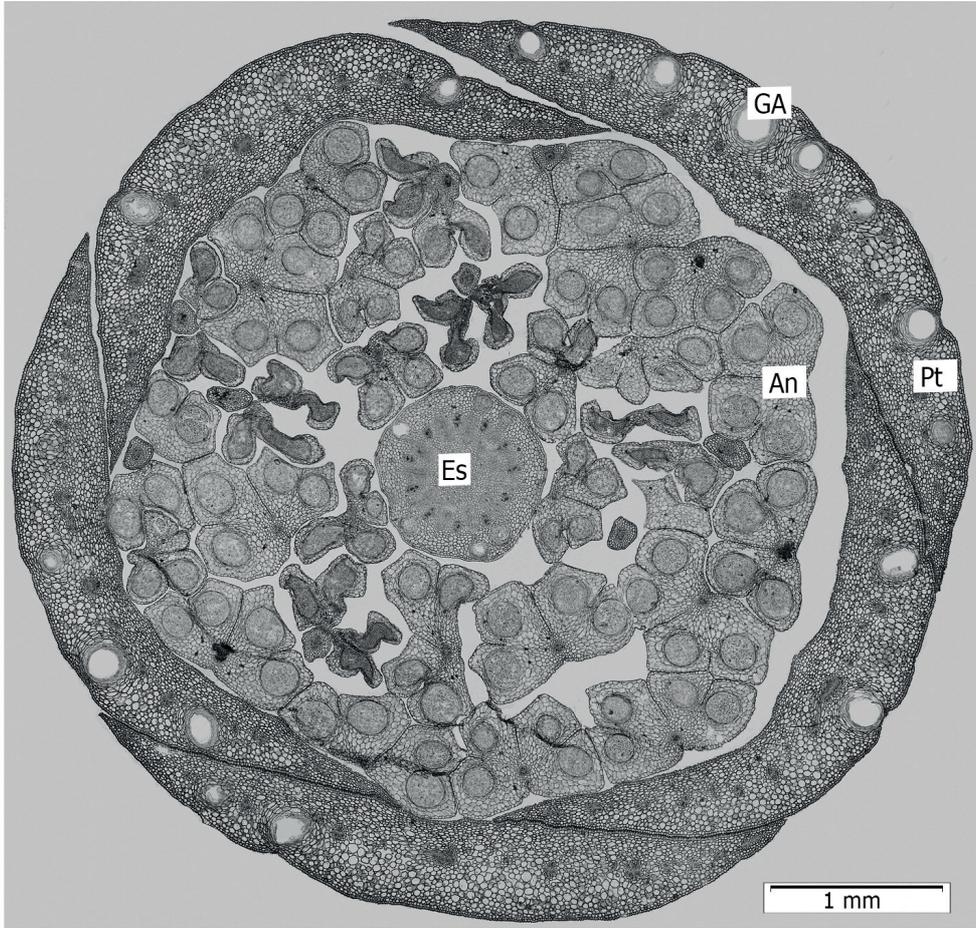


F-4

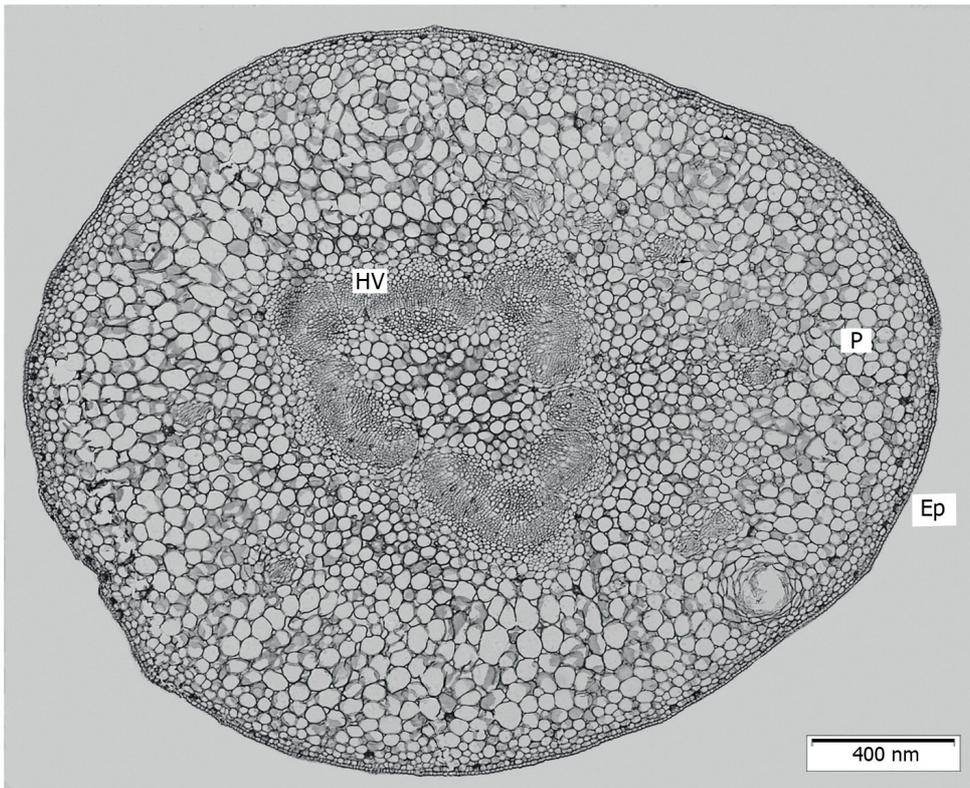


F-5



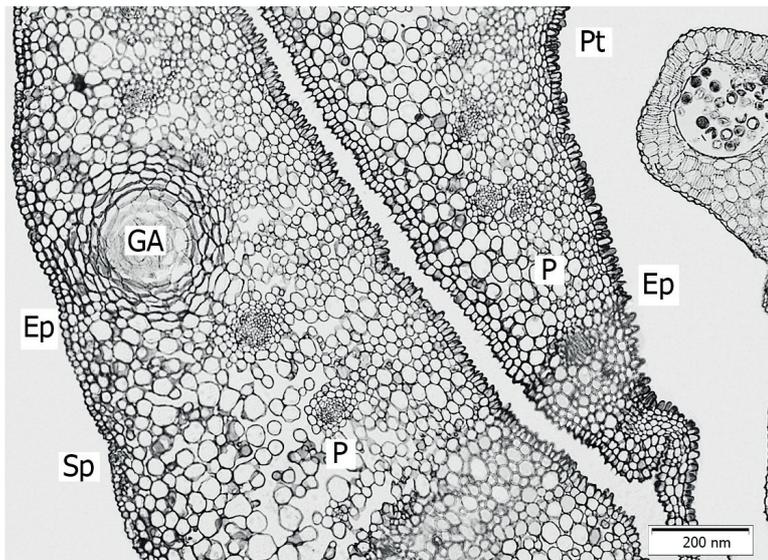


F-6

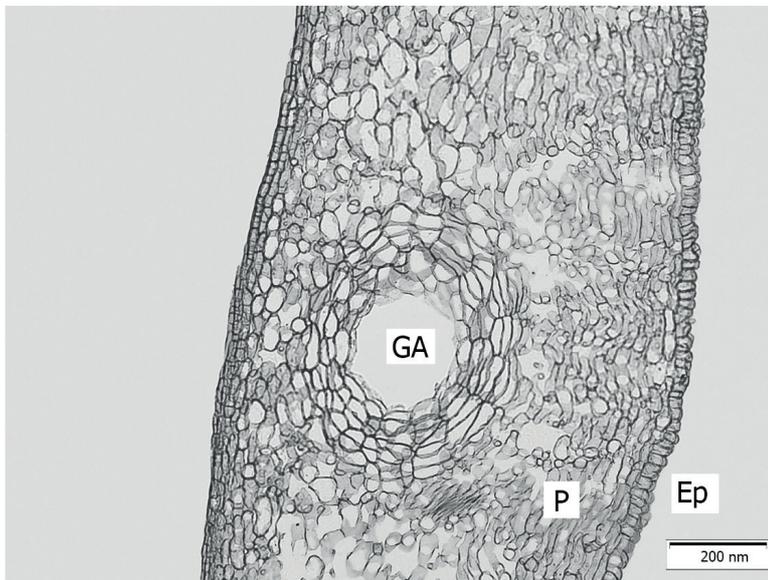


F-7

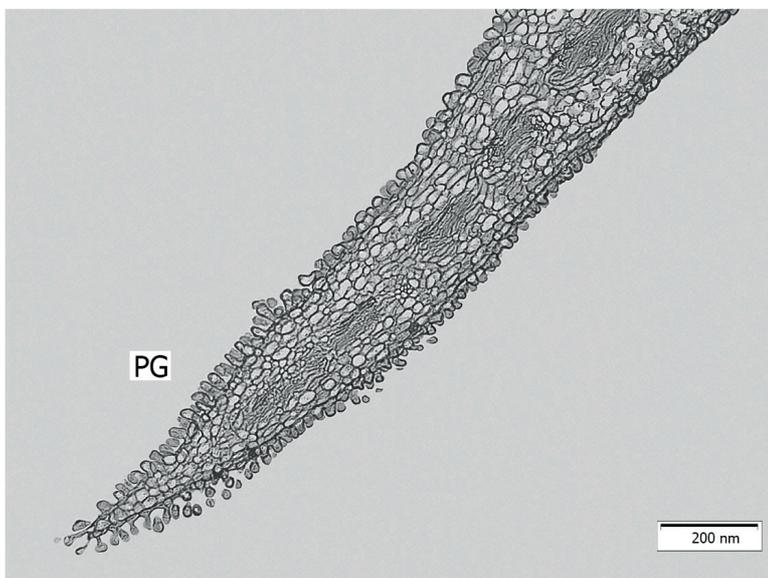




F-8



F-9



F-10



FIGURAS OVARIO

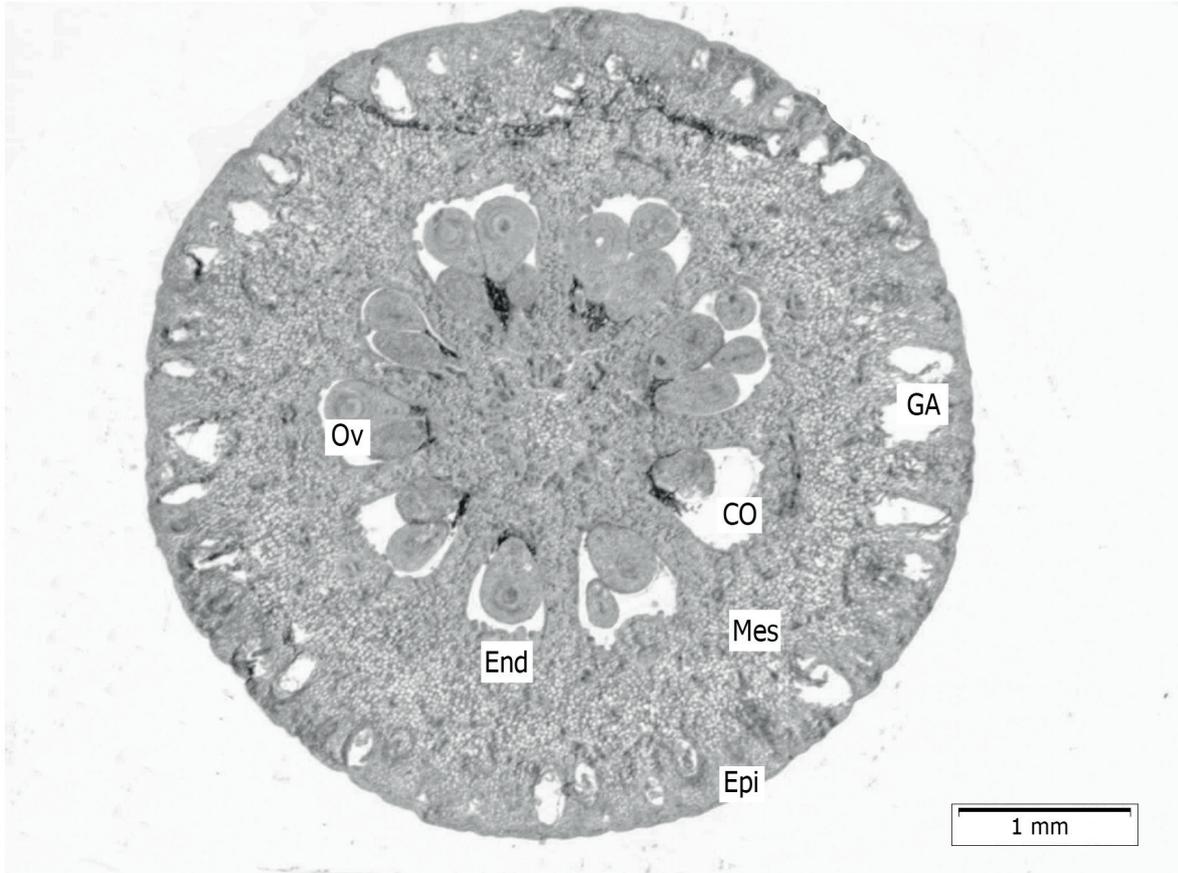
- O-1. Sección longitudinal de un carpelo: (D) disco, (O) ovario, (Ov) óvulos, (Es) estilo, (Et) estigma.
- O-2. Sección transversal del ovario: (Epi) epicarpo, (Mes) mesocarpo, (GA) glándulas de aceite, (End) endocarpo, (Ov) óvulos, (CO) cavidad del ovario.
- O-3. Sección transversal de la pared del ovario: (Epi) epicarpo, (MeE) mesocarpo externo, (MeI) mesocarpo interno, (GA) glándulas de aceite, (End) endocarpo, (Sep) septa, (CO) cavidad del ovario.
- O-4. Cavidad del ovario con un óvulo (microscopía electrónica de barrido).
- O-5, O-6 y O-7. Ultraestructura de la epidermis, mesocarpo externo y mesocarpo interno del ovario: (pc) pared celular, (c) citoplasma, (n) núcleo, (v) vacuola, (amp) amiloplastos.



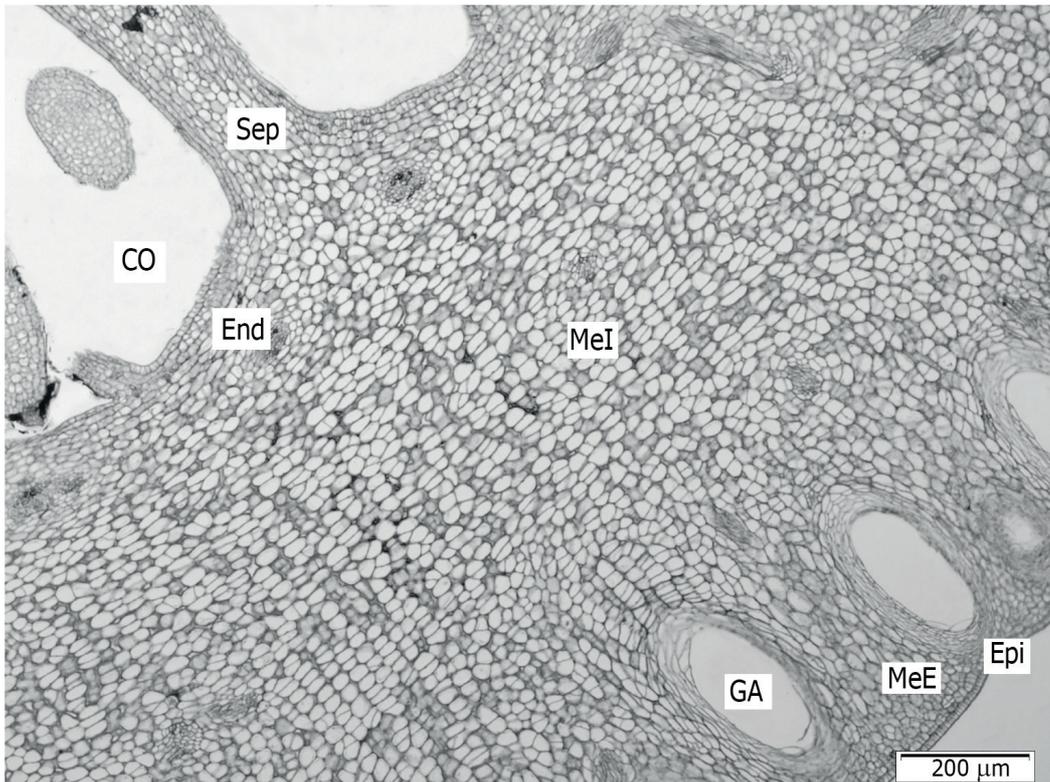


O-1



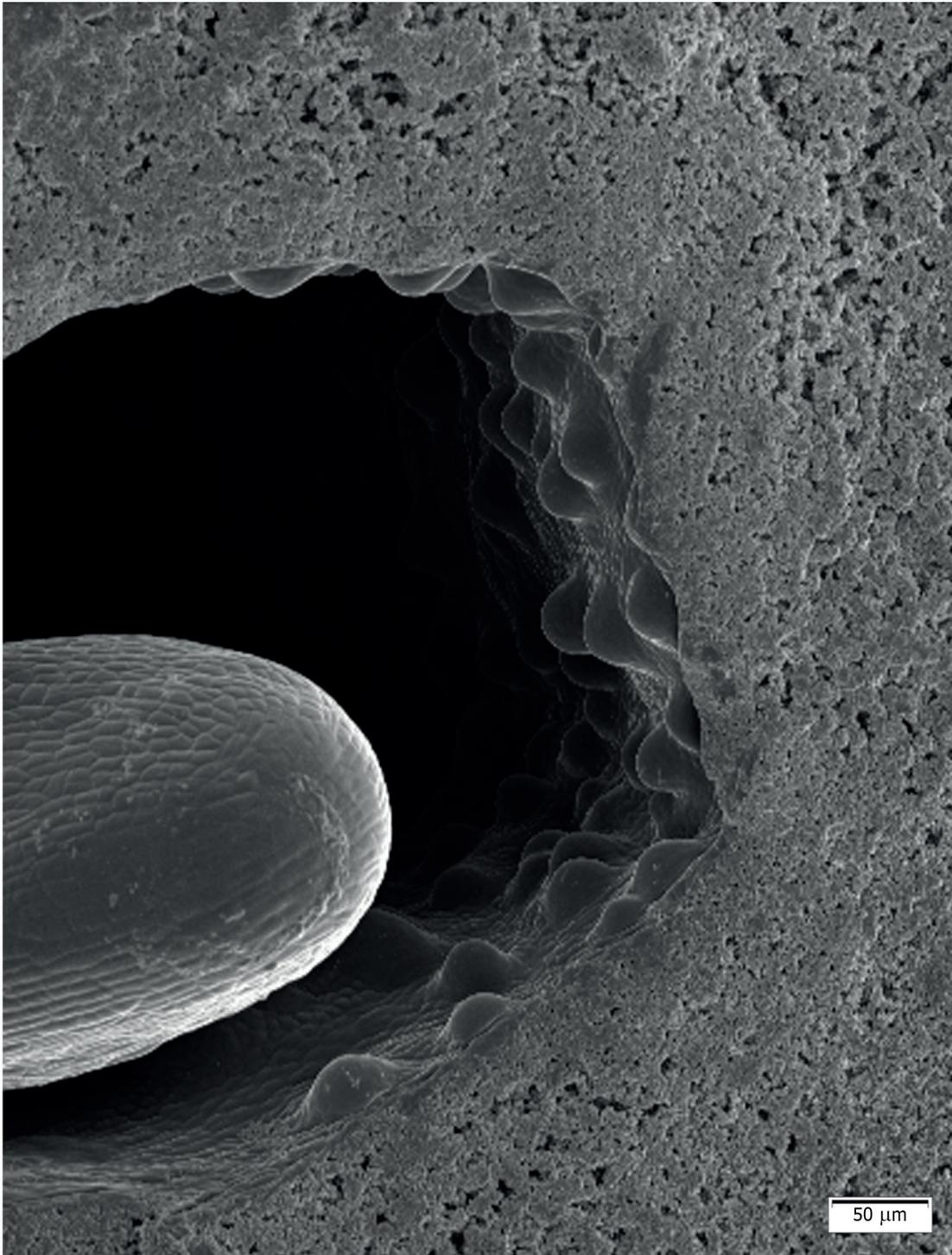


O-2



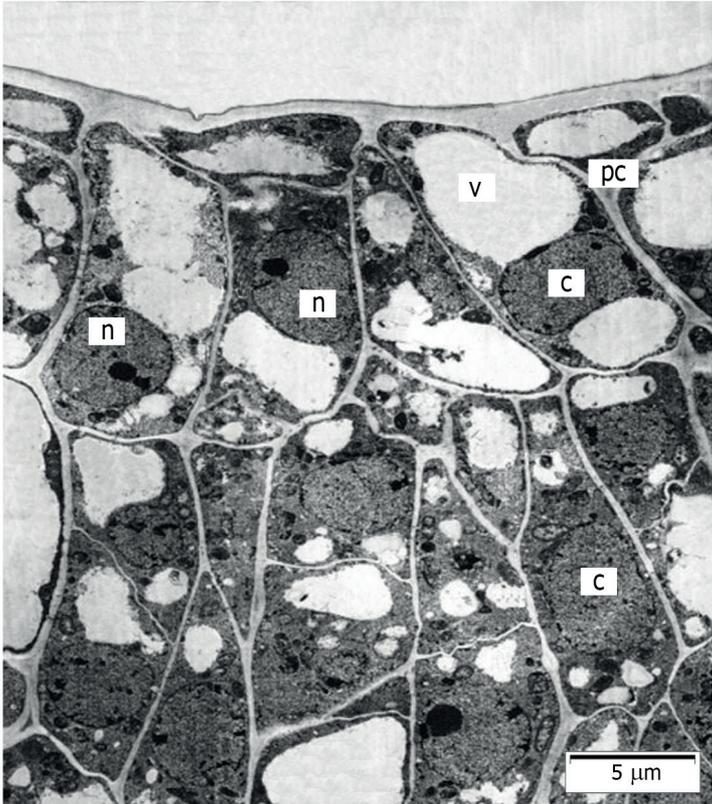
O-3



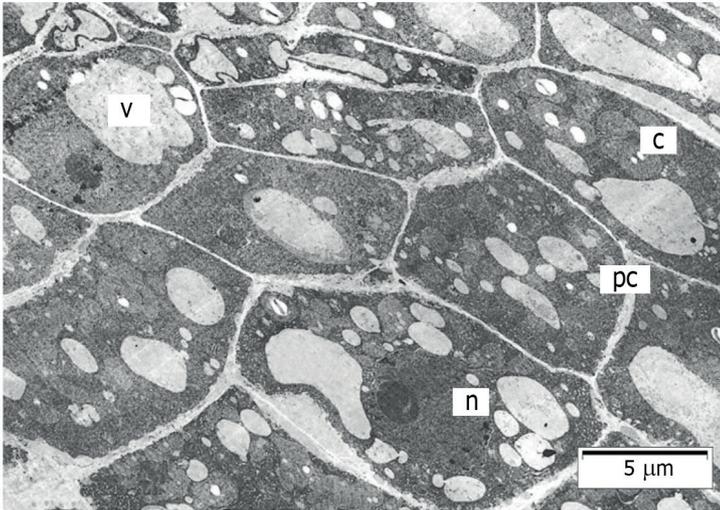


O-4

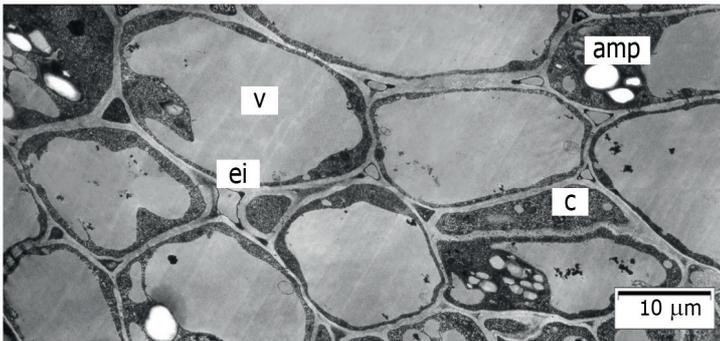




O-5



O-6



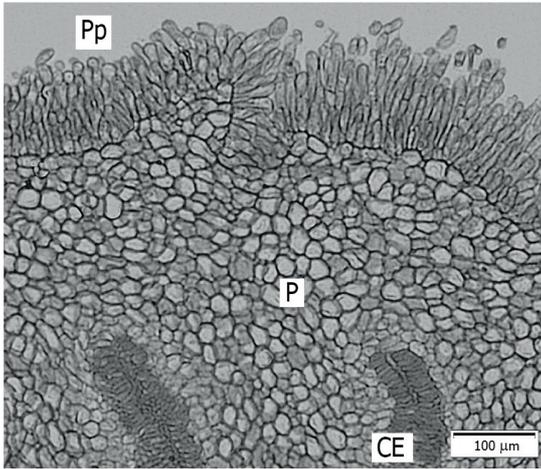
O-7



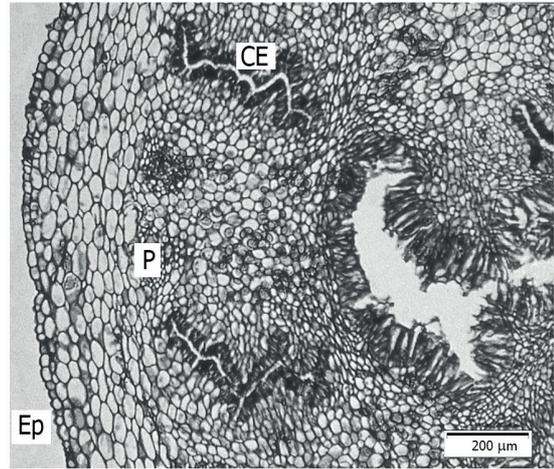
FIGURAS ESTILO/ESTIGMA

- ES-1. Corte longitudinal de la parte superior del estigma: (Pp) papilas, (CE) canal estilar, (P) parénquima.
- ES-2. Corte transversal del estilo: (Ep) epidermis, (CE) canal estilar, (P) parénquima.
- ES-3. Corte longitudinal del estilo: (CE) canal estilar, (P) parénquima.
- ES-4. Corte longitudinal del estilo: (Ep) epidermis, (HV) haz vascular, (P) parénquima, (GA) glándula de aceite.
- ES-5. Detalle de canal estilar.
- ES-6. Células que forman los canales estilares: (pc) pared celular, (amp) amiloplastos, (c) citoplasma (microscopía electrónica de transmisión).
- ES-7. Epidermis del estilo: (pc) pared celular, (v) vacuola (c) citoplasma (microscopía electrónica de transmisión).

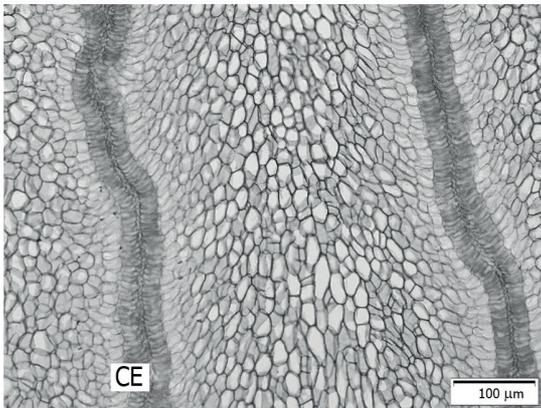




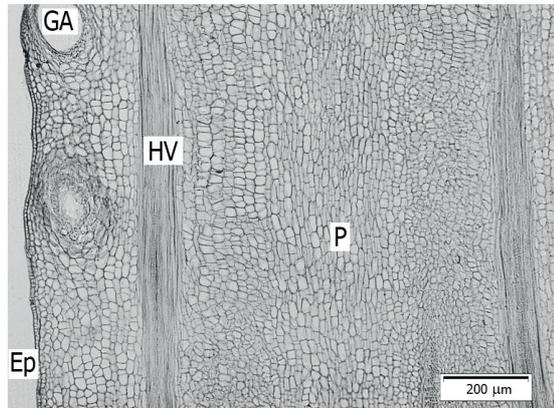
Es-1



Es-2



Es-3

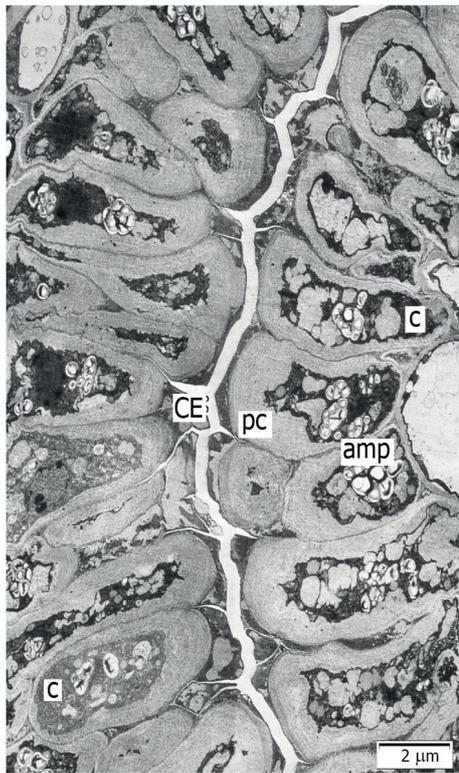


Es-4

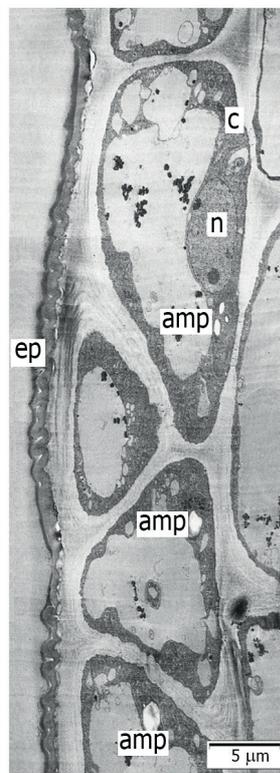




Es-5



Es-6



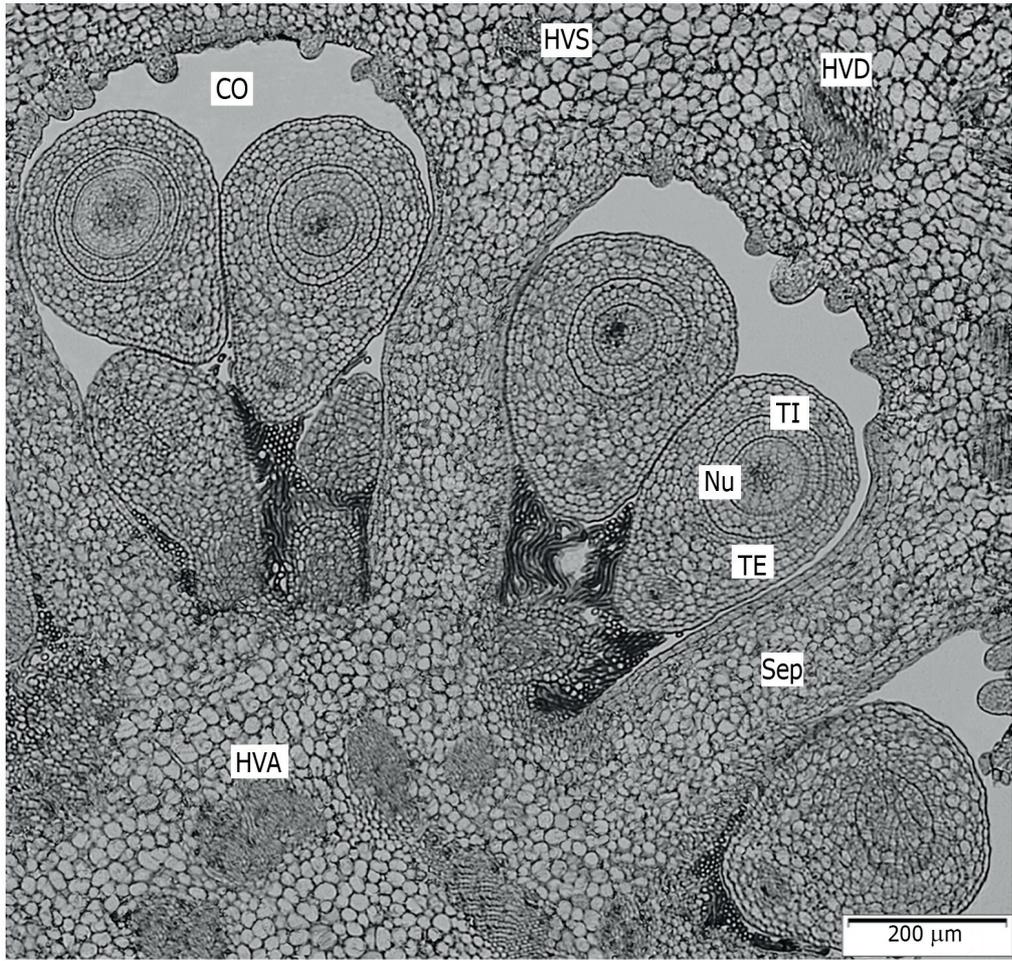
Es-7



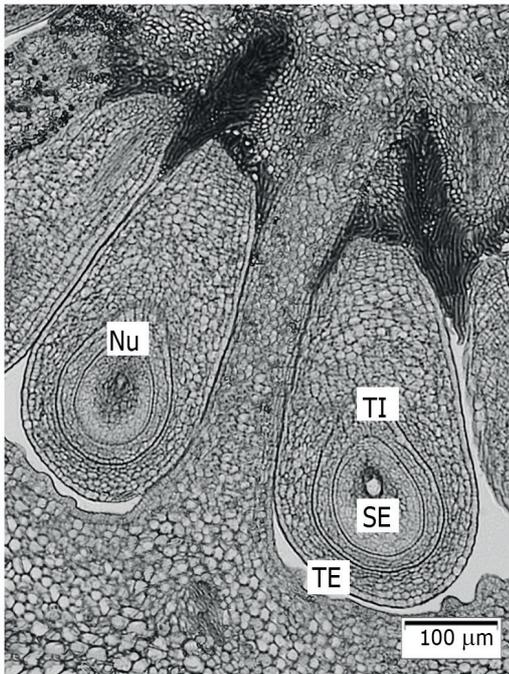
FIGURAS ÓVULO

- Ov-1. Sección transversal de óvulos en el momento de la anthesis de la flor: (TE) tegumento externo, (TI) tegumento interno, (Nu) nucela, (HVD) haces vasculares dorsales, (HVS) haces vasculares septales, (HVA) haces vasculares axiales, (Sep) septa, (CO) cavidad del ovario.
- Ov-2. Sección transversal de óvulos después de la fecundación: (TE) tegumento externo, (TI) tegumento interno, (Nu) nucela, (SE) saco embrionario.
- Ov-3. Sección transversal de un óvulo degenerado.
- Ov-4. Sección longitudinal de las cubiertas de un óvulo: (TE) tegumento externo, (TI) tegumento interno, (Nu) nucela, (v) vacuola, (amp) amiloplasto, (pc) pared celular (microscopía electrónica de transmisión).
- Ov-5. Sección tangencial del tegumento externo del óvulo: (pc) pared celular, (v) vacuola, (amp) amiloplastos (microscopía electrónica de transmisión).
- Ov-6. Sección transversal del tegumento externo del óvulo: (pc) pared celular, (v) vacuola, (amp) amiloplastos (microscopía electrónica de transmisión).
- Ov-7. Óvulo (microscopía electrónica de barrido).

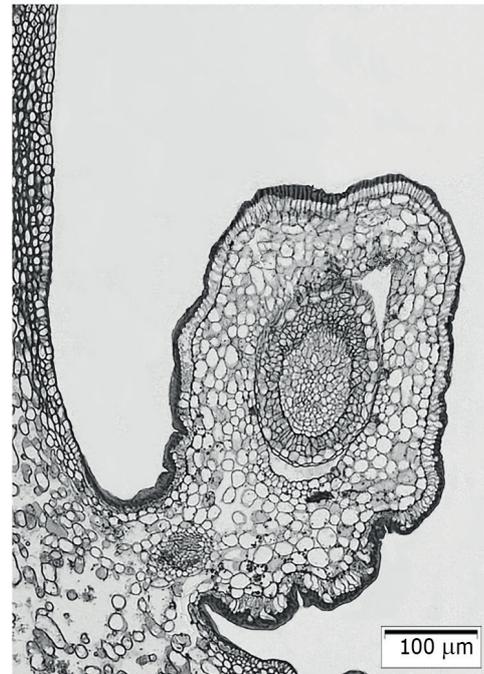




Ov-1

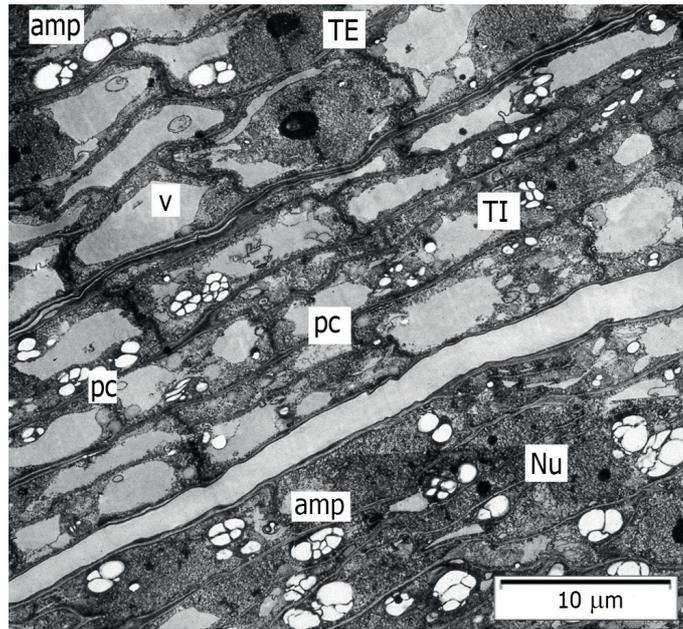


Ov-2

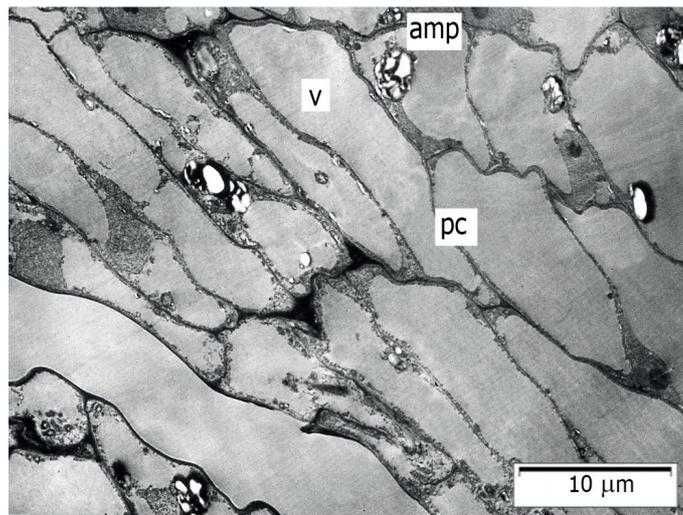


Ov-3

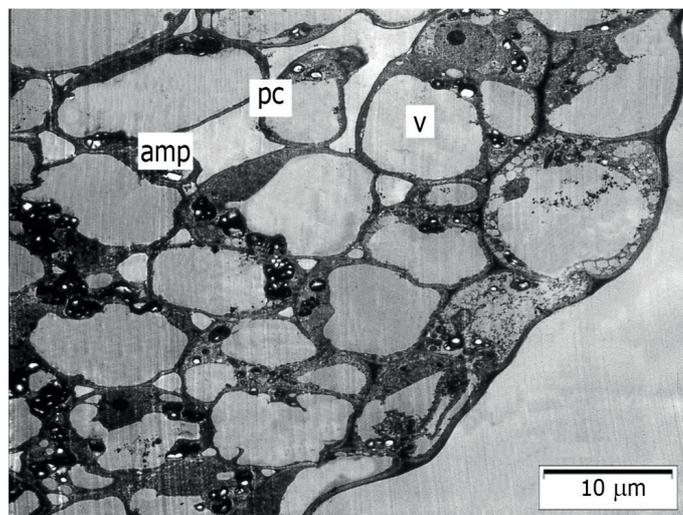




Ov-4

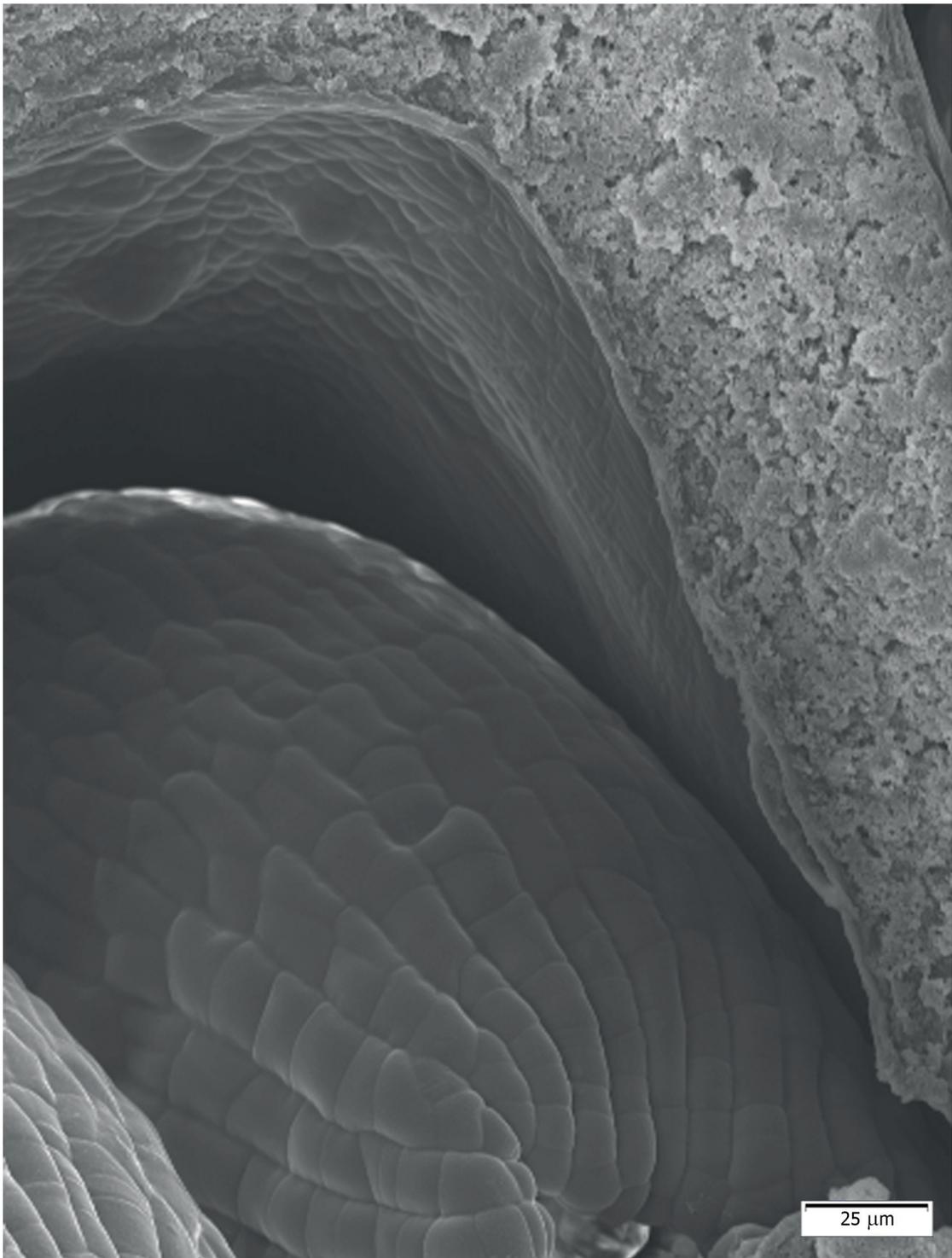


Ov-5



Ov-6





Ov-7



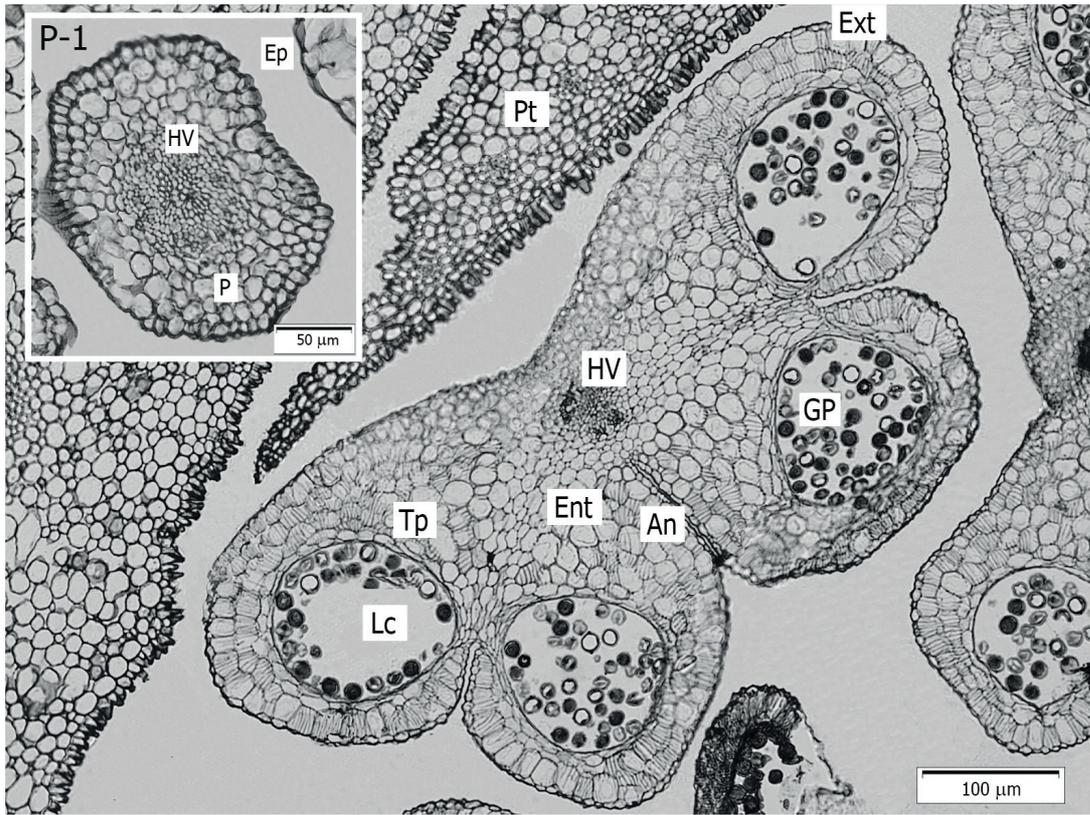
FIGURAS POLEN

- P-1. Sección transversal de un filamento: (HV) haz vascular, (P) parénquima, (Ep) epidermis.
- P-2. Sección transversal de una antera: (Pt) pétalo, (An) antera, (Lc) lóculo, (GP) grano de polen, (Ext) exotecio, (Tp) tapetum, (Ent) endotecio, (HV) haz vascular.
- P-3. Granos de polen en el interior de una antera abierta (microscopía electrónica de barrido).
- P-4. Tétradas.
- P-5 y P-6. Microesporas en estado uninucleado: (n) núcleo, (nl) nucleolo, (int) intina, (exn) exina (microscopía óptica y electrónica respectivamente).
- P-7 y P-8. Primera división en el grano de polen: (nv) núcleo vegetativo, (ng) núcleo generativo (microscopía óptica y electrónica respectivamente).
- P-9 y P-10. Granos de polen maduros (microscopía óptica y electrónica de barrido respectivamente).
- P-11 y P-12. Granos de polen adheridos al fluido estigmático (microscopía electrónica de barrido).
- P-13. Tubo polínico emergiendo del grano de polen: (TP) tubo polínico, (GP) grano de polen (microscopía electrónica de barrido).
- P-14. Grano de polen germinado en un medio de

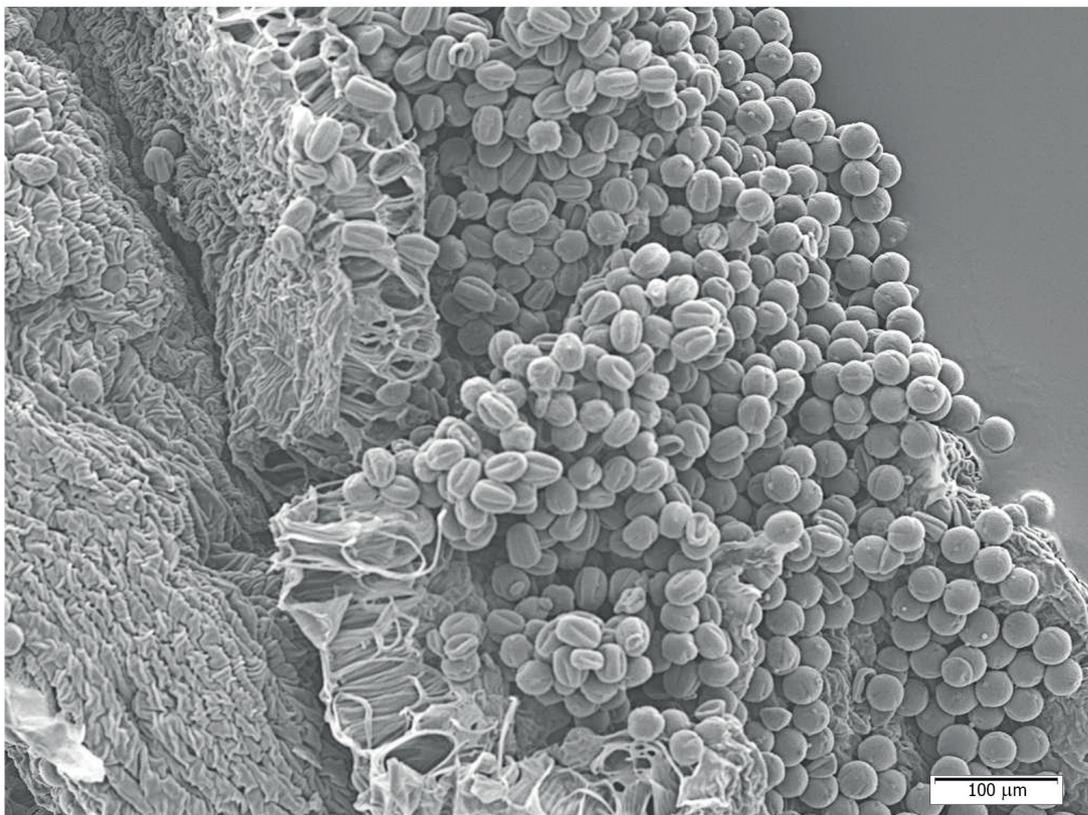


- cultivo: (TP) tubo polínico, (GP) grano de polen (microscopía electrónica de barrido).
- P-15. Detalle de las papilas del estigma donde se deposita el polen.
- P-16. Granos de polen germinando sobre la superficie del estigma (microscopía de fluorescencia).
- P-17. Tubo polínico atravesando las papilas.
- P-18. Tubos polínicos penetrando en el estigma.
- P-19. Tubos polínicos desplazándose por el estilo.
- P-20. Tubo polínico penetrando en el óvulo a través del micrópilo.





P-2

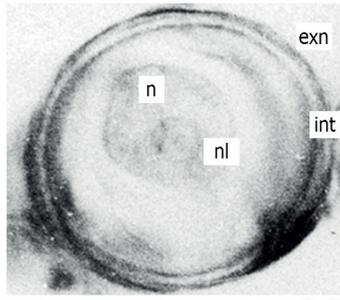


P-3

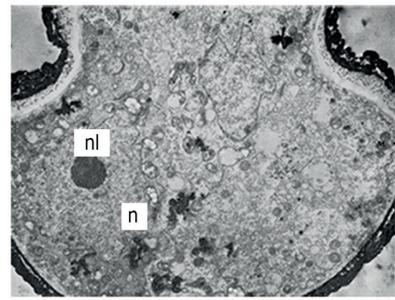




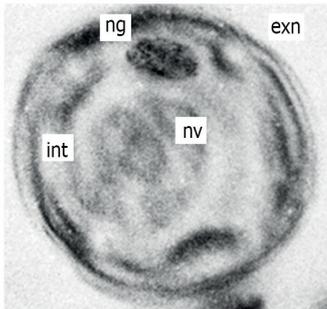
P-4



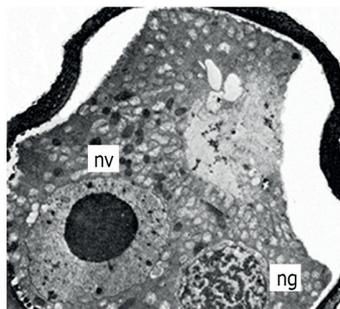
P-5



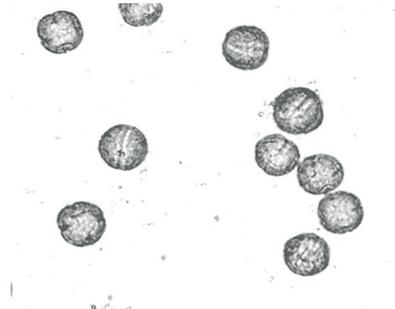
P-6



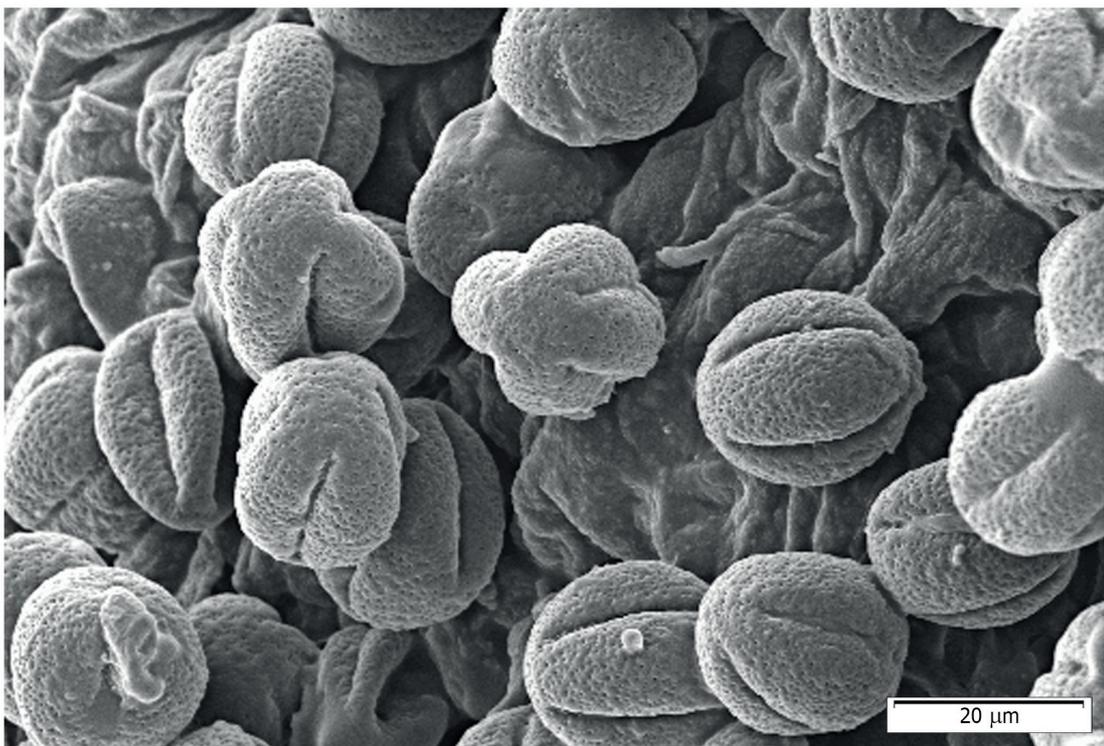
P-7



P-8

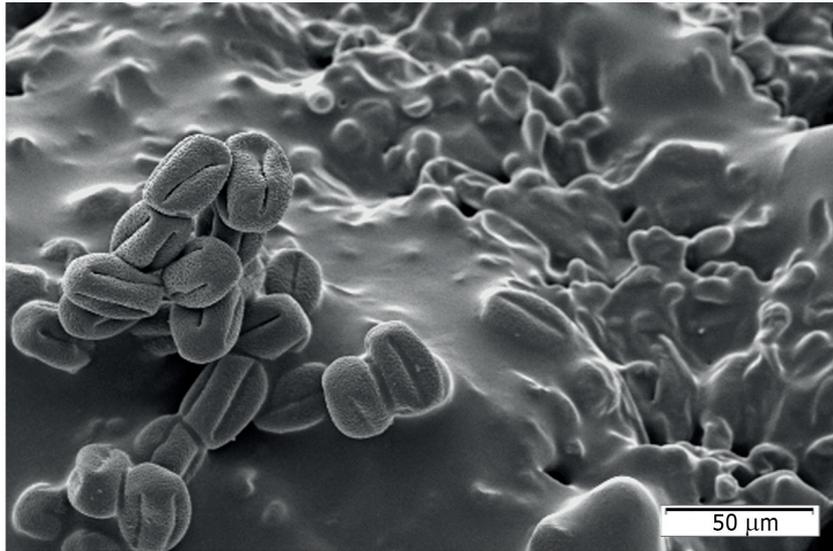


P-9

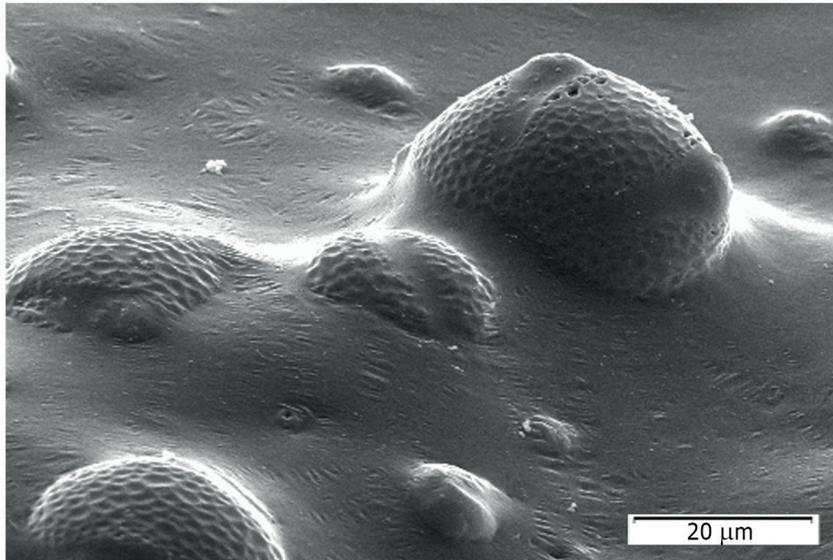


P-10

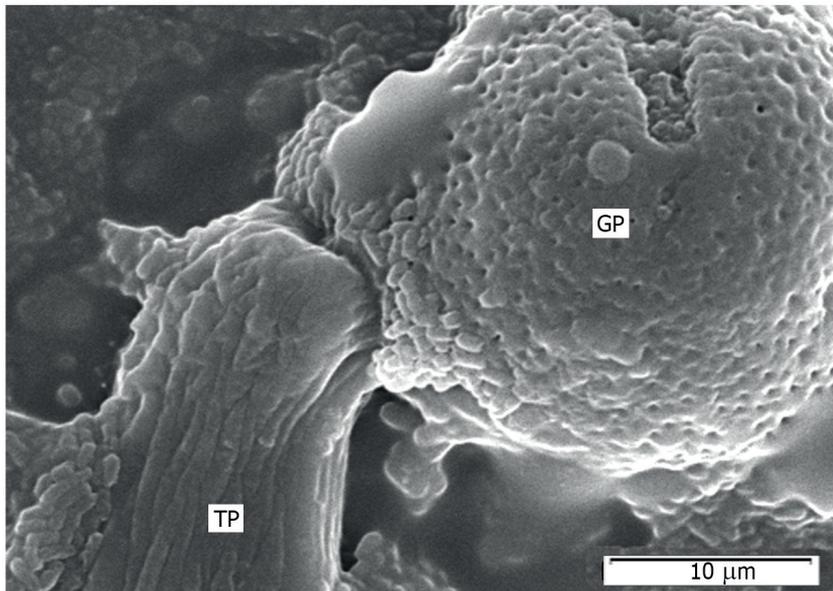




P-11

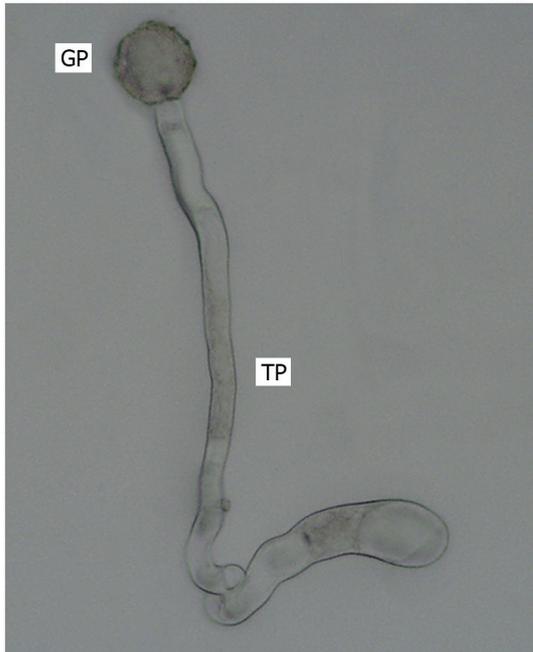


P-12

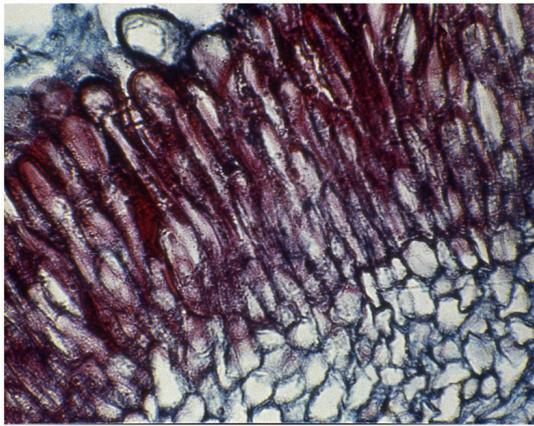


P-13

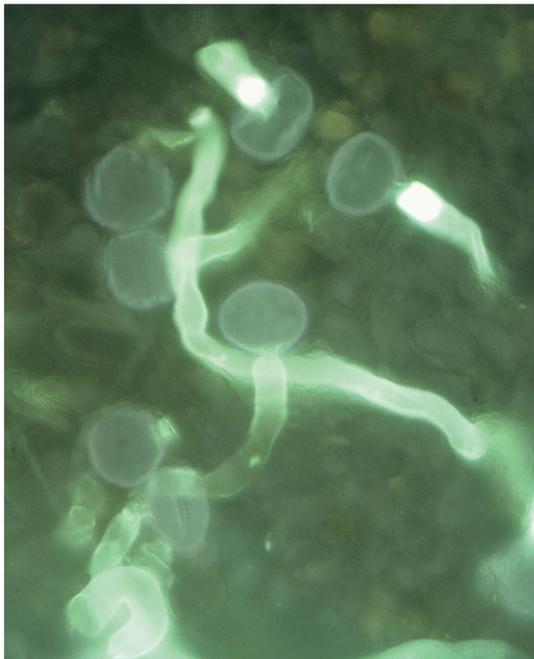




P-14



P-15

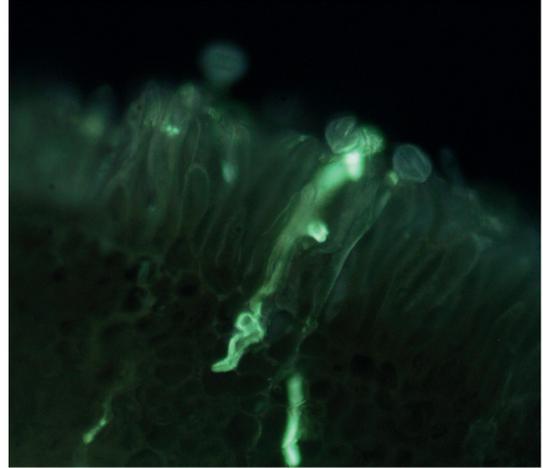


P-16

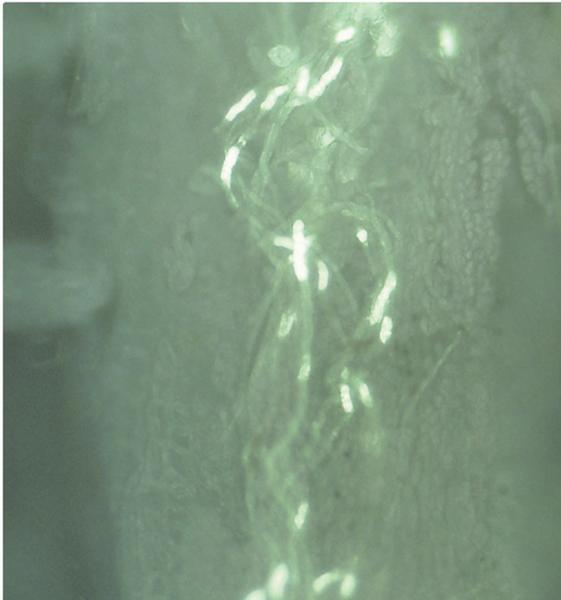




P-17



P-18



P-19



P-20



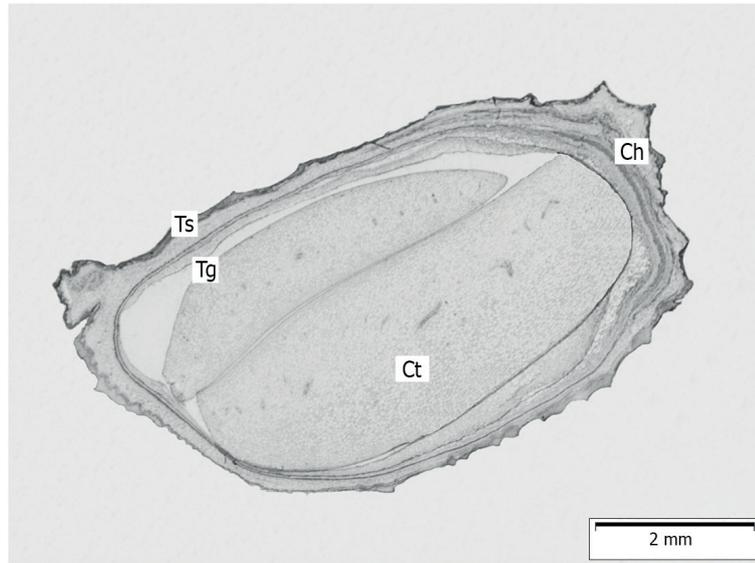
FIGURAS SEMILLA

- S-1. Sección longitudinal de una semilla en avanzado estado de desarrollo: (Ts) testa, (Tg) tegmen, (Ch) chalaza, (Ct) cotiledones.
- S-2. Sección de la zona micropilar de una semilla inmadura: (TE) tegumento externo, (TI) tegumento interno, (Nu) nucela, (Enp) endospermo.
- S-3. Sección de la zona chalazal de una semilla inmadura: (Ch) chalaza, (Nu) nucela, (Enp) endospermo.
- S-4. Sección de la parte externa de una semilla inmadura: (Mu) mucílago, (Ts) testa, (Tg) tegmen, (Nu) nucela, (Ct) cotiledones.
- S-5. Sección de las cubiertas de una semilla madura: (Mu) mucílago, (Ts) testa, (Tg) tegmen, (Ct) cotiledones.
- S-6 y S-7. Estados iniciales de desarrollo del embrión zigótico (EZ): (Nu) nucela, (Enp) endospermo.
- S-8, S-9, S-10 y S-11. Embriones nucelares (ENu) en diferentes estados de desarrollo: (Nu) nucela, (Enp) endospermo.
- S-12 y S-13. Secciones longitudinales de semillas inmaduras con embriones nucelares en diferentes estados de desarrollo. (ENu) embrión nucelar, (TE) tegumento externo, (TI) tegumento interno, (Nu) nucela, (Enp) endospermo.
- S-14. Embrión en estado avanzado de desarrollo: (Cu) cubiertas, (Ct) cotiledones.

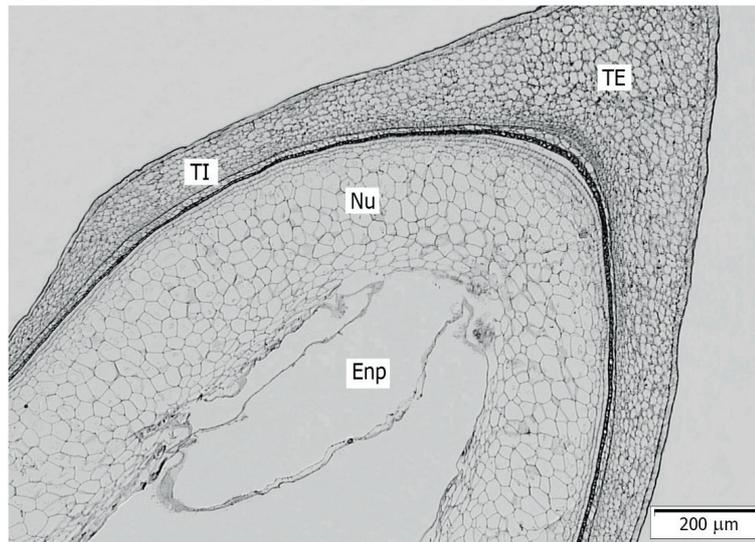


- S-15. Célula de un cotiledón maduro antes de iniciarse la germinación de la semilla: (pc) pared celular, (ei) espacio intercelular, (cp) cuerpos proteicos, (l) vesículas de lípidos (microscopía electrónica de transmisión).
- S-16 y S-17. Células de cotiledones después de una y tres semanas, respectivamente, de iniciado el proceso de germinación: (pc) pared celular, (ei) espacio intercelular, (cp) cuerpos proteicos, (l) vesículas de lípidos, (amp) amiloplastos (microscopía electrónica de transmisión).
- S-18. Detalle de los cuerpos proteicos (cp) y de las vesículas de lípidos (l) de los cotiledones antes de la germinación (microscopía electrónica de transmisión).
- S-19. Glioxisoma (g) próximo a las vesículas de lípidos (l) al comienzo de la germinación (microscopía electrónica de transmisión).
- S-20. Amiloplasto (amp) formado en las células de los cotiledones durante el proceso de germinación (microscopía electrónica de transmisión).

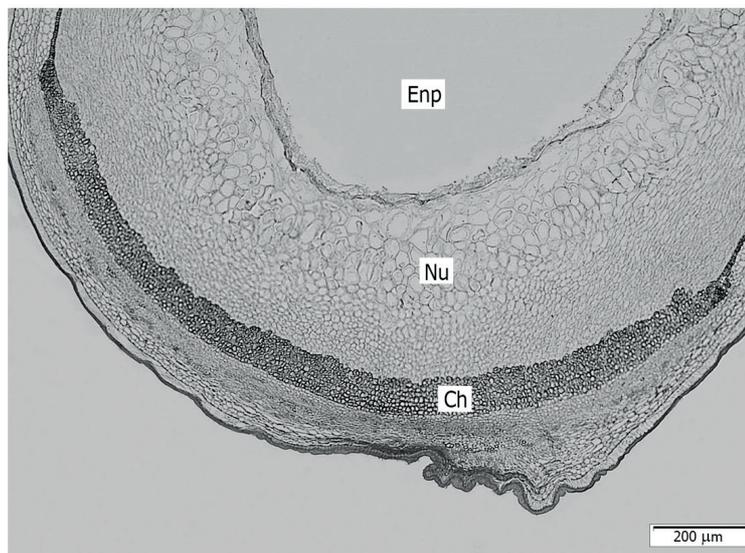




S-1

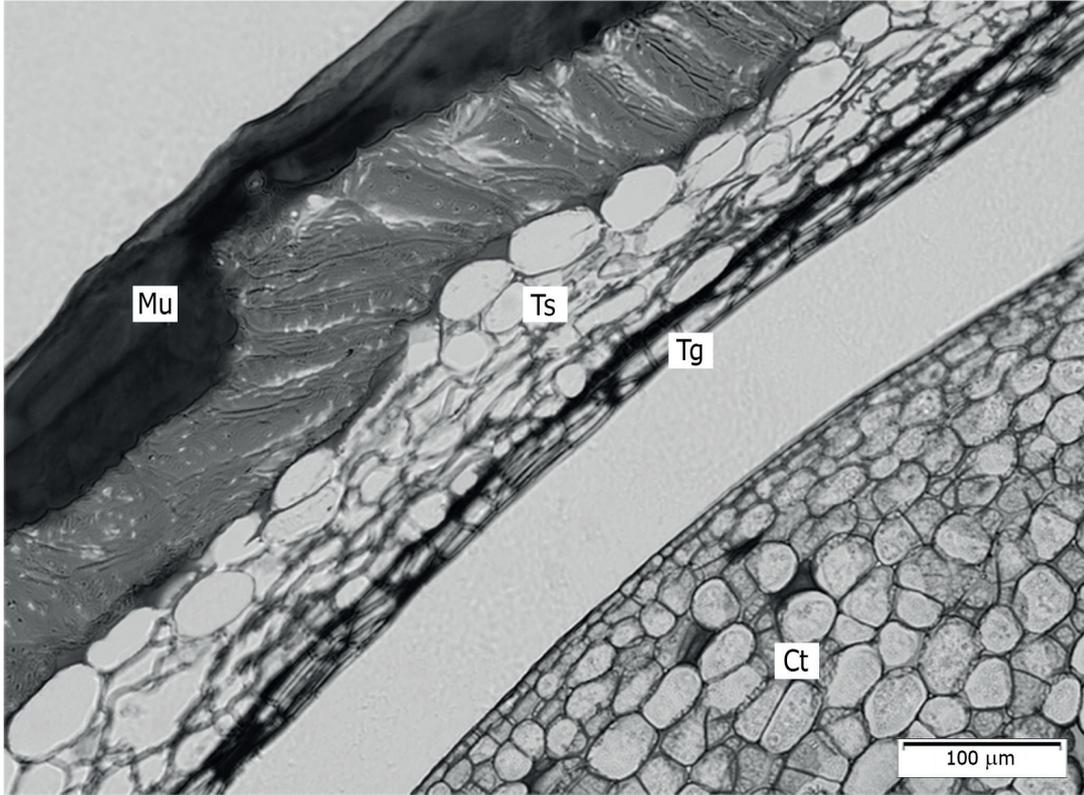


S-2

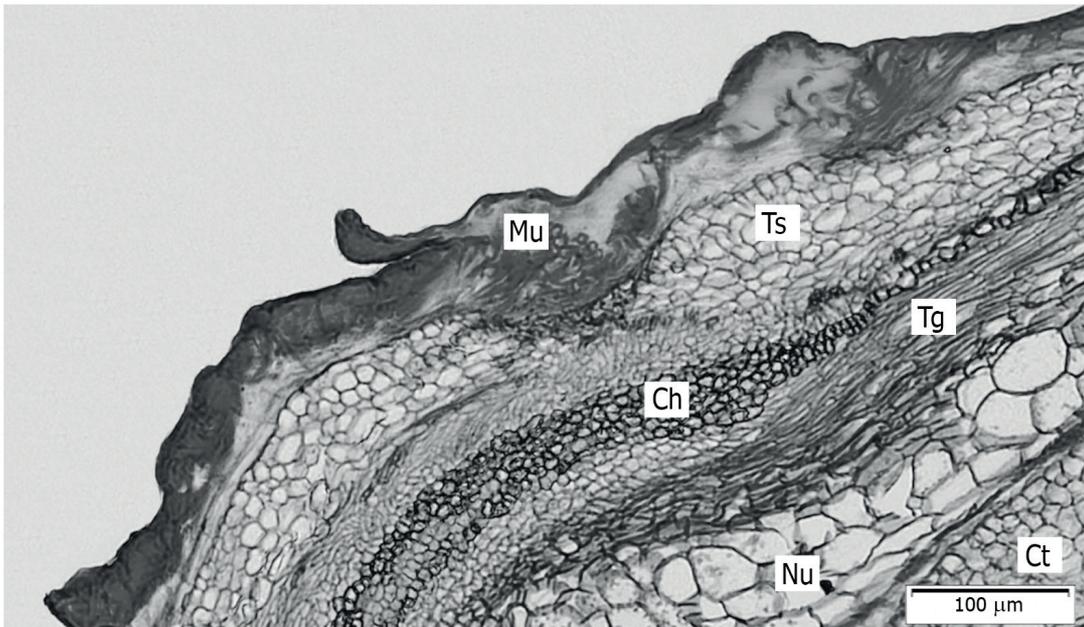


S-3



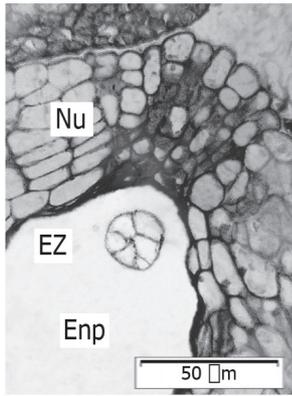


S-4

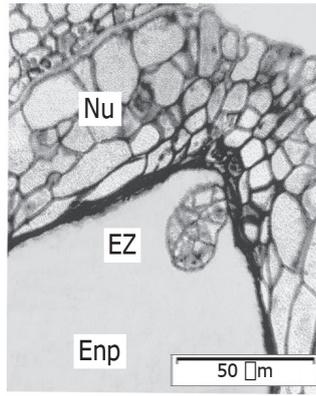


S-5

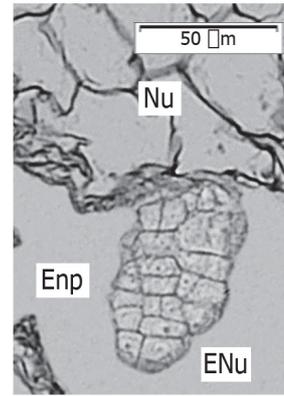




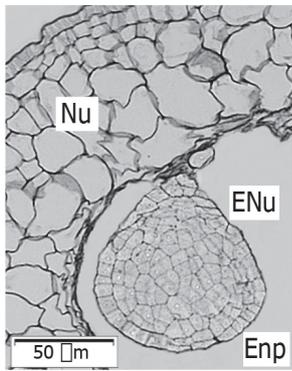
S-6



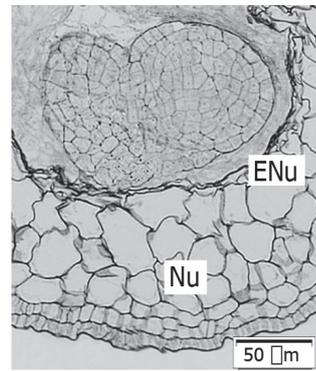
S-7



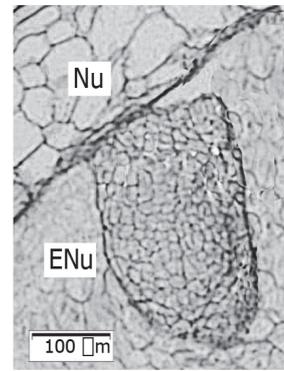
S-8



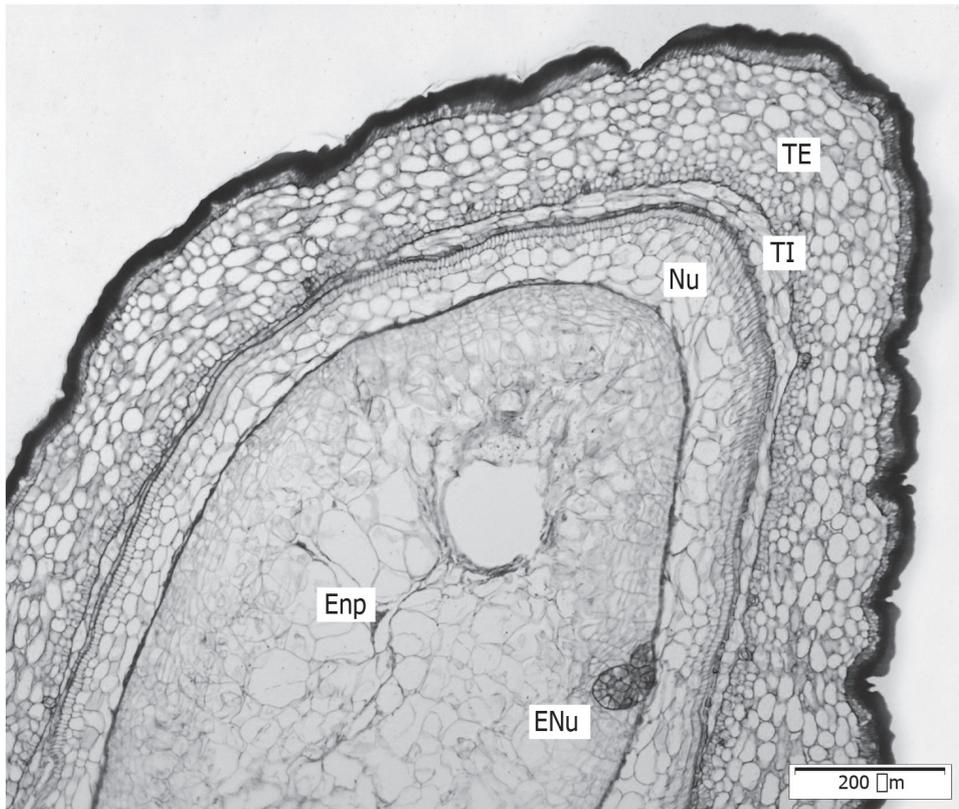
S-9



S-10

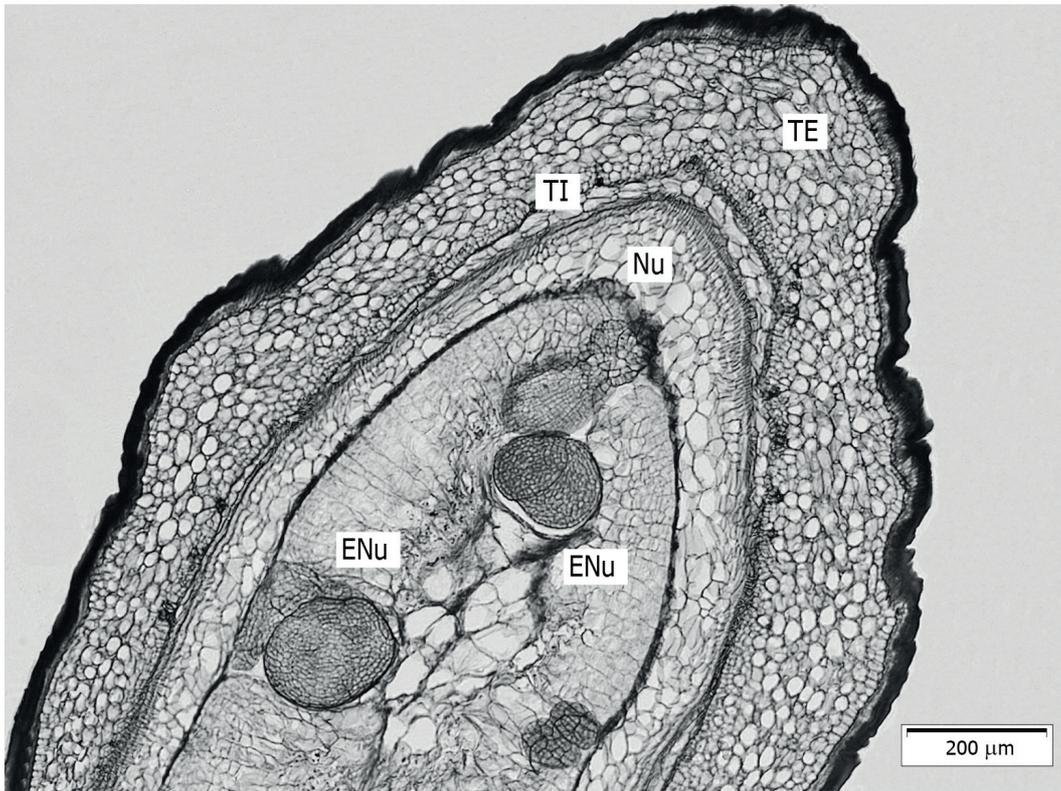


S-11

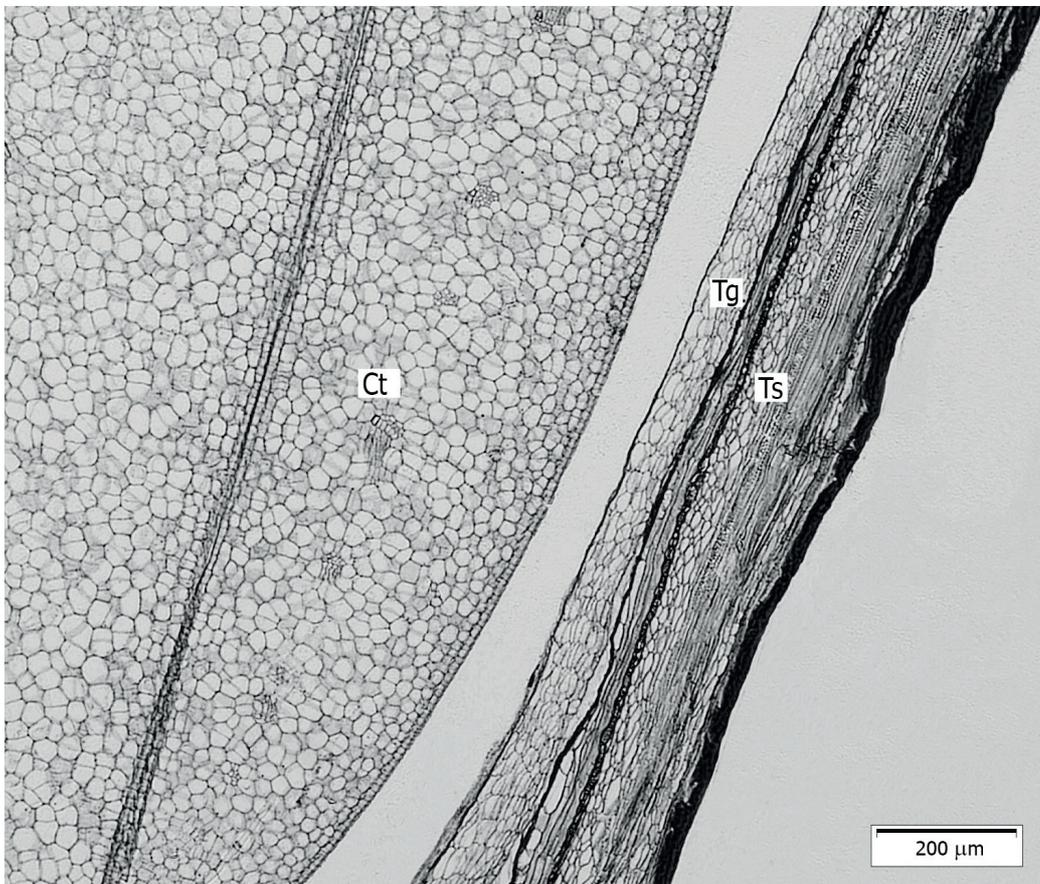


S-12



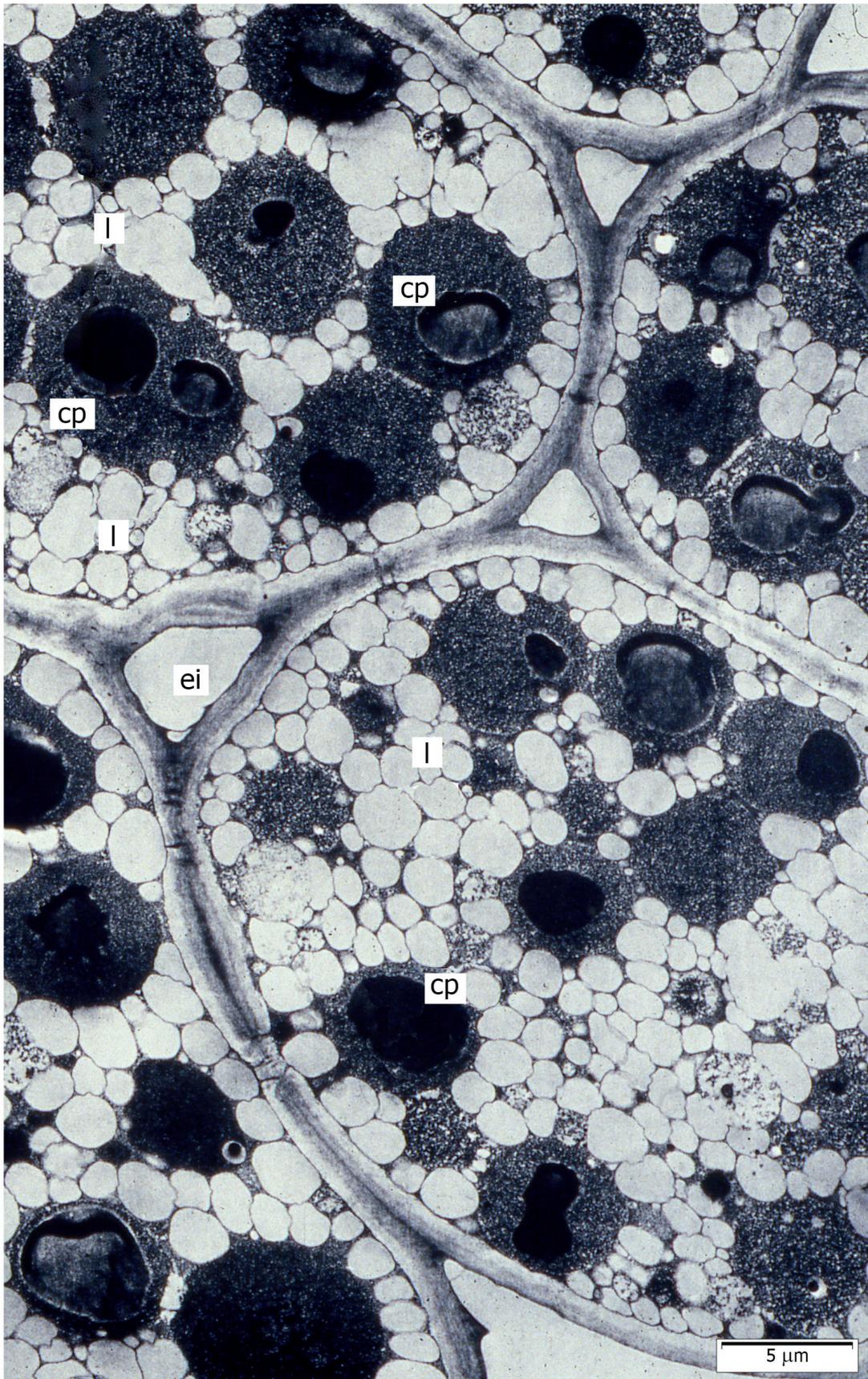


S-13



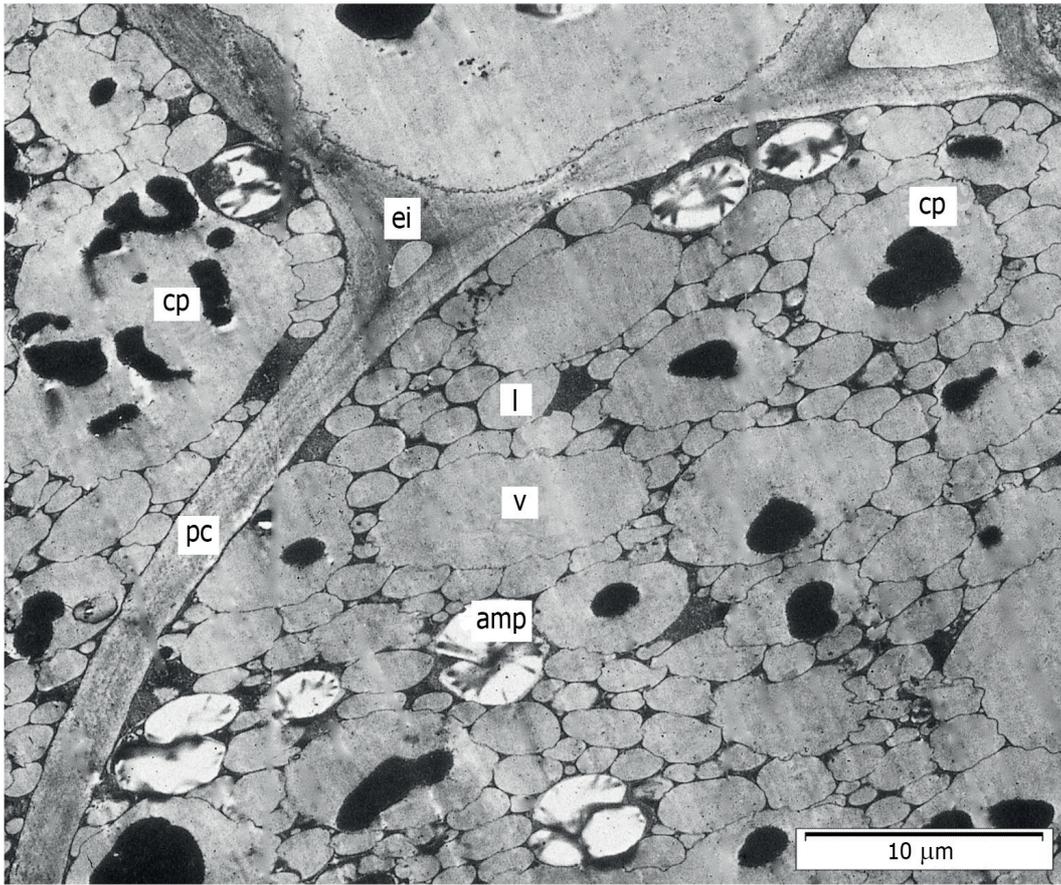
S-14



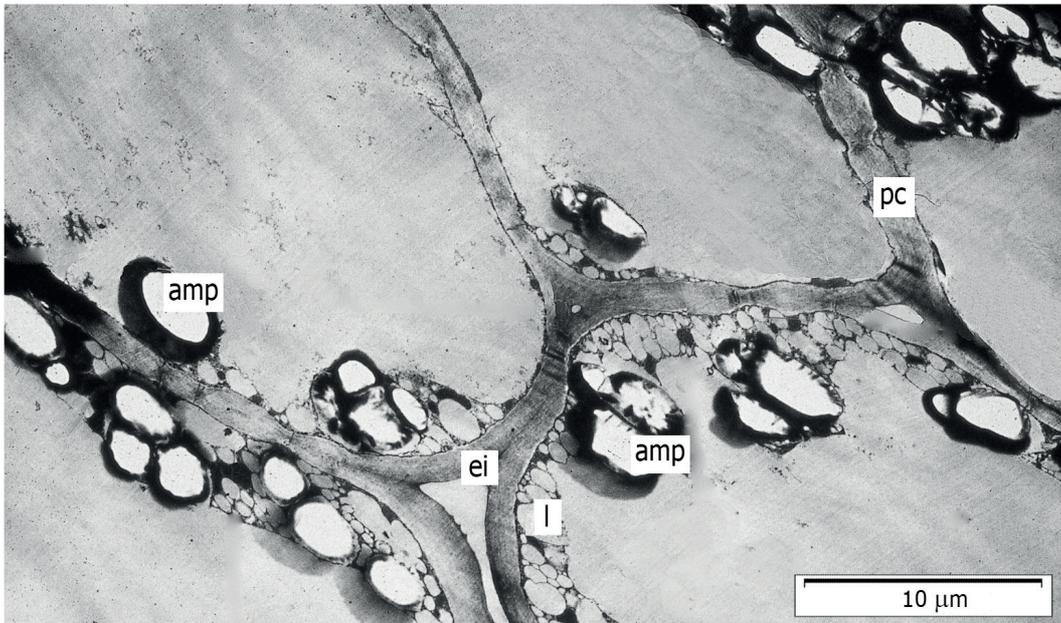


S-15



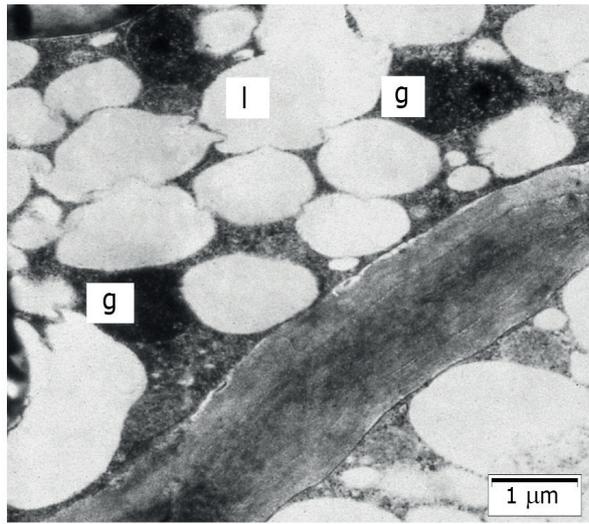


S-16

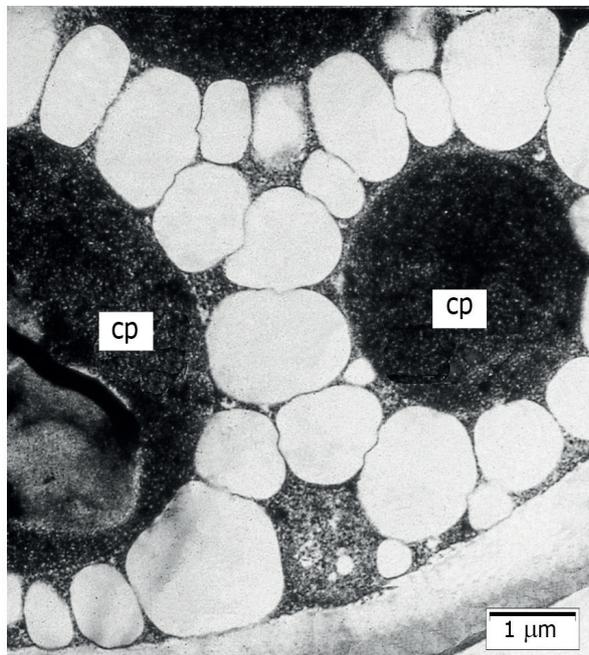


S-17

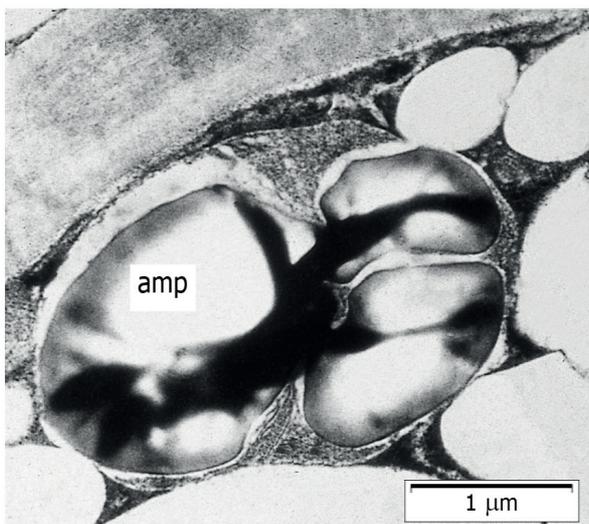




S-18



S-19



S-20



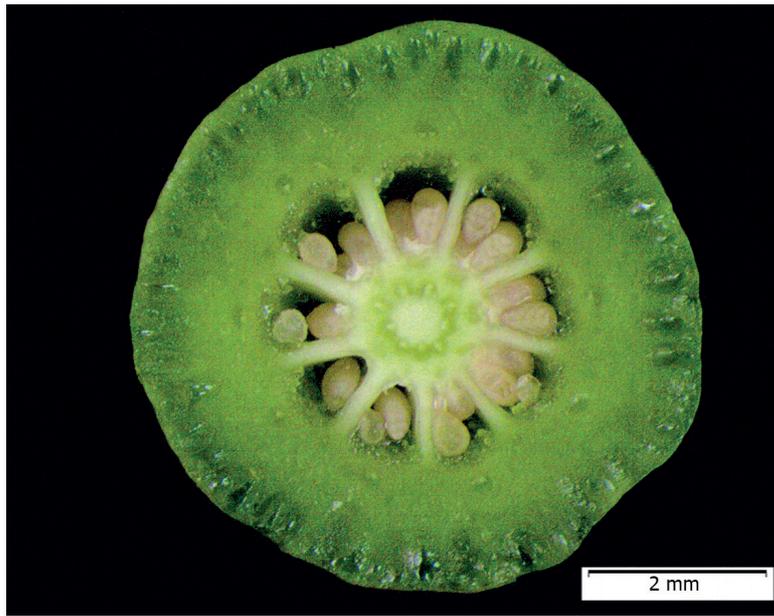
FIGURAS FRUTO

- Fr-1. Ovario al inicio de la Fase I (a) y frutitos en la mitad y al final de la misma (b).
- Fr-2, Fr-3, Fr-4 y Fr-5. Secciones transversales de la pared del pericarpo del fruto en diferentes estados de desarrollo de este, que corresponden respectivamente a la caída de pétalos, final del periodo de caída de Junio, inicio de la maduración y maduración avanzada. (Epi) epicarpo, (Mes) mesocarpo, (End) endocarpo, (GA) glándula de aceite.
- Fr-6, Fr-7 y Fr-8. Células del epicarpo, mesocarpo externo y mesocarpo interno de frutos en desarrollo, respectivamente (pc) pared celular, (c) citoplasma, (n) núcleo, (v) vacuola, (amp) amiloplastos (microscopía electrónica de transmisión).
- Fr-9. Células del mesocarpo de un fruto maduro. (ei) espacio intercelular, (pc) pared celular, (v) vacuola (microscopía electrónica de transmisión).
- Fr-10. Emergencia carpelar.
- Fr-11. Primordio de una vesícula de zumo.
- Fr-12 y Fr-13. Secciones en sentido longitudinal y transversal de las vesículas de zumo.
- Fr-14, Fr-15 y Fr-16. Diferentes estados de desarrollo de los primordios de las vesículas de zumo, en la parte interna de la pared que limita la cavidad del ovario (microscopía electrónica de barrido).



- Fr-17. Vesículas de zumo en el interior de un gajo.
- Fr-18. Partes de un fruto maduro.
- Fr-19. Superficie externa de un fruto: (cr) ceras epicuticulares, (Est) estomas.
- Fr-20. Detalle de las células de la epidermis e hipodermis de un fruto maduro.
- Fr-21 y F-22. Secciones transversales del pedúnculo del fruto en dos estados de desarrollo del mismo: (Per) peridermis, (Cx) córtex, (MD) meristemo de dilatación, (FNF) floema no funcional, (Fb) fibras esclerenquimáticas, (FS) floema secundario, (Cb) cámbium, (XS) xilema secundario.



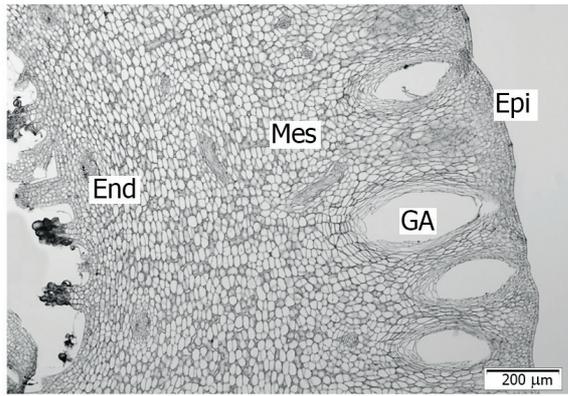


F-1a

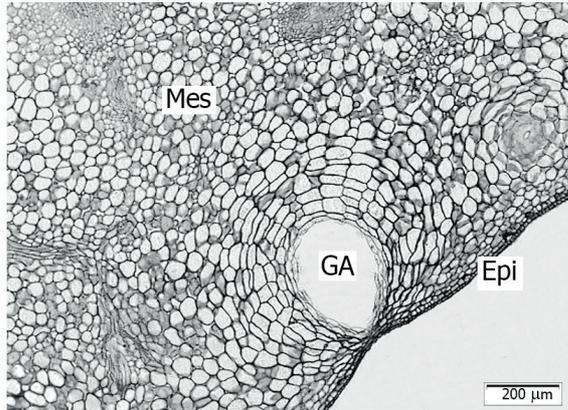


F-1b

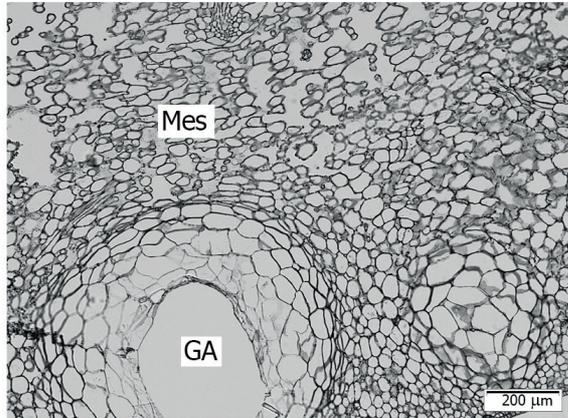




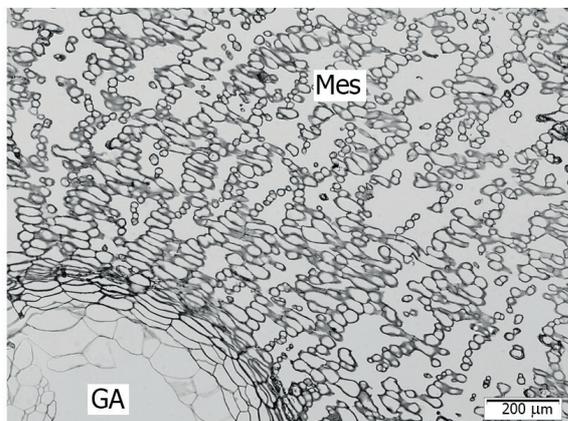
Fr-2



Fr-3

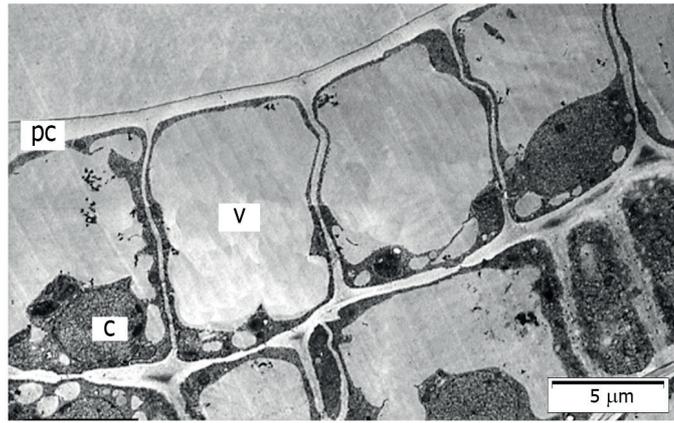


Fr-4

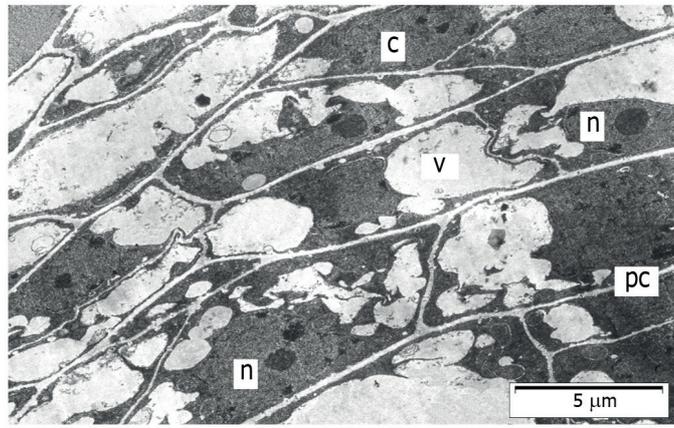


Fr-5

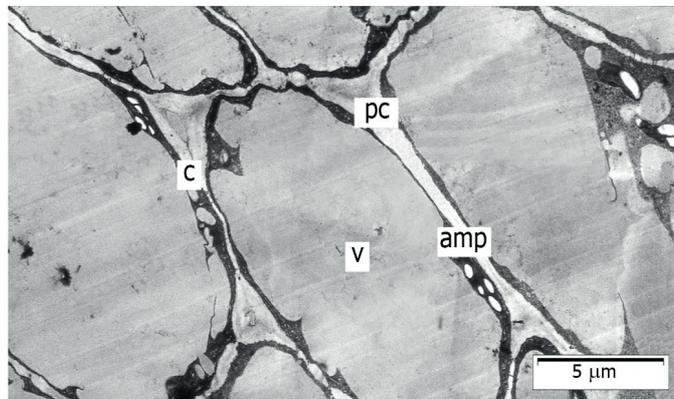




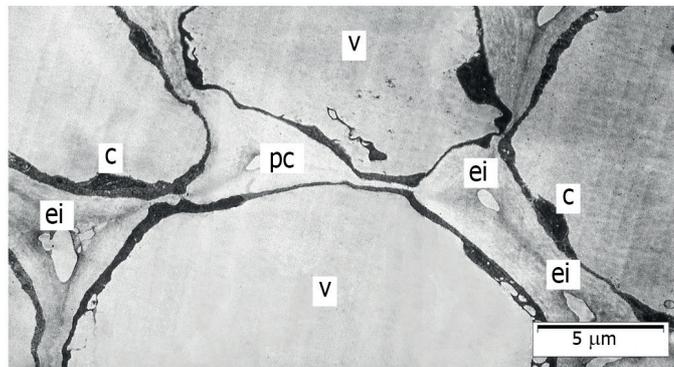
Fr-6



Fr-7



Fr-8

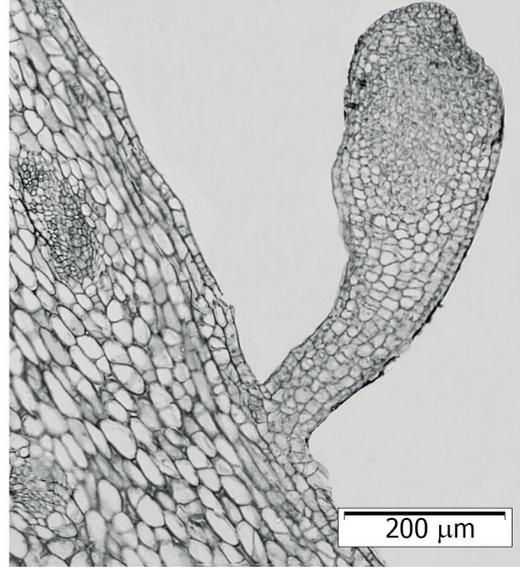


Fr-9

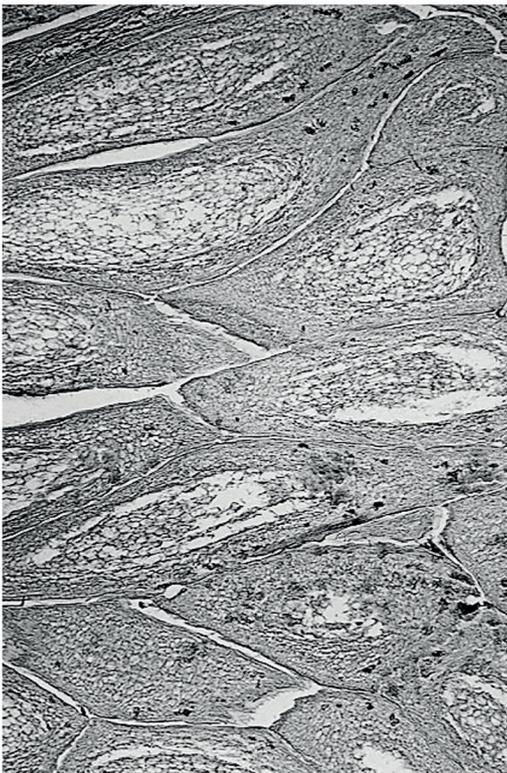




Fr-10



Fr-11



Fr-12

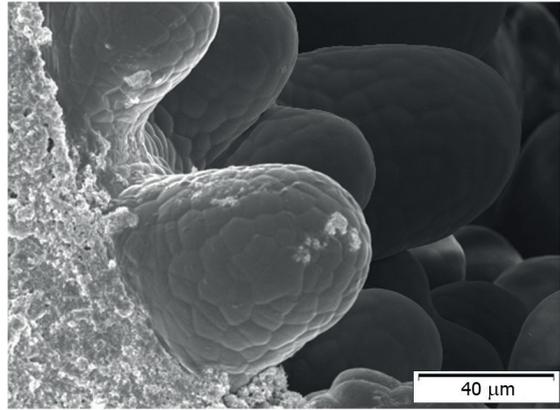


Fr-13

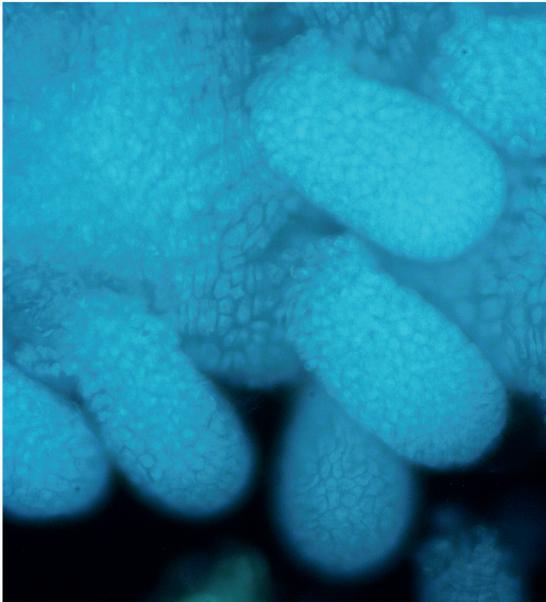




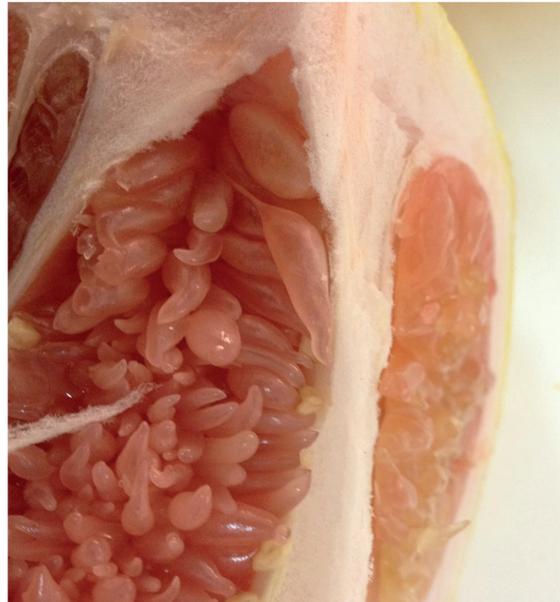
Fr-14



Fr-15



Fr-16



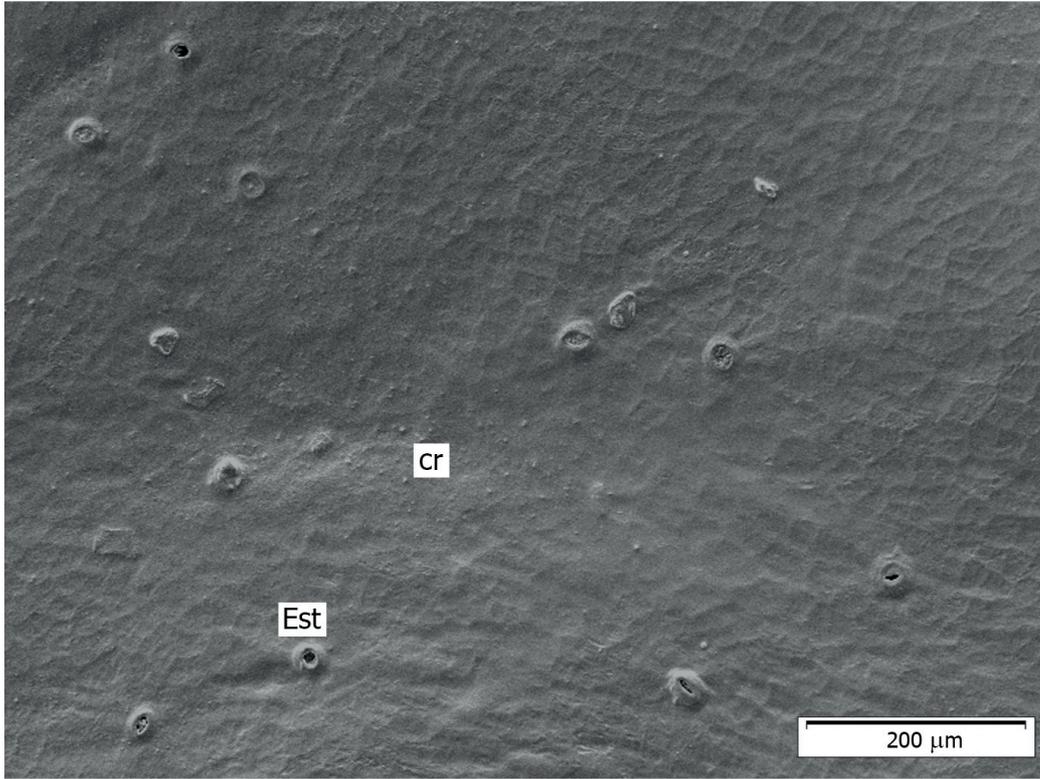
Fr-17



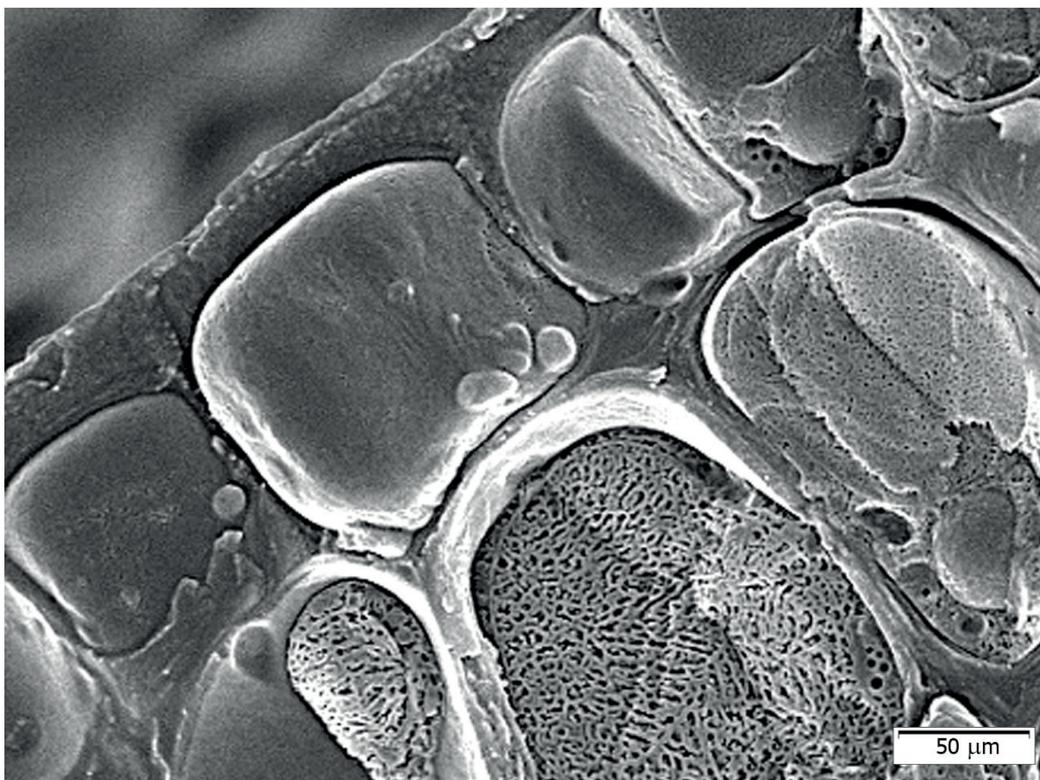


Fr-18



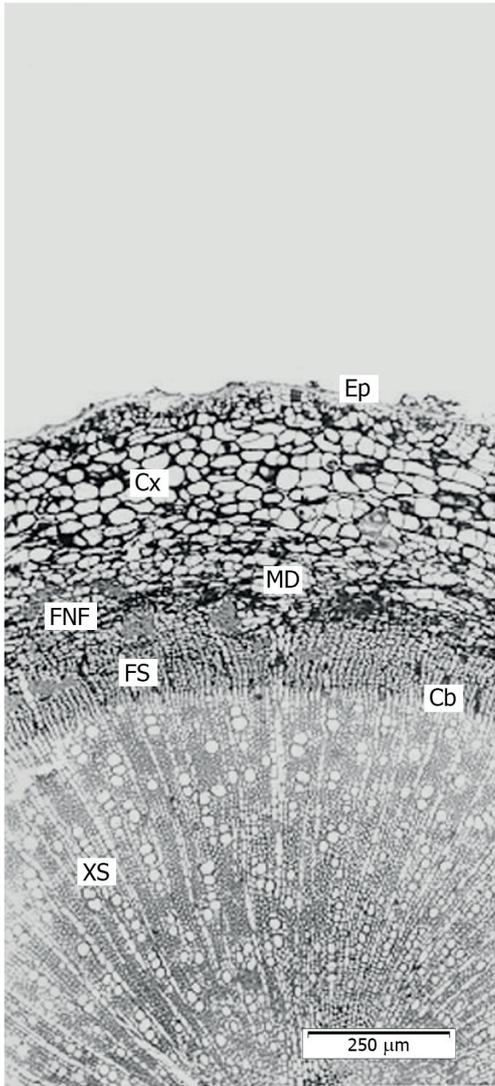


Fr-19

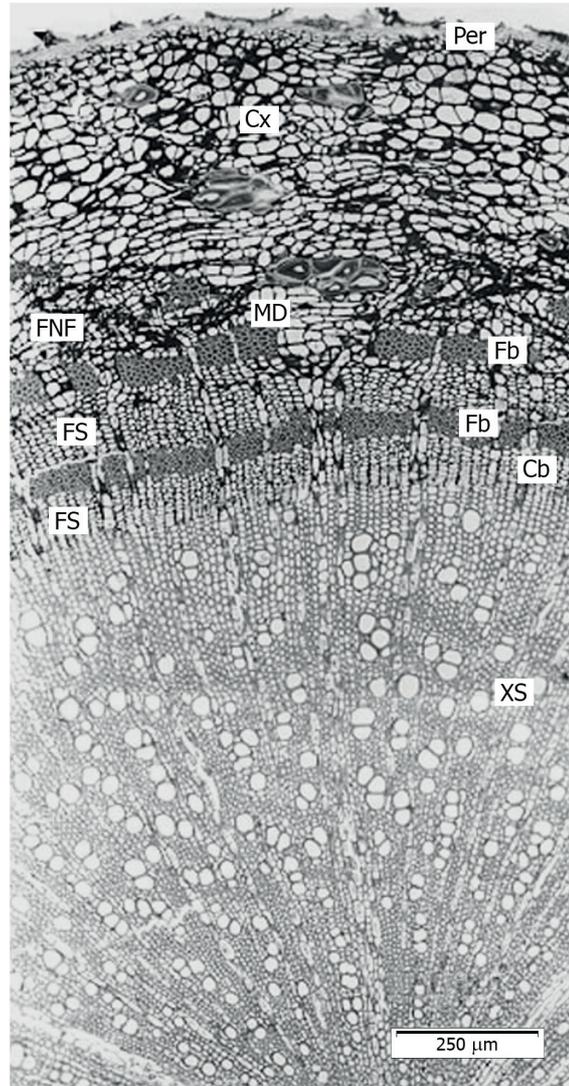


Fr-20





Fr-21



Fr-22



BIBLIOGRAFÍA

- Agustí, M. (2003). Citricultura. Ediciones Mundi-prensa, Madrid.
- Agustí, M. (2009). Anatomía e Morfología. En *Citrus: Trattato di Agrumicoltura*. Coordinato da Vacante, V. e Calabrese, F. Edagricole, Milano, Capitolo 7.
- Clowes, F.A.L. and Juniper, B.E. (1968). *Plant Cells*. Blackwell Publishers, Oxford.
- Cutter, E.G. (1969). *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. Part 1. Cells and Tissues*. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London.
- Cutter, E.G. (1971). *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation. Part 2. Organs*. Edward Arnold (Publishers) Ltd., London.
- Erickson, L.C. (1968). The General Physiology of Citrus. In *The Citrus Industry, Volume II*. Edited by Reuther, W., Batchelor, L.D. and Webber, H.J., University of California, Chapter 2.
- Esau, K. (1965). *Plant Anatomy*. 2nd edition. John Wiley & Sons Inc., New York.
- Fahn, A. (1967). *Plant Anatomy*. Pergamon Press, Oxford.
- Frost, H.W. and Soost, R.K. (1968). Seed reproduction: Development of Gametes and Embryos. In *The Citrus Industry, Volume II*. Edited by Reuther, W., Batchelor, L.D. and Webber, H.J., University of California, Chapter 4.
- Gonzalez Sicilia, E. (1968). *El cultivo de los Agrios*. Editorial Bello, Valencia.
- Jensen, W.A. (1962). *Botanical Histochemistry*. W.H. Freeman and Company, San Francisco and London.
- Schneider, H. (1968). The Anatomy of Citrus. In *The Citrus Industry, Volume II*. Edited by Reuther, W., Batchelor, L.D. and Webber, H.J., University of California, Chapter 1.
- Spiegel-Roy, P. and Goldschmidt, E.E. (1996). *Biology of Citrus*. Cambridge University Press.
- Tadeo, F.R., Moya, J.L., Iglesias, D.J., Talón, M., Primo-Millo, E. (2003). *Histología y Citología de Cítricos*. Serie Divulgació Tècnica nº 54. Editado por la Generalitat Valenciana, Conselleria D'Agricultura, Peixca i Alimentació.





GENERALITAT
VALENCIANA

ivia
Instituto Valenciano
de Investigaciones Agrarias

