

ORGANIZACIÓN Y VARIACIONES ESTACIONALES DEL ÁPICE VEGETATIVO DEL ALCORNOQUE

M. Molinas, M. Oliva y P. Vázquez.

Laboratori del Suro, Col·legi Universitari de Girona (UAB). Hospital, 6. 17071 Girona

RESUM

En aquest treball s'estudien diversos aspectes relacionats amb l'activitat de les gemmes i l'elongació dels brots de la surera mitjançant l'estudi fenològic i histològic d'una branca durant dos cicles anuals consecutius.

Durant el període estudiat s'han succeït dues brotades anuals, una de molt constant a la primavera, l'altra a l'estiu o a la tardor següents. L'elongació dels segments ha estat la pròpia d'una surera en fase juvenil. Destaca l'important creixement total en relació amb el creixement en altura. No s'observen diferències d'elongació relacionables amb l'època de brotada. Es poden distingir brots llargs, que es formen a l'àpex i a les porcions distals, i brots curts. Les gemmes que originen els brots llargs són les primeres d'activar-se mentre que la parada del creixement és aproximadament igual a tots els brots. La correlació entre elongació del brot i nombre de fulles és bona. S'observen diferències estacionals marcades tant en el desenvolupament dels primordis com en la zonació citohistològica de les gemmes. L'estudi histològic permet separar un període de repòs i un període d'activitat que comença poc abans de la brotada, caracteritzat per la intensa activitat mitòtica i morfogènica. L'àpex meristemàtic mostra una túnica estable i un corpus reduït. Pertany al tipus I de la classificació de Gifford i Corson (1971). La zonació citohistològica és màxima en el moment d'iniciar-se el període de repòs.

RESUMEN

En este trabajo se tratan diversos aspectos relacionados con la actividad de las yemas y la elongación de los brotes del alcornoque a través del estudio fenológico y histológico de una rama durante dos ciclos anuales consecutivos.

Durante el periodo objeto de estudio se sucedieron dos brotaduras anuales, una, muy constante, en primavera y otra en el verano u otoño siguientes. La elongación de los segmentos ha sido la propia de el alcornoque en fase juvenil. Destaca el elevado valor global del crecimiento en relación con el aumento en altura. No se observan diferencias de elongación relacionables con la época de brotadura. Se pueden distinguir brotes largos —que se forman en el ápice y en las porciones distales— y brotes cortos. Las yemas de los brotes largos son las primeras en activarse, mientras la detención del crecimiento se produce aproximadamente igual para todos los brotes. La correlación entre longitud del brote y número de hojas es buena. Se observan diferencias estacionales muy marcadas tanto en el desarrollo de los primordios como en la zonación citohistológica de las yemas. El estudio histológico permite separar un período de reposo y un período de actividad que se inicia

poco antes de empezar la brotación y se caracteriza por la elevada actividad mitótica y morfogenética. El ápice meristemático muestra una túnica estable y un corpus reducido. Pertenecen al tipo I de la clasificación de Gifford y Corson (1971). La zonación citohistológica es máxima en el momento de iniciarse el período de reposo.

ABSTRACT

This paper is directed to the basic understand of organization and seasonal changes in the vegetative buds of the cork-oak through the study of the phenology and the histology of a branch during to annual cycles.

During the period under study, two sprouting seasons succeeded each year; one sprouting was allways in the middle of the spring and the other one either in the summer or in the fall. The elongation of the branch segments was characteristic of a cork-oak in juvenil phase. The hight value of the whole growth should be noticed. The cork oak produces both short and long shoots. Long shoots occur at the apex and distal portions of branches. The long and short shoots differ in number of leaves but not in internode elongation. Elongation depend on the shoot vigor and position. There is a good correlation between elongation and number of leaves per segment. Buds show seasonal changes. A rest phase, a bud expansion phase and a new bud formation phase partially overlaping the bud expansion phase can be distinguished. Cork-oak vegetative buds show a tunica and corpus type of cellular zonation which corresponds to the Type I of the Gifford and Carson (1971) classification. Only lowermost leaves overwinter in the bud. This may explain the maked heteroblastia of the leaves in the shoots. The seasonal study shows that maximum cytohistological zonation occurs near the end of rapid shoot elongation.

Key words: bud morphology, cork-oak, phenology, *Quercus suber*, shoot elongation.

INTRODUCCIÓN

La teoría modular de la estructura del árbol ofrece un enfoque útil para el estudio de aspectos como la morfología y el crecimiento, la reproducción, la jerarquización e incluso la ecología (Watkinson, 1988). Con la aplicación del concepto modular, cada organismo originado a partir de un cigoto, constituye una unidad genética «genet», formada por la unión repetitiva de módulos —cada uno de ellos capaz de autopropagarse— con uno o varios puntos de crecimiento. Todo el conjunto resultante del desarrollo de un genet puede quedar unido con un eje común formando un solo individuo o fragmentarse en varios elementos como ocurre en las plantas de comportamiento clonal. En este último caso, crecimiento y multiplicación vegetativa son, desde este punto de vista, la misma cosa.

Para el análisis modular se pueden considerar distintas unidades de repetición: ramas, brotes, hojas con sus yemas, yemas, y/o ápices meristemáticos. Sin embargo los meristemas y las yemas son las más significativas. De hecho los meristemas representan no sólo el potencial futuro de la planta, sino que son, además, el reflejo de su historia. Las yemas responden localmente a las condiciones ecofisiológicas con diversos grados de desarrollo. Las características estructurales del individuo resultante serán distintas según las posibilidades locales de activación de

cada una de sus yemas, la longitud que puedan alcanzar los respectivos brotes y los ángulos relativos de los mismos. Conocer los cambios morfológicos que ocurren en las yemas puede conducir a un mejor entendimiento de todos los factores relacionados con el crecimiento y la arquitectura del árbol.

En las plantas de crecimiento recurrente como el alcornoque, durante el ciclo anual se suceden una, dos o más etapas de elongación, separadas por períodos de inactividad. El crecimiento longitudinal del alcornoque ha sido poco estudiado. Los datos disponibles son todavía muy escasos (Cambini, 1974; Molinas y Caritat, 1988) y no hay apenas información disponible en relación a organización estructural de las yemas y a la fenología de la brotación (Caritat, Molinas y Oliva, 1988).

En este trabajo analizamos las características morfológicas y fenológicas del brote del alcornoque, *Quercus suber* L., a través del estudio morfológico y fenológico de las yemas y de su desarrollo.

MATERIAL Y MÉTODOS

La metodología seguida en este trabajo consiste en el estudio de la fenología del crecimiento de una rama de alcornoque durante dos años consecutivos (1987 y 1988) y en el estudio morfológico estacional de las yemas.

La rama estudiada es una porción del eje principal de un plantón de alcornoque de cuatro años que se mantiene en el exterior en un sustrato de tierra con suficientes nutrientes. El seguimiento de la rama se hace a intervalos quincenales durante las épocas de reposo, y diarios a partir del momento en que se empiezan a notar los signos de activación. Para medir el crecimiento de los brotes se emplea el método anteriormente descrito por las autoras (Molinas y Caritat, 1988; Caritat, Molinas y Oliva, 1988). En este caso los segmentos correspondientes a las distintas brotaduras se marcan con señales de tinta china negra o con pintura al látex.

El estudio histológico de las yemas se ha llevado a cabo mediante la fijación secuencial en formol-creta de yemas en distintos grados de activación durante el período objeto de estudio, años 1987 y 1988. Las yemas, desprovistas de los catáfilos más externos lignificados, se incluyeron en glicol-metacrilato (GMA) para la obtención de cortes de 2-3 μm de grosor (Bonet y Molinas, 1983). Los cortes fueron seguidamente coloreados con las técnicas habituales (Hematoxilina/Eritrosina; Tionina; P.A./Schiff). Las observaciones se realizaron con un microscopio Vanox (Olympus) dotado de accesorios de microfotografía y polarización.

También se han realizado algunas observaciones de los ápices meristemáticos al microscopio electrónico de barrido (SEM). En este caso las yemas eran desnudadas de sus catáfilos con ayuda de un microscopio estereoscópico, deshidratadas en una serie alcohólica y desecadas bajo punto crítico utilizando el acetato de amilo como líquido de transferencia. Después de un recubrimiento metálico con oro y paladio se procedió a la observación en un Cambridge Stereoscan 120 del Servicio de Microscopía Electrónica de la Universidad de Barcelona.

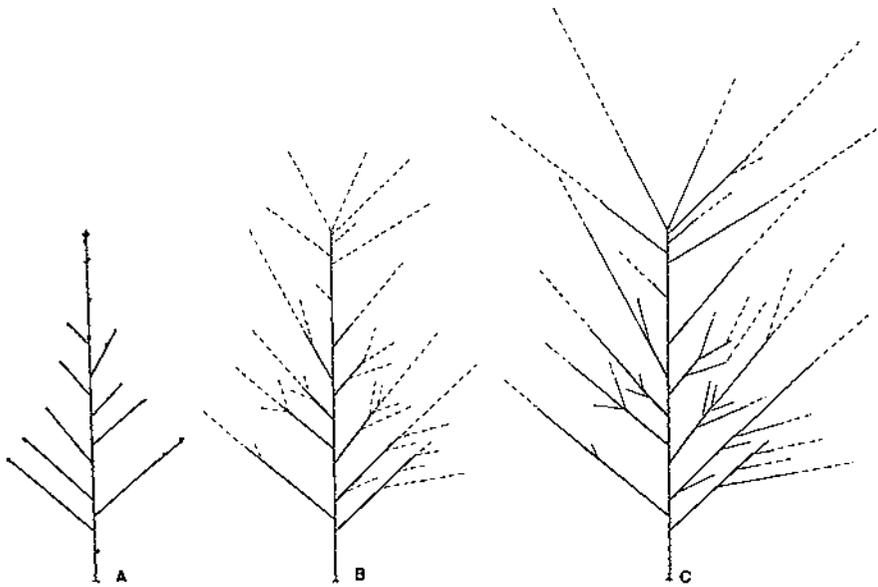


Figura 1. Representación esquemática del crecimiento de la rama estudiada durante las sucesivas brotaduras de los años 1987 y 1988. A) Otoño de 1987. B) línea de puntos, primavera de 1988. C) línea de puntos, verano de 1988. Nótese la progresiva complejidad. No se han representado los cambios de orientación de los brotes.

RESULTADOS

Fenología de la brotadura y crecimiento

En este trabajo se aportan los resultados de las observaciones realizadas durante los años 1987 y 1988.

En el primer año de observación, los primeros síntomas de activación de las yemas aparecieron en la primera quincena de abril. El segmento apical del eje dominante se elongó 15 cm en un período de 25 días, momento en que inició su esclerificación y se hizo visible una nueva yema terminal. A continuación se inició un período de reposo que duró hasta la última semana de septiembre, momento en que comenzó una nueva etapa de actividad. En esta segunda brotadura, la yema terminal se elongó otros 15 cm y se activaron varias yemas laterales. (Fig. 1,A). A mediados de octubre se iniciaba un nuevo período de reposo que duró hasta la primavera siguiente. En el segundo año, también durante la primera quincena de abril se observaron los primeros síntomas de activación. Las yemas empezaron a abrirse alrededor del día 18 y en la segunda semana de mayo los brotes termina-

ban su expansión. Los resultados de esta brotadura se pueden observar en la Fig. 1.B. La primavera de 1988 fue muy abundante en lluvias con temperaturas moderadas. A finales del mes de junio se produjo una nueva brotadura cuyos resultados pueden verse en la Fig. 1.C. A partir de este momento las yemas entraron en reposo hasta la primavera siguiente (abril de 1989).

Tabla 1. Crecimiento longitudinal de la rama estudiada durante las brotaduras correspondientes a los años 1987 y 1988: valores de elongación de los distintos segmentos. El segmento inicial de 15 cm formado en la brotadura de primavera de 1987, al cabo de dos años se ha convertido en una rama compleja de 143 cm. Nótese que el crecimiento longitudinal total es seis veces mayor que el crecimiento aparente en altura.

CRECIMIENTO DE LOS SEGMENTOS AÑOS 1987 Y 1988

	<u>VI-87</u>	<u>IX-87</u>	<u>IV-88</u>	<u>VI-88</u>
media (cm)	1,5	6,9	4,19	5,13
intervalo	--	1,8----15	1,2----9,3	0,8----15
DS	--	3,64	2,69	3,86
nº segmentos	1	10	33	28
Total cm	15	69	138	143

media segmentos 5,4 cm

Cto. total 366 cm

Cto. aprox. altura 60 cm

Los datos correspondientes al crecimiento longitudinal de los segmentos en las distintas brotaduras se recogen en la Tabla 1. El crecimiento longitudinal total de la rama en el período estudiado fue de 366 cm, repartidos del siguiente modo: abril 1987, 15 cm; septiembre 1987, 69,1 cm; abril 1988, 138,3 cm; junio-julio 1988, 143,6 cm. El valor promedio de elongación de los segmentos para los cuatro períodos de actividad estudiados fue de 5,4 cm.

En las distintas brotaduras se controló la entrada en actividad de las distintas yemas. Para medir el grado de activación, la fase de apertura se dividió en 4 grados (0, 1, 2 y 3), a los que se sucede la rápida elongación del brote que termina con la esclerificación y formación de una nueva yema. (Fig. 2). Algunos días antes de iniciar la brotadura las yemas empiezan a hacerse conspicuas midiendo entre 1 y 2 mm (grado 0); a continuación se inicia la verdadera hinchazón pasando a una yema abultada protegida por los catáfilos esclerificados, yema de 2 a 3 mm (grado 1). La siguiente etapa se manifiesta con un alargamiento, yema de 5 a 6 mm, acompañado por el crecimiento de los catáfilos internos que conservan una base meristemática y empiezan a abrirse (grado 2). Cuando se hacen visibles las primeras hojas la yema alcanza de 8 a 9 mm (grado 3) y cuando alcanza aproxi-

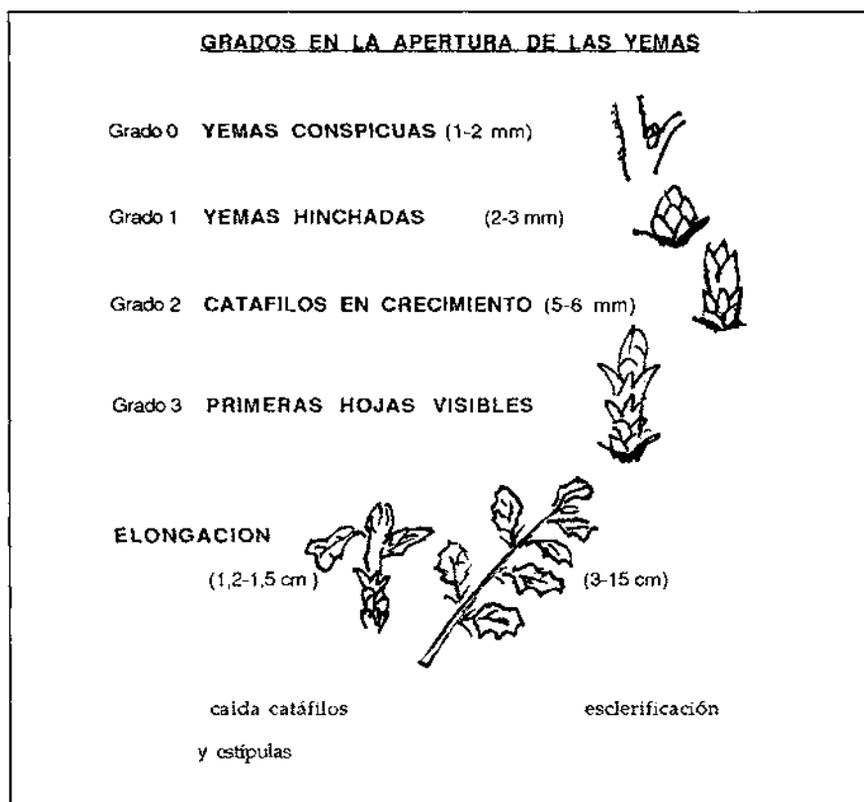


Figura 2. Grados en el desarrollo de las yemas del alcornoque durante el período de actividad.

madamente 1 cm se despliegan las primeras hojas empezando la rápida elongación. Al cabo de 3 a 5 días se inicia la caída de los catáfilos y seguidamente de las ostípidas. En el momento de abrirse las últimas hojas aparece preformada la yema siguiente. Al finalizar la expansión el brote se esclerifica rápidamente.

La entrada en actividad de las yemas se produce de manera progresiva a lo largo del período de brotación tal como se refleja en la Tabla 2. Las yemas de los brotes que se alargan más (brotes largos) pasan al estadio de yema hinchada (grado 2) antes que las restantes. Las últimas yemas en hincharse terminan su crecimiento aproximadamente en el mismo momento que las demás, su brotes tienen un período de elongación más corto (brotes cortos).

Para estudiar la relación entre el número de hojas y elongación, hemos contado las hojas correspondientes a cada segmento en las distintas brotaduras de la rama. Se observa muy buena correlación entre ambos valores. Los resultados correspondientes a la brotación de junio-julio de 1988 aparecen en la Fig. 3.

Tabla 2. Entrada en actividad de las yemas en la rama de alcornoque estudiada durante la brotación de abril de 1988. Relación entre período, número de yemas activadas y grado de activación de las mismas. Obsérvese que la entrada en activación se produce de manera gradual en un período de 15 días.

NÚMERO DE YEMAS EN LA RAMA EXPRESADA EN %					
<u>Fecha</u>	<u>G° 0</u>	<u>G° 1</u>	<u>G° 2</u>	<u>G° 3</u>	<u>Elongación</u>
15/IV	95	5	-	-	-
18/IV	80	15	5	-	-
20/IV	60	25	10	5	-
25/IV	15	25	35	20	5
30/IV	-	-	20	55	25
05/V	-	-	-	25	75
10/V	-	-	-	-	100

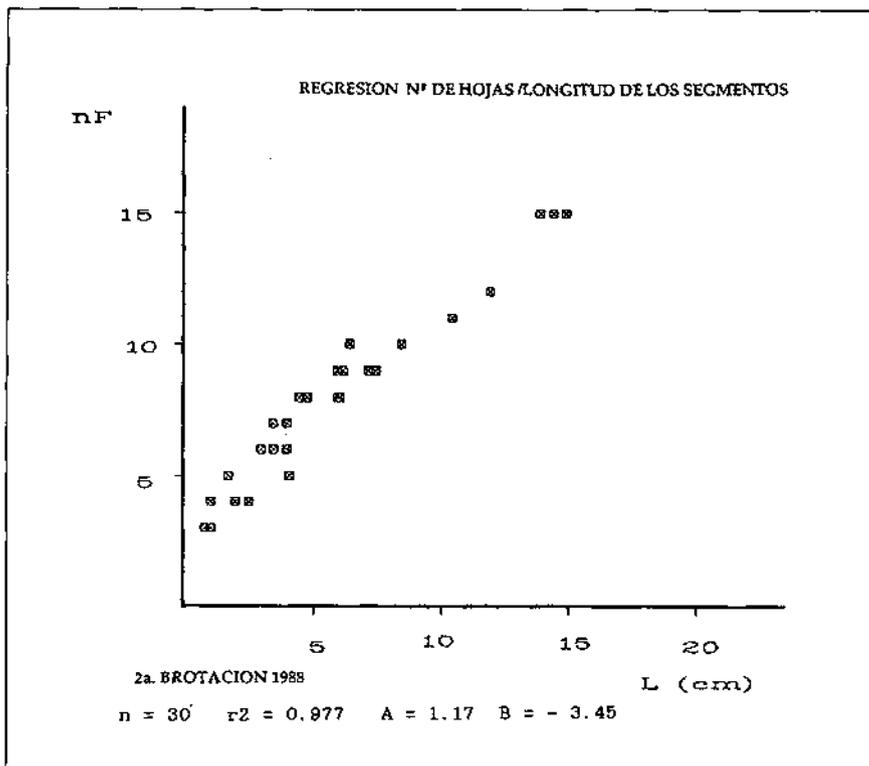


Figura 3. Relación entre el número de hojas (ordenadas) y la longitud del segmento (abcisas). Obsérvese la notable correlación que muestran. Datos correspondientes a los segmentos de la brotación del verano de 1988.

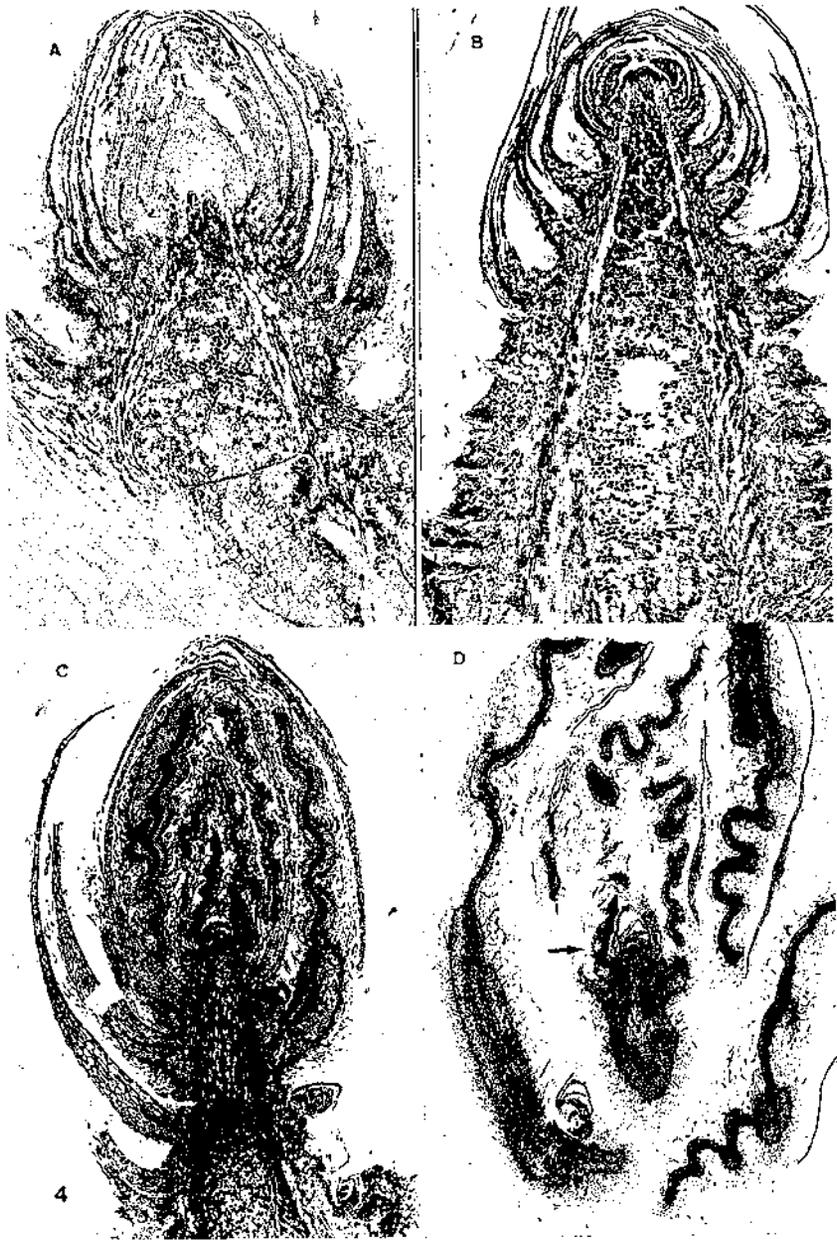


Figura 4. Microfotografías correspondientes a distintas fases de desarrollo de las yemas del alcornoque en sección longitudinal, mostrando la variación estacional. A y B, yemas en reposo. C y D, yemas en distintos momentos del período de actividad, mostrando la intensa actividad morfogénica. Obsérvese en D la formación de la nueva yema en el interior (flecha).

A, X 40; B, X 33; C, X 25; D X 17. Coloración con tironina.

Organización y variaciones estacionales de las yemas.

La estructura histológica de las yemas presenta variaciones según el momento del ciclo vegetativo. Se pueden distinguir una fase de reposo, una fase de expansión de la yema y una fase de formación de las nuevas yemas que en parte se superpone a la fase de expansión. En el momento de su formación la yema queda cubierta por unos 25 catáfilos. Los más externos, unos 7, se esclerifican totalmente, mientras que los internos mantienen una base meristemática capaz de producir crecimiento intercalar (Fig. 4 A y B). En el período de reposo, la yema presenta habitualmente dos primordios foliares (Fig. 5), que algunas veces pueden ser tres. Pocos días antes de que las yemas empiecen a hacerse conspicuas (grado 0), se detecta una fuerte actividad mitótica con la producción de nuevos primordios y empieza una etapa de intensa actividad morfogénica que es máxima en el momento en que pasan a la etapa de yema hinchada (grados 1 y 2) (Fig. 4 C). Cuando la yema empieza a abrirse (grado 2 y 3) la nueva yema empieza a formarse en el



Figura 5. Electromicrografía de barrido de una yema del alcornoque en reposo. El ápice presenta dos primordios foliares (flechas blancas) y se observa el inicio de un tercer primordio (flecha negra). Los primordios de las estípulas acompañan al del limbo foliar. X 300.



Figura 6. El ápice vegetativo de las yemas del alcornoque en la fase de reposo mostrando la zonación citohistológica. Obsérvese en B como la capa más externa del corpus se dispone a modo de una túnica (flecha). A, X 100. B X 180. T, túnica; C, corpus; L, meristema lateral; MC, meristema central; PF, primordio foliar.



Figura 7. El ápice vegetativo del alcomoco al iniciar (A) y en plena fase de actividad de las yemas (B). Las células del meristema apical muestran numerosos síntomas de actividad mitótica (puntas de flecha). Nótese el intenso crecimiento apical de los primordios foliares y la organización de una yema lateral. A, coloración PA/Schiff X 260. B, Tionina, X 180. C, corpus ;
PF, primordio foliar; T, túnica; Y, primordio de una yema lateral.

interior (Fig. 4 D). En el momento en que termina la elongación del brote, los cátilos más externos de esta nueva yema se esclerifican quedando preparada para una etapa de inactividad.

El ápice muestra una típica zonación túnica-carpus (Fig. 6-8). La túnica es estable, formada por una o generalmente dos capas celulares, en las que predominan las divisiones anticlinales. Los primordios se originan en la segunda capa o habitualmente a más profundidad (Fig 6 B). La zonación citohistológica es máxima en el período de reposo. En esta fase, los límites de la túnica y el carpus pueden aparecer imprecisos porque las capas más externas del carpus se disponen como una túnica (Fig. 6 B). La zonación prácticamente desaparece durante la etapa de crecimiento activo cuando en la zona apical se acumulan las mitosis (Fig. 7 B). El ápice del alcornoque pertenece al tipo I de la clasificación de Gifford y Corson (1971). En él las capas histógenas se disponen formando: dermatógeno, subdermatógeno y meristema central que a su vez forma el meristema lateral (flank) y el medular (pith) (Fig. 8). El procambium se forma a partir del meristema lateral.

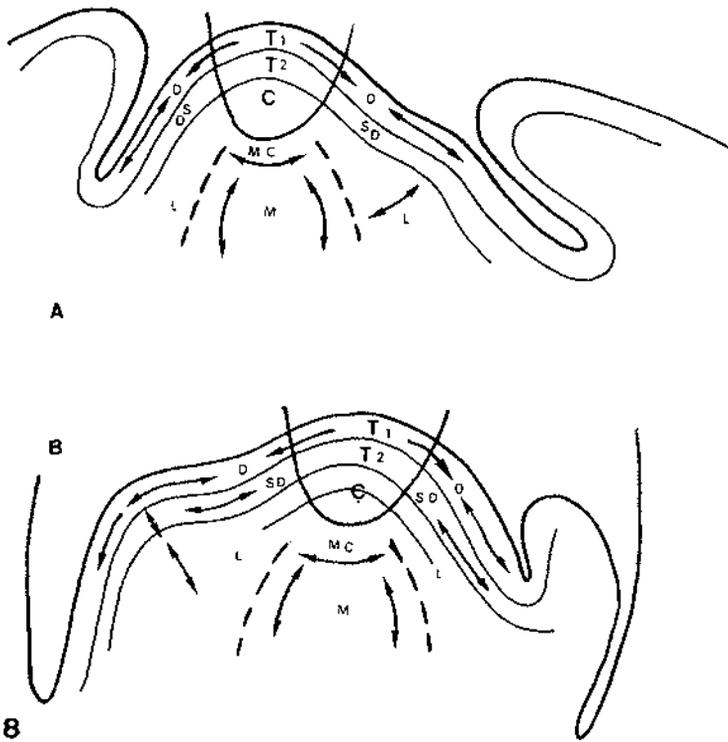


Figura 8. Esquemas representando la zonación citohistológica en las yemas del alcornoque. Las capas histógenas están representadas. C, carpus; D, dermatógeno; L, meristema lateral (flank); MC, meristema central; M, meristema medular (pith); SD, subdermatógeno.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En el período estudiado —años 1987 y 1988— en la rama objeto de este trabajo se sucedieron dos brotaduras anuales, una muy constante de primavera, que tuvo lugar a mediados de abril en ambos casos, y otra variable, que en el primer año tuvo lugar a principios de otoño y en el segundo se produjo tras un breve intervalo de 20 días al terminar la brotadura de primavera. En las observaciones realizadas no se han encontrado diferencias en cuanto se refiere a la elongación de los segmentos que se puedan relacionar con el período de brotadura. Estos datos confirman observaciones anteriores (Caritat, Molinas y Oliva, 1988). Los valores de crecimiento registrados en esta rama se encuentran dentro del rango de valores propios del alcornoque en fase juvenil (Oliva, Caritat y Molinas, 1989). Destaca el valor elevado de crecimiento total de la rama en relación al incremento en altura.

En el alcornoque, como en la mayoría de los árboles, hay brotes largos y cortos (Molinas y Caritat, 1988); los primeros corresponden al ápice y a las porciones distales de las ramas. Los datos de nuestro trabajo demuestran que las yemas de los brotes largos son las primeras en activarse y que su período de expansión es más largo. Asimismo, el estudio del número de hojas en cada segmento sugiere que las diferencias entre los dos tipos de brotes son debidas principalmente al distinto número de primordios foliares presentes y no a distinta elongación de los entrenudos.

El estudio histológico de las yemas muestra claras diferencias entre una fase de reposo que dura la mayor parte del ciclo y una fase de activación caracterizada por una intensa actividad mitótica y morfogenética. Durante la fase de reposo, solo se encuentran formados los primordios correspondientes a las hojas situadas en posición basípeta. Los demás primordios se forman durante la fase de actividad, es decir, inmediatamente antes de que dé comienzo la expansión del brote y de las hojas. Este hecho podría explicar la marcada heteroblastia característica de los brotes del alcornoque (Oliva, Molinas y Caritat, 1990).

El estudio estacional de las yemas muestra que la máxima zonación citohistológica se produce hacia el final de la etapa de expansión; este hecho es frecuente en otras dicotiledóneas (Gifford y Corson, 1971).

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado gracias a la ayuda recibida de la Comisión de las Comunidades Europeas para el desarrollo del proyecto «Biología del alcornoque» (MA1B105-E).