

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA**

**ESTUDIO ULTRAESTRUCTURAL DE LOS HIDATODOS
FOLIARES DE *Gunnera insignis* (Oerst) A. DC.**

**Tesis de Grado presentada para optar al título de
Licenciado en Biología con especialidad en Botánica**

RODOLFO BOLAÑOS ALFARO

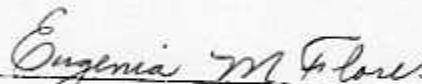
**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
1980**

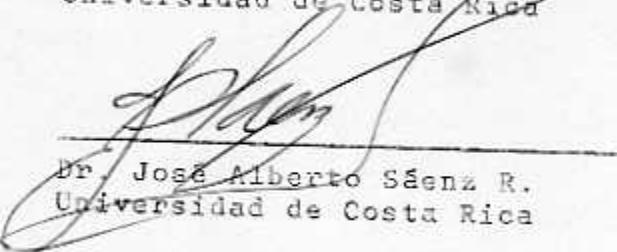
ESTUDIO ULTRAESTRUCTURAL DE LOS HIDATODOS FOLIARES
de Gunnera insignis (Oerst) A.B.C.

TESIS

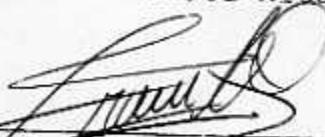
Presentada en la Escuela de Biología
Facultad de Ciencias
Universidad de Costa Rica

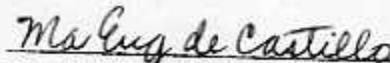
APROBADA


Directora de Investigación
Dra. Eugenia María Flores V.
Universidad de Costa Rica


Tribunal
Dr. José Alberto Sáenz R.
Universidad de Costa Rica


Tribunal
Dr. Rafael L. Rodríguez C.
Universidad de Costa Rica.


Tribunal
Dr. Francisco Ureña C.
Universidad de Costa Rica


Tribunal
Lic. María E. Barahona
Universidad de Costa Rica.

DEDICATORIA

A mi Madre,

Vicky, Laura y Diana.

AGRADECIMIENTO

A la Doctora Eugenia María Flores V., directora de esta investigación, quien me ayudó paso a paso hasta la culminación del trabajo; al Doctor Rafael Lucas Rodríguez C., profesor guía del suscrito durante la carrera universitaria, por enseñanzas y asesoramiento; al Doctor Francisco Ureña C., quien con su dedicación desinteresada contribuyó grandemente a la finalización de esta investigación; al Doctor Yoshimichi Kozuka, cuya asesoría sobre las técnicas ultraestructurales fue factor determinante en la obtención de los resultados; al biólogo Walter Marín, quien colaboró con el trabajo de microscopía de luz.

Deseo igualmente dejar constancia de agradecimiento a la Agencia Japonesa de Cooperación Internacional (J.I.C.A.) del Gobierno del Japón, cuya donación de equipo para microscopía electrónica a la Universidad de Costa Rica, hizo posible que nuestro país tuviera acceso a la investigación a nivel ultraestructural.

CONTENIDO

	Página
1.- Introducción	2
2.- Revisión de Literatura	4
3.- Materiales y Métodos	7
4.- Resultados	
4.1 Epidermis	9
4.2 Mesofilo	10
4.3 Hidátodos	11
4.4 Otras estructuras glandulares	15
5.- Discusión	16
6.- Resumen	20
7.- Bibliografía	22

1. INTRODUCCION

Gunnera insignis (Oerst) A. DC. es una de las dos especies del género Gunnera presentes en Costa Rica.

Su ambiente natural es el de las zonas montañosas y se encuentra a alturas que oscilan entre los 800 y los 2.400 metros sobre el nivel del mar, especialmente en parajes fríos y lluviosos, siendo muy abundante en la zona localizada entre los volcanes Irazú y Turrialba.

Se le conoce como higuera gigante, ya que sus hojas llegan a alcanzar diámetros mayores a los 2 metros, razón por la cual los habitantes de las zonas donde crece la utilizan para protegerse de la lluvia.

Es una hierba que alcanza grandes dimensiones y que se extiende mediante el desarrollo de rizomas y estolones. Su tallo aéreo es corto y alrededor de él se agrupan los peciolos largos y resistentes cubiertos de emergencias. La lámina foliar tiende a ser redonda, con márgenes lobulados y puntigudos, presentando también emergencias en ambas superficies. La base de la hoja es cordada y presenta estípulas. Numerosas escuámulas de diferentes tamaños están presentes alternando con las hojas.

La inflorescencia es un escape que presenta flores hermafroditas sésiles; su fruto es una baya ovoídea. La planta presenta el fenómeno de gutación, o sea la pérdida de agua en forma líquida, debido a una absorción relativamente rápida de agua por las raíces y condiciones desfavorables de transpiración. Dicho fenómeno ocurre tanto en el peciolo como en la lámina foliar, para lo cual presenta estructuras glandulares altamente especializadas conocidas como hidátodos.

Los primordios foliares se encuentran totalmente cubiertos de una masa mucilaginosa que parece ofrecer protección contra posibles depredadores, lo cual sugiere también la presencia de glándulas secretoras de mucílago.

En la presente investigación se trata de:

- a).- Verificar la presencia de hidátodos en las hojas de Gunnera insignis,
- b).- Describir su ubicación y la estructura fina, mediante la microscopía de luz y electrónica de transmisión y barrido,
- c).- Discutir la ultraestructura de estas glándulas y su fisiología en relación con el ambiente de la planta.

2. REVISION DE LITERATURA

El género Gunnera lo forman treinta especies (Lawrence, 1951), de las cuales dos se encuentran en Costa Rica.

Schindler (1905) en su descripción de G. insignis menciona la presencia de estructuras glandulares en peciolo, axila y lámina foliar.

Las glándulas son estructuras multicelulares, visiblemente diferenciadas que sirven para la secreción de sustancias (Esau, 1977) y son muy específicas en sus actividades (Luttge, 1971). Están constituidas por células secretoras y células de soporte no secretoras (Esau 1977).

Se clasifican en glándulas hidrofílicas y glándulas lipofílicas de acuerdo al tipo de sustancia secretada. Entre las primeras encontramos nectarios, hidátodos, glándulas mucilaginosas, glándulas digestivas y glándulas salinas; en el segundo grupo encontramos glándulas que secretan aceite y resinas (Cutter, 1959; Esau, 1977; Schnepf, 1974).

La secreción de sustancias hidrofílicas la realizan células que contienen abundantes mitocondrias y/o abundante retículo endoplasmático y dictiosomas (Loomis y Croteau, 1973; Mollenhauer, 1965; Mollenhauer y Norré, 1966).

Los hidátodos son glándulas hidrofílicas, por medio de las cuales la planta pierde agua en forma líquida; este fenómeno recibe el nombre de "gutaición". (Cronquist, 1969; Esau, 1977). Este fenómeno es frecuente en plantas que absorben agua muy rápidamente por las raíces y para las cuales las condiciones de evapotranspiración son desfavorables (Cronquist, 1969; Wilson y Loomis, 1968).

Usualmente los hidátodos se encuentran localizados en el ápice y márgenes de las hojas (Wilson y Loomis, 1968; Esau, 1977) y algunas veces forman denticulaciones (Cronquist, 1969).

Algunos hidátodos eliminan agua directamente de traqueidas terminales y no poseen tejido glandular. (Sperlich, 1939). La expulsión del agua es causada por presión radical y se realiza a través de poros o estomas acuíferos que se caracterizan por permanecer abiertos mientras dure la vida de la hoja (Cronquist, 1969).

En otras plantas debajo de la epidermis del hidátodo se encuentra un parénquima modificado llamado epitema el cual puede ser compacto o tener prominentes espacios intercelulares. A él llega una pequeña vena ciega formada básicamente por xilema, éste está constituido por traqueidas. (Cronquist, 1969; Esau, 1977; Häusermann y Frey-Wyssling, 1963). Generalmente la secreción pasa la epidermis a través de estomas modificados. Los hidátodos con epitema usualmente se dividen

en pasivos y activos dependiendo de si el sitio de transporte activo se encuentra en la raíz o en la glándula (Häusermann y Frey-Wyssling, 1963).

Las glándulas mucilaginosas producen una secreción pegajosa formada usualmente por polisacáridos. Dicho mucílago es secretado por el aparato de Golgi y es liberado a través de la cutícula directamente o a través de poros (Schnepf, 1961, 1965).

En el caso de Rumex y Rheum el polisacárido que cubre los primordios foliares se acumula en el espacio subcuticular y es luego liberado a través de perforaciones cuticulares que se forman presumiblemente en forma secundaria (Schnepf, 1968).

Las glándulas secretoras de mucílago que se desarrollan en los primordios foliares para permearlo y cubrirlo se denominan coléteres, usualmente se secan y se caen cuando la hoja se abre y se expande, lo que parece indicar que el mucílago sirve para proteger al primordio foliar (Esau, 1977).

Las plantas carnívoras utilizan el mucílago para la captura de pequeños insectos (Schnepf, 1969).

3. MATERIALES Y METODOS

El material empleado en este trabajo se colectó en las cercanías del Volcán Irazú y en Las Nubes de San Isidro de Coronado, durante los meses de mayo y julio de 1978.

Para microscopía de luz se fijó el material en F.A.A. (Johansen, 1940), se deshidrató con alcohol butílico terciario y se infiltró en Paraplast CURTIN (P.F. 56-57°). Se prepararon cortes de 10 a 15 μ m de grosor con un micrótomo rotatorio, las secciones fueron teñidas mediante la utilización de la técnica de Sharman (1943), se fijaron y montaron las láminas en Permount. Las secciones fueron fotografiadas con un microscopio marca NIKON utilizando película Panatomic X de la casa Kodak y película Polaroid.

Para microscopía de barrido se fijó el material en glutaraldehído 2.5% amortiguado con fosfatos 0.1 molar y pH 7. Se deshidrató mediante series de etanol, luego se pasó a una solución 1:1 de etanol absoluto y acetato de amilo y finalmente a acetato de amilo puro. El material fue secado por punto crítico con CO₂ en una secadora Hitachi HCP-1. Los cortes fueron montados en soportes de aluminio empleando cinta de doble superficie adhesiva y pintura conductiva de plata. El material fue cubierto con una película de oro de 50 Å de grosor utilizando el cobertor iónico EIKO modelo IB-3. El mate

rial fue observado con un microscopio electrónico de barrido Hitachi HHS-2R y se fotografió empleando película Kodak Veri chrome Pan ASA 125.

El material para microscopía electrónica de transmisión se fijó en glutaraldehído 2.5%, amortiguado con colidina, (tri-metil piridina 2-4-6), a pH. 7.4 y 0.2 M. Se realizó una post-fijación con tetraóxido de osmio (OsO_4) al 1% amortiguado con colidina a pH. 7.4 y 0.2 M. Se deshidrató en series de etanol y se pasó a óxido de propileno, luego fue incluido en resina Spurr de baja viscosidad y se polimerizó a 70°C por 48 horas. Se realizaron secciones ultrafinas de un grosor de 600 Å utilizando un microtomo Sorvall MT-2B con cuchilla de diamante. Las secciones fueron montadas en rejillas de 150 mesh con membrana de soporte de colodión. La tinción se realizó utilizando acetato de uranilo y citrato de plomo.

Las secciones fueron observadas con el microscopio electrónico de transmisión HU-12A.

4. RESULTADOS

4.1 EPIDERMIS.

Al microscopio electrónico de barrido la epidermis de la hoja se observa como un mosaico de superficies convexas en donde cada convexidad corresponde a una areola o islete de la lámina foliar. Puede observarse la presencia de numerosas estructuras glandulares en cada una de ellas, tanto en los primordios foliares como en las hojas más desarrolladas y cercanas a la madurez (Figs. 1, 2, 3).

El desarrollo de las estructuras glandulares es precoz con respecto al desarrollo de la hoja, razón por la cual en los primordios foliares cada areola se observa densamente cubierta de glándulas. Al desarrollarse la hoja y aumentar el área de cada islete las glándulas se observan más separadas entre sí (Fig. 2).

La hoja es anfiestomática, los estomas son del tipo ranunculáceo y sobresalen de la superficie de las areolas (Fig. 4).

Se observan además tricomas largos, unicelulares y multicelulares, localizados adaxial y abaxialmente. (Figs. 5, 6).

En secciones transversales de la hoja se observa que la epidermis adaxial y la abaxial están constituidas por una sola capa de células (Fig. 7).

Las células de la epidermis foliar presentan forma de prisma triangular y se alternan de manera tal que unas células tienen la base orientada hacia la superficie externa mientras que las otras tienen la base orientada hacia el mesofilo de la hoja (Fig. 9).

Internamente presentan un núcleo grande, esférico, con muchas zonas de heterocromatina, apoyado en la membrana celular. También se observa una gran vacuola que contiene muchos cuerpos densos y esféricos de regular tamaño (Fig. 9).

4.2 MESOFILO:

Debajo de la epidermis se localizó el mesofilo, perfectamente diferenciado en parénquima de empalizada y parénquima esponjoso (Figs. 7, 8).

Al observar estos tejidos con microscopio de transmisión se ve el mesofilo formado por células muy irregulares cuyas principales características a nivel de estructura fina son las siguientes: poseen un núcleo grande bastante esférico desplazado hacia la plasmalema. Al igual que los núcleos de las cé

lulas de la epidermis, también poseen numerosas masas de heterocromatina distribuidas en todo el núcleo y algunas de ellas unidas a la membrana nuclear. (Fig. 10).

Presentan gran cantidad de cloroplastos, localizados muy cerca de la plasmalema, son de gran tamaño, poseen una grana bien desarrollada y contienen abundantes granos de almidón. (Figs. 11, 12).

La mayor parte del interior de la célula está ocupado por una gran vacuola que contiene cuerpos muy densos y de forma esférica.

En el parénquima de empalizada se observaron numerosos cristales en forma de drusa (Fig.13).

4.3 HIDATODOS:

Están presentes en los primordios foliares mostrando un desarrollo precoz.

Cuando la hoja no se ha abierto y se halla cubierta por las escuámulas y rodeada de mucílago, los hidátodos ya han completado su desarrollo y tienen una estructura que les permite cumplir la función de eliminar agua en estado líquido bajo la forma de pequeñas gotas de gutación (Figs. 14, 15).

Los hidátodos fueron observados en el peciolo, en las superficies adaxial y abaxial de la lámina foliar, así como también en el borde de la misma y sobre la vena media. (Fig. 16).

La morfología del hidátodo cambia conforme la hoja va envejeciendo. En una hoja joven los hidátodos se observan como una proyección de la hoja, en unos casos con forma de conos y en otros casos en forma de cilindro. (Figs. 17, 18).

Conforme la hoja se va desarrollando, ocurre un cambio en la morfología de la glándula completa, que consiste en un alargamiento del extremo distal, formándose un apéndice. (Figs. 19, 20).

El hidátodo tiene una epidermis constituida por una sola capa de células, de pared externa convexa lo que confiere a la superficie de la glándula una semejanza con el ojo compuesto de un insecto. (Fig. 21).

Distribuidos en toda la superficie de la glándula se localizan una serie de estomas, formados por dos células reniformes que le confieren a la estructura en total la forma de un botón que sobresale de la superficie glandular. Con microscopía electrónica de barrido la superficie externa de este par de células, que constituyen el estoma, presentan una forma de 'doughnut' o anillo cilíndrico que encierra una concavidad que contiene el poro del estoma. (figs. 22, 23, 24).

Cuando la glándula envejece, las células del estoma sufren un proceso de destrucción hasta quedar convertidas en una cantidad de restos localizados en el espacio que ocupaban estas células. (Figs. 20, 25, 26).

Con microscopía de transmisión se observa, en las células de la epidermis glandular, un núcleo grande, esférico, desplazado hacia la base celular. Este núcleo presenta varias zonas heterocromáticas de diferente tamaño, muchas de ellas cercanas a la membrana nuclear. (Fig. 27).

La mayor parte del volumen total de la célula está ocupado por una gran vacuola de forma irregular. Dentro de ésta se observa una serie de cuerpos masivos de almacenamiento. (Fig. 28). No se conoce la naturaleza de los mismos.

El epitema está constituido por células de forma muy irregular (más irregular que el mesofilo de la hoja). Las características más sobresalientes a nivel de ultraestructura son las siguientes: poseen un núcleo grande y de forma irregular, desplazado hacia las paredes de la célula; al igual que los núcleos del mesofilo de la hoja también poseen numerosas masas de heterocromatina, (Fig. 29).

Una característica común en este tipo de células, es la presencia de grandes cuerpos de almacenamiento, muy densos, de

forma muy irregular, localizados en las vacuolas de estas células (Fig. 30). Las células del epitema presentan muy pocos cloroplastos y los que se observan son pequeños y contienen pocos granos de almidón. (Fig. 31).

Mediante observaciones con microscopía de luz se pudo determinar la llegada de un cordón de xilema hasta los espacios intercelulares formados en el epitema de la glándula. (Fig. 32).

Al estoma lo forman un par de células reniformes, muy grandes comparadas con las células de los tejidos adyacentes (Figs. 33 a, b, c, d). Los núcleos de estas células son grandes, esféricos y ocupan el centro de las mismas; poseen muchas zonas de heterocromatina la mayoría de ellas apoyadas sobre la membrana nuclear. (Figs. 34, 35).

En el citoplasma de las células oclusivas o reniformes se observan vacuolas grandes en número variable que se disponen alrededor del núcleo. (Figs. 35, 36).

En estas células también se observan dos tipos de cuerpos muy densos, unos pequeños y esféricos y otros muy grandes de forma irregular que contienen sustancias de almacenamiento (Figs. 35, 37).

En el citoplasma de las células del estoma, se localizan numerosas mitocondrias, ubicadas principalmente en la base de las células. (Figs. 38, 39).

4.4 OTRAS ESTRUCTURAS GLANDULARES:

En ambas superficies de la lámina foliar y mediante la utilización del microscopio electrónico de barrido, se observan otras estructuras glandulares de forma semiesférica, cuya superficie se encuentra totalmente cubierta de proyecciones cónicas que le dan apariencia de piñuelo. (Fig. 40).

Esta estructura se encuentra cubierta por una cutícula en la cual no fue posible observar ningún tipo de poro con la utilización de la microscopía de barrido.

La estructura en forma de piñuelo permanece durante toda la vida de la hoja, pero al igual que los hidátodos sufre una modificación en su morfología cuando la glándula envejece. En una estructura vieja las proyecciones en forma de cono se alargan y adquieren la forma de dientes. (Fig. 41).

5. DISCUSION

El estudio comparativo de la lámina foliar y de los hidatodos, realizado a nivel ultraestructural, revela grandes diferencias morfológicas derivadas de la función que cumplen.

La epidermis de la hoja presenta una capa de células con forma de prisma triangular, que se alternan en posición, lo que le da la apariencia de una cercha. Esta estructura le confiere rigidez, lo que está de acuerdo con el gran tamaño de la hoja.

Por el contrario, la epidermis de la glándula forma una especie de cúpula, que es la que mayor soporte ofrece dada la gran cantidad de espacios aéreos localizados en el epitema.

El epitema está formado por células pequeñas que dejan una gran cantidad de espacios aéreos lo que permite el almacenamiento de volúmenes de agua que son posteriormente eliminados por los estomas. El agua llega a esta red de espacios aéreos a través de un cordón de xilema que se adentra aproximadamente hasta la posición media de la glándula. Esta estructura corresponde a la descrita por Hausermann y Frey-Wyssling (1963).

El parénquima de la hoja presenta células más grandes, en un tejido más compacto y gran cantidad de cloroplastos que reflejan su actividad fotosintética.

Los cuerpos de almacenamiento masivo de sustancias obser-
vados en los diferentes tipos de células descritas, fueron re-
portados con anterioridad por Tucker y Hoefert (1968) en el
zarcillo de Vitis vinifera.

Se determinó la presencia de hidátodos, los cuales se
encuentran ubicados en el peciolo, en las superficies adaxial
y abaxial de la lámina foliar y en el borde de la misma.

La función principal de estas estructuras es la expul-
sión de agua líquida en forma de gotas de gutación (Esau,
1977). La expulsión del agua se realiza a través de poros, los
cuales permanecen en actividad durante la mayor parte de la vi-
da de la hoja, degenerando cuando la hoja envejece y sustitu-
yendo el poro por un agujero.

El hecho de haber observado estomas con los poros abier-
tos y otros con los poros cerrados, sugiere que posiblemente
haya un control fino de la expulsión de agua líquida. Esta
idea es reforzada por el hecho de que las células reniformes
que forman el estoma contienen abundantes mitocondrias, lo
cual es interpretado modernamente como índice de alta activi-
dad metabólica.

Estando el sitio de transporte activo localizado a nivel
de la glándula, permite catalogar como activos a dichos hi-
dátodos (Häusermann y Frey-Wyssling, 1963).

Es muy posible que la salida del agua se realice mediante una regulación fina que le permita a la planta controlar los volúmenes hídricos y su osmolaridad en todos los compartimientos líquidos de sus tejidos. Aunque la planta se encuentre en zonas sumamente húmedas y absorba agua sumamente rápido, asociado a los fenómenos de baja transpiración provocada por la alta humedad ambiental, es lógico pensar que los volúmenes absorbidos no son constantes porque la cantidad de agua en el suelo tampoco lo es. Si la humedad del suelo varía paralelo a cambios de humedad en el aire, la salida de agua por los poros no puede ser constante y sin regulación, porque esto pondría en peligro los niveles óptimos de agua y osmolaridad en los compartimientos líquidos de la planta.

La literatura reporta que el agua de gutación va acompañada de solutos que se depositan sobre la hoja causando daño. (Sperlich, 1939; Stocking, 1956)

Se desconoce el hecho de si algunas sales acompañan al agua de gutación en el caso de G. insignis, pero no fue posible observar en las plantas estudiadas daños atribuibles al depósito de sales sobre la lámina. En el caso de que tales sales existieran en el agua de gutación, probablemente serían lavadas por la lluvia ya que las zonas en donde se desarrolla la planta son de elevada precipitación pluvial.

La otra estructura glandular observada en la lámina foliar debe ser estudiada con microscopía de transmisión para determinar con exactitud la labor que desempeña.

La observación de gran cantidad de mucílago que cubre el primordio foliar, sugiere la idea de que las estructuras anteriormente mencionadas sean glándulas secretoras de mucílago. El mucílago sería secretado directamente a través de la cutícula que recubre dicha estructura glandular tal y como ocurre en Pinguicula (Schnepf 1961), ya que no se observaron poros en dicha cutícula con el microscopio electrónico de barrido. Sin embargo, la observación de que el mucílago se desplaza en forma ascendente a través de los canales presentes en las escuámulas que rodean el meristemo apical y a los primordios foliares, hace pensar en la posibilidad de que dicho mucílago sea también producido por otras estructuras glandulares presentes en la base de las escuámulas.

En todo caso, dicho mucílago ofrece protección a las partes tiernas de la planta, de acuerdo a Eseau (1977).

6. RESUMEN

En el presente trabajo se hace una localización y descripción de la ultraestructura de los hidátodos foliares de Gunnera insignis (Oerst) A.DC. con microscopía de luz y electrónica.

Los hidátodos fueron observados en el peciolo, en las superficies adaxial y abaxial de la lámina foliar, así como también en el borde de la misma y sobre la vena media.

El hidátodo tiene una epidermis constituida por una sola capa de células. Distribuidas en toda la superficie de la glandula se localiza una serie de estomas constituidas por dos células reniformes, que le confieren a la estructura en total la forma de una batón.

Con microscopía electrónica de transmisión se observó que las células reniformes del estoma son grandes, con núcleos esféricos ocupando el centro de la misma, y contienen un gran número de vacuolas dispuestas alrededor del núcleo. En el citoplasma de las células del estoma se localizan numerosas mitocondrias, ubicadas principalmente en la base de las células.

El epitelio de la glándula está constituido por células de forma muy irregular.

Con microscopía electrónica de barrido se localizaron otras estructuras glandulares en forma de piñuelo, cuya fisiología no es conocida.

7. BIBLIOGRAFIA

- Cronquist, A.
1969 Introducción a la botánica. Compañía editorial con-
 tinental. S.A. México.
- Esau, K
1977 Anatomy of seed plants. John Wiley and Sons. New
 York.
- Häusermann, E. y Frey-Wyssling, A.
1963 Phosphatase - Aktivität in Hydathoden, Protoplasma,
 57 : 371-380.
- Johansen, D.A.
1940 Plant Microtechnique. New York, Mc.Graw-Hill Book C^o
- Lawrence, G.H.M.
1951 Taxonomy of vascular plants, The Macmillan Company.
 New York. 823 p.p.
- Loomis, W.D. y R. Croteau.
1973 Biochemistry and Physiology of lower terpenoids.
 Recent Adv. Phytochem., 6 : 147-185.
- Lüttge, U.
1971 Structure and function of plant glands. Ann.
 Rev. Plant. Physiol. 22 : 23-44.

- Mollenhauer, H. H.
1965 Transition forms of Golgi apparatus secretion vesicles, J. Ultrastruct. Res, 12 : 439-446.
- Mollenhauer, H. H. y D.T. Morré,
1966 Golgi apparatus and Plant secretion. Ann Rev. Plant Physiol. 17 : 27-46,
- Mollenhauer, H. H.
1967 The fine structure of mucilage secreting cells of Hibiscus esculentus pods, Protoplasma, 63 : 353-362
- Schindler A.K.
1905 Halorrhagaceae. En: Engler, A. Das Pflanzenreich, 23 : 1-133
- Schnepf, E.
1961 Licht-und electronenmikroskopische Beobachtungen an Insektivoren Drüsen über die Sekretion des Fangschleimes Flora, 151 : 73-87.
- Schnepf, E.
1965 Die Morphologie der Sekretion in pflanzlichen Drüsen. Ber. dt. bot. Ges., 78 : 478-483.
- Schnepf, E.
1968 Zur Feinstruktur der schleimsezernierenden Drüsenhaare auf der Ochrea von Rumex und Rheum Planta, 79 : 22-34.

Schnepf, E.

- 1969 Sekretion und Exkretion bei Pflanzen Protoplasmatologia, VIII, 8, Sringe Verlag, Viena and New York.

Schnepf, E.

- 1974 Gland cells. En: Dynamic aspects of plant ultrastructure, por A.W. Robards. Mc. Graw Hill. England.

Sperlich, A.

- 1939 Das trophische Parenchym. B, Exkretionsgewebe.
En: K. Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie
Band 4, Lief 38. Gehruder Barntraeger, Berlin.

Stevens, A.B.P.

- 1956 The structure and development of hydathodes of Caltha palustris L. New Phytol, 55 . 339-345.

Tucker, S.C. y Hoefert, L.L'

- 1968 Ontogeny of the tendril in Vitis vinifera, Am. J. Bot. 55 : 1110-1119

Wilson, C. y Loomis, W.

- 1968 Botánica. Unión tipográfica editorial hispano-americanana. México.

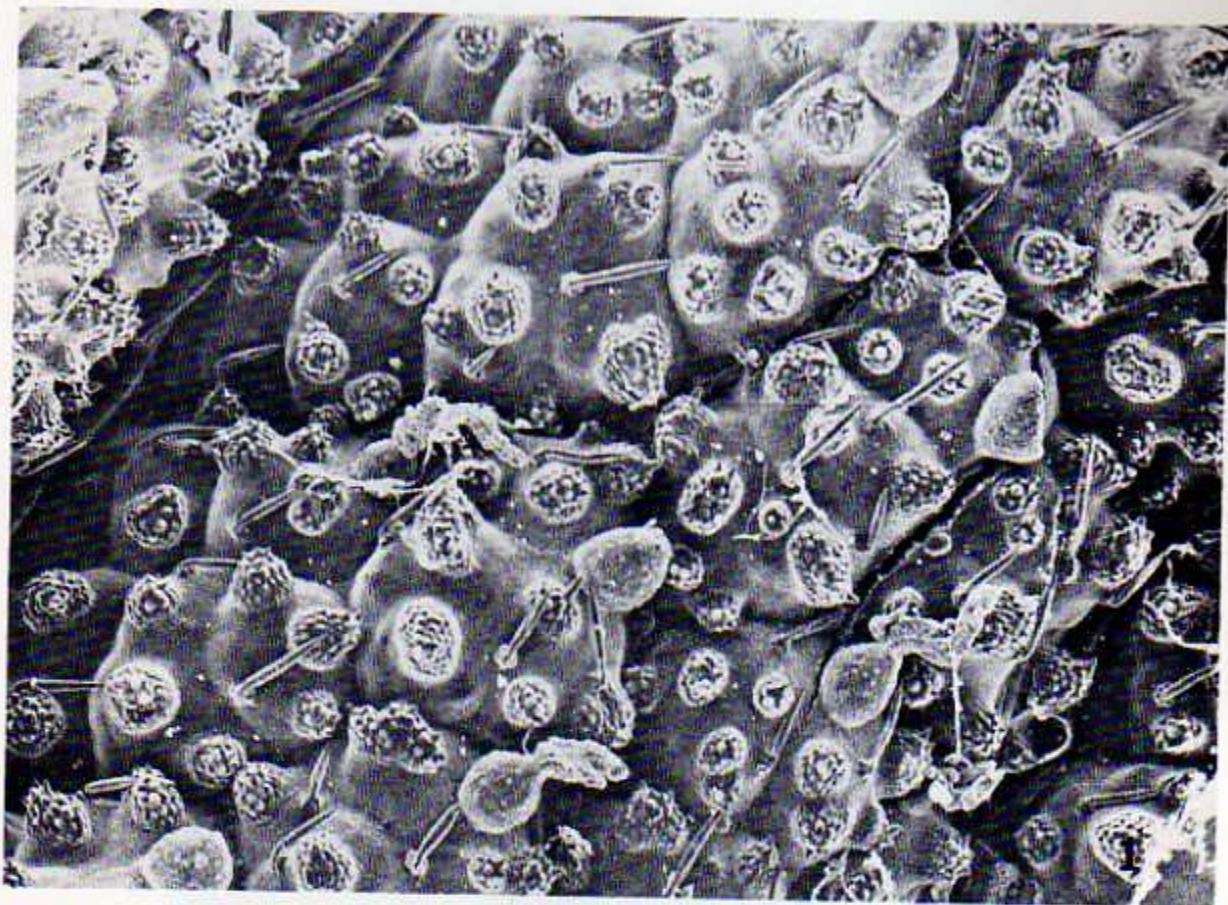


Figura 1. Micrografía electrónica de barrido de la superficie abaxial de una hoja muy joven de Gunnera insignis, mostrando las areolas y las estructuras glandulares. 30X.

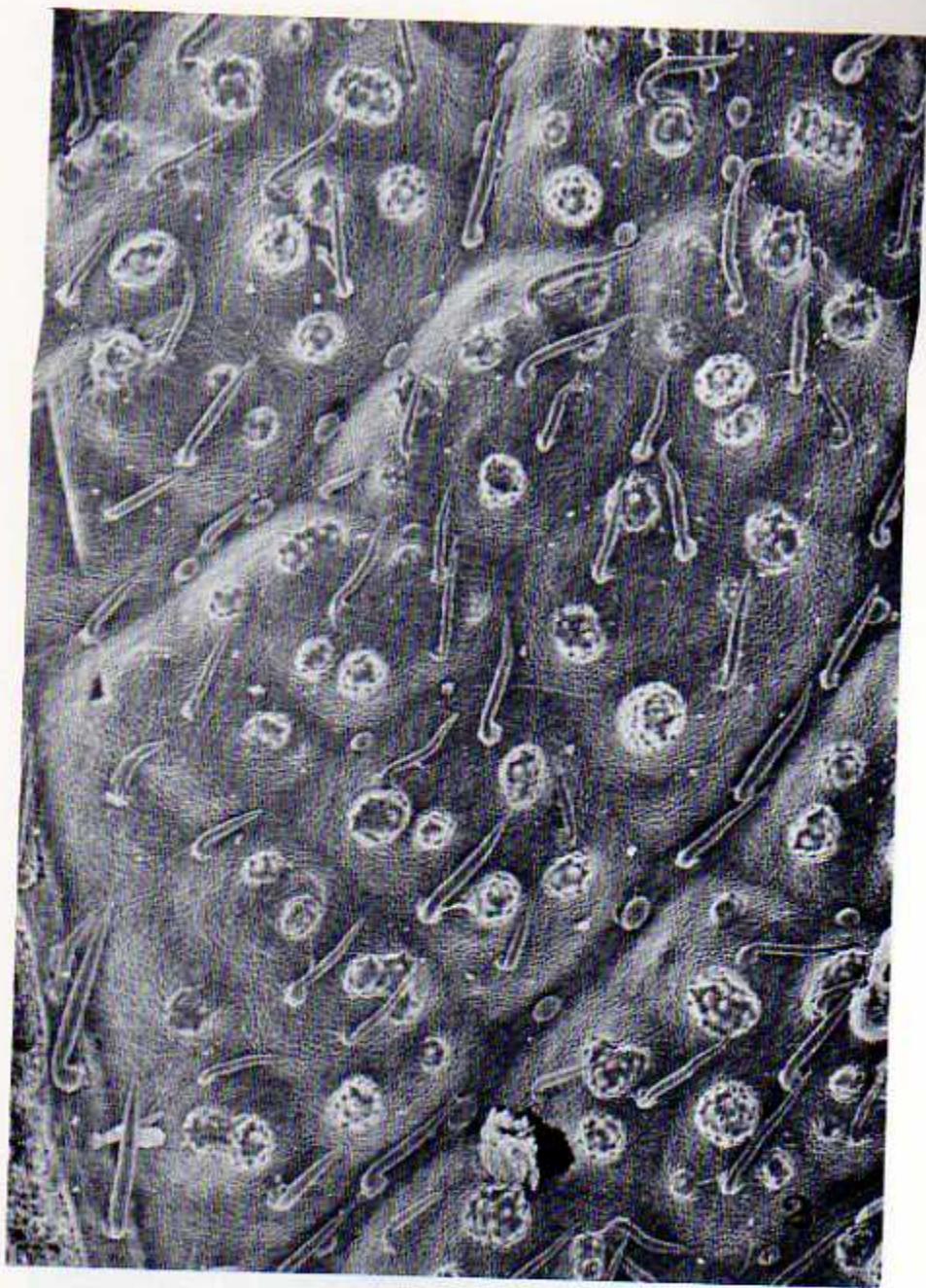


Figura 2. Micrografía electrónica de barrido de la superficie adaxial de una hoja adulta de Gunnera insignis, mostrando las areolas y la estructuras glandulares. 30X.



Figura 3. Micrografía electrónica de barrido de la superficie adaxial de una hoja de Gunnera insignis, mostrando las estructuras glandulares. 135X.

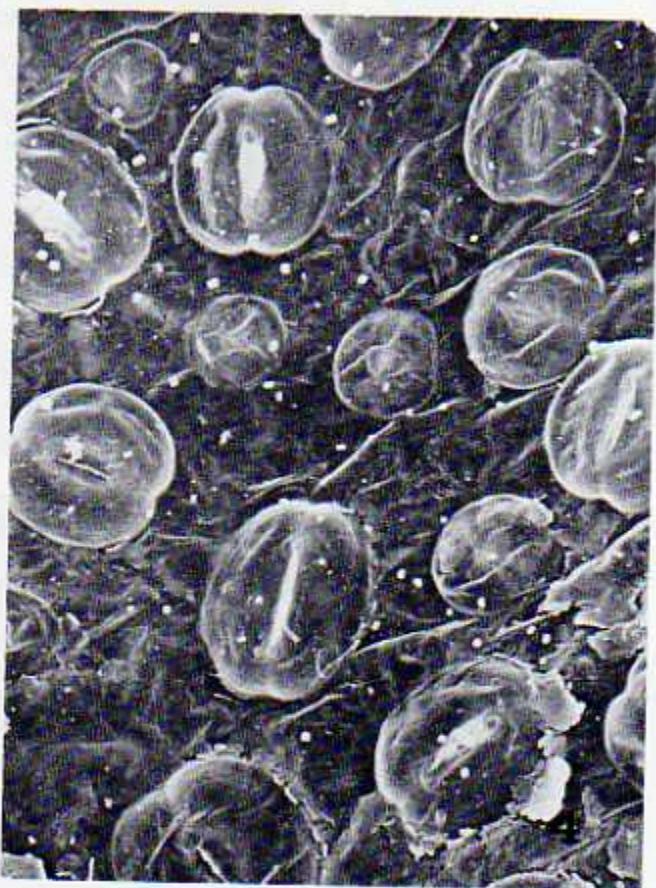


Figura 4. Micrografía electrónica de barrido de la superficie abaxial de una hoja de Gunnera insignis, mostrando los estomas. 600X.

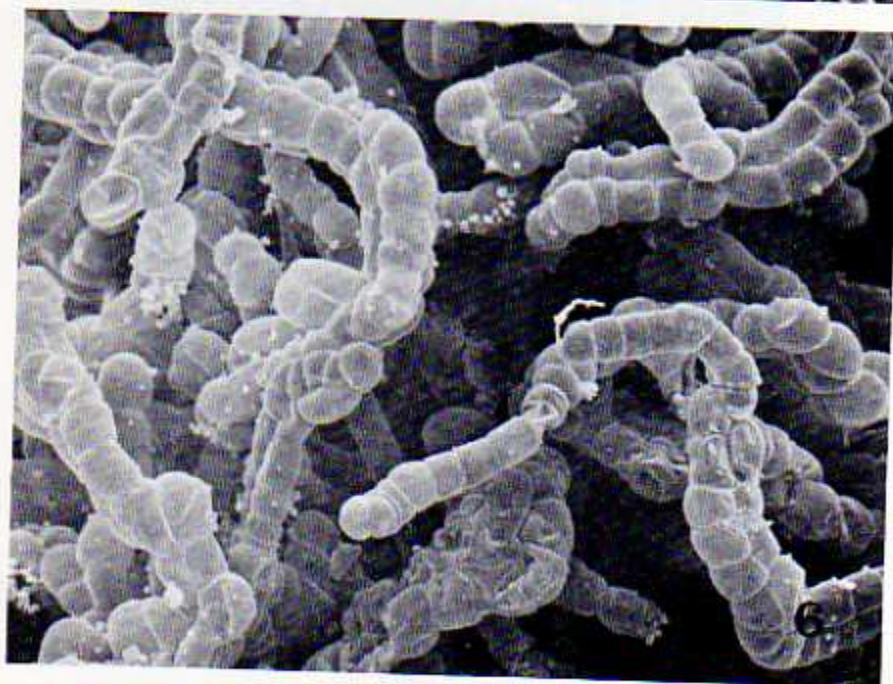
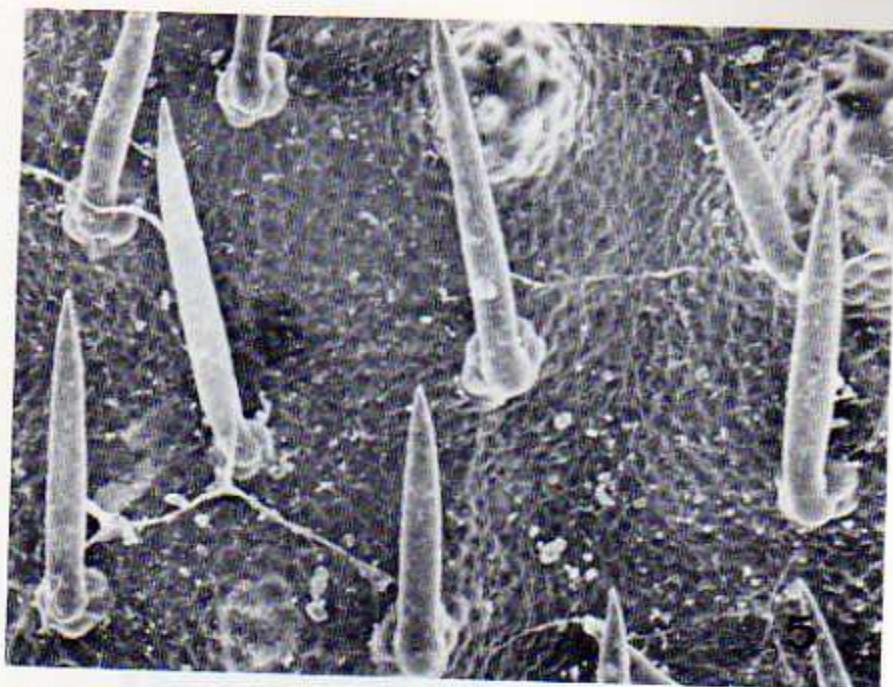


Figura 5. Micrografía electrónica de barrido de la superficie adaxial de la lámina foliar de Gunnera insignis, mostrando tricomas unicelulares. 150X.

Figura 6. Micrografía electrónica de barrido de la superficie abaxial de la lámina foliar de Gunnera insignis, mostrando tricomas multicelulares. 150X.

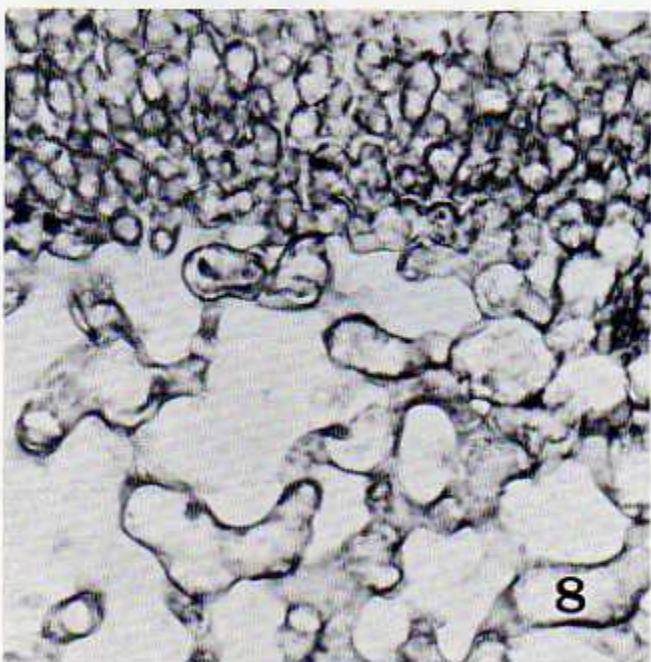
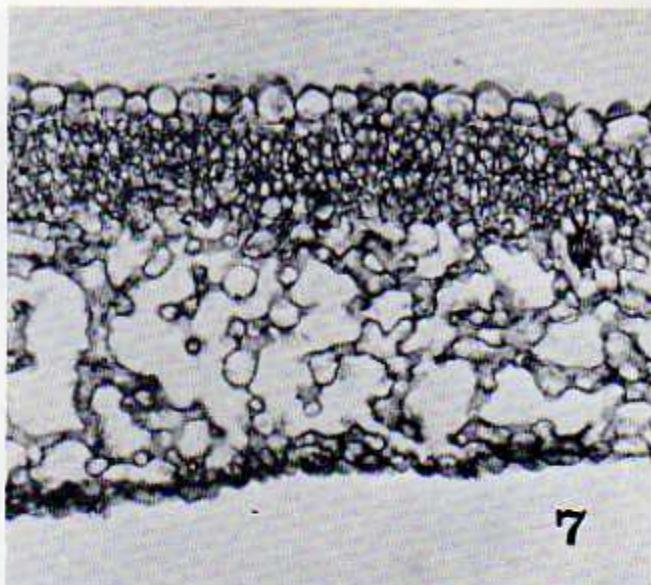


Figura 7. Micrografía de luz de una sección transversal de una hoja de Gunnera insignis, mostrando la epidermis y el mesofilo. 100X.

Figura 8. Micrografía de luz del mesofilo de una hoja de Gunnera insignis. 325X.



Figura 9. Micrografía electrónica de transmisión de células de la epidermis de la hoja de Gunnera insignis. N: núcleo; V: vacuola; Ca: cuerpo de almacenamiento. 5.000X.

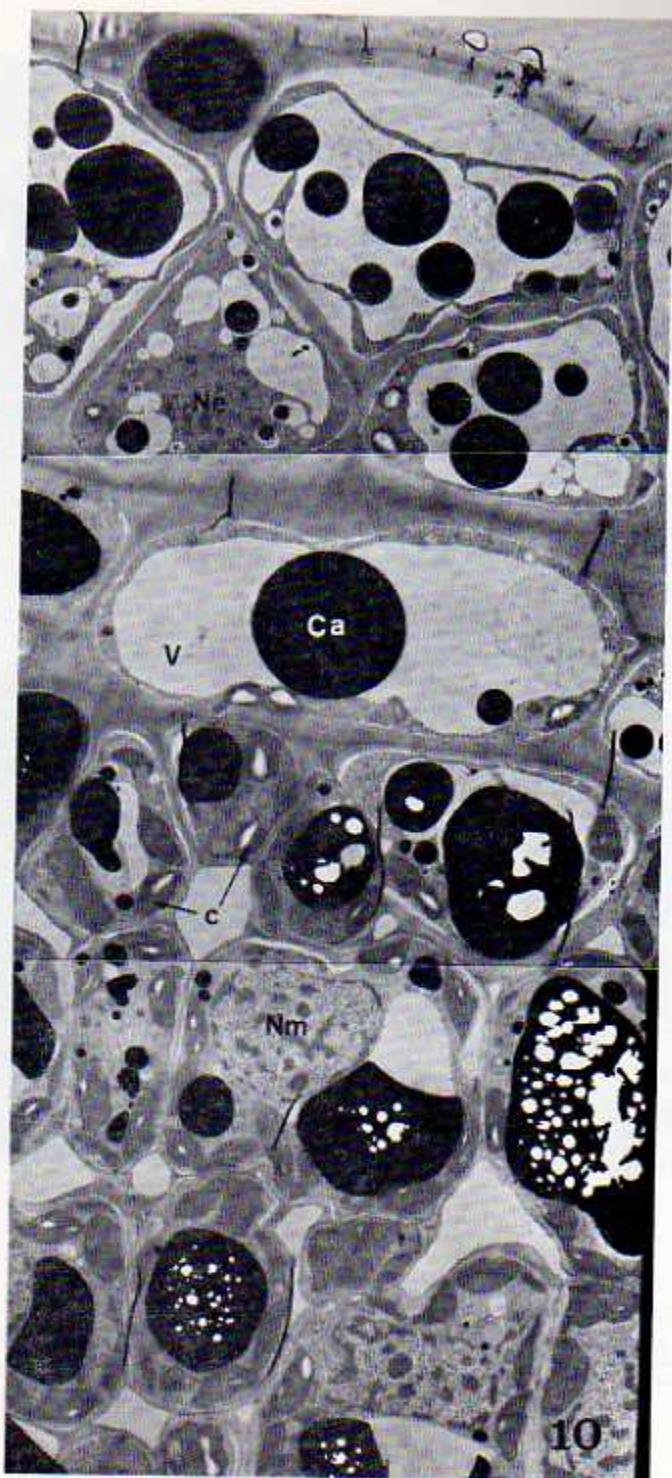


Figura 10. Reconstrucción de la epidermis y del mesófilo de una hoja de *Gunnera insignis*, mediante una serie de micrografías electrónicas de transmisión. Ne: núcleo de la epidermis; Nm: núcleo del mesófilo; Ca: cuerpo de almacenamiento masivo; V: vacuola; c: cloroplasto. 2.750X.



Figura 11. Micrografía electrónica de transmisión de una célula del mesofilo de una hoja de Gunnera insignis. N: núcleo; V: vacuola; Cl: cloroplasto; Ca: cuerpo de almacenamiento masivo. 6.000X.

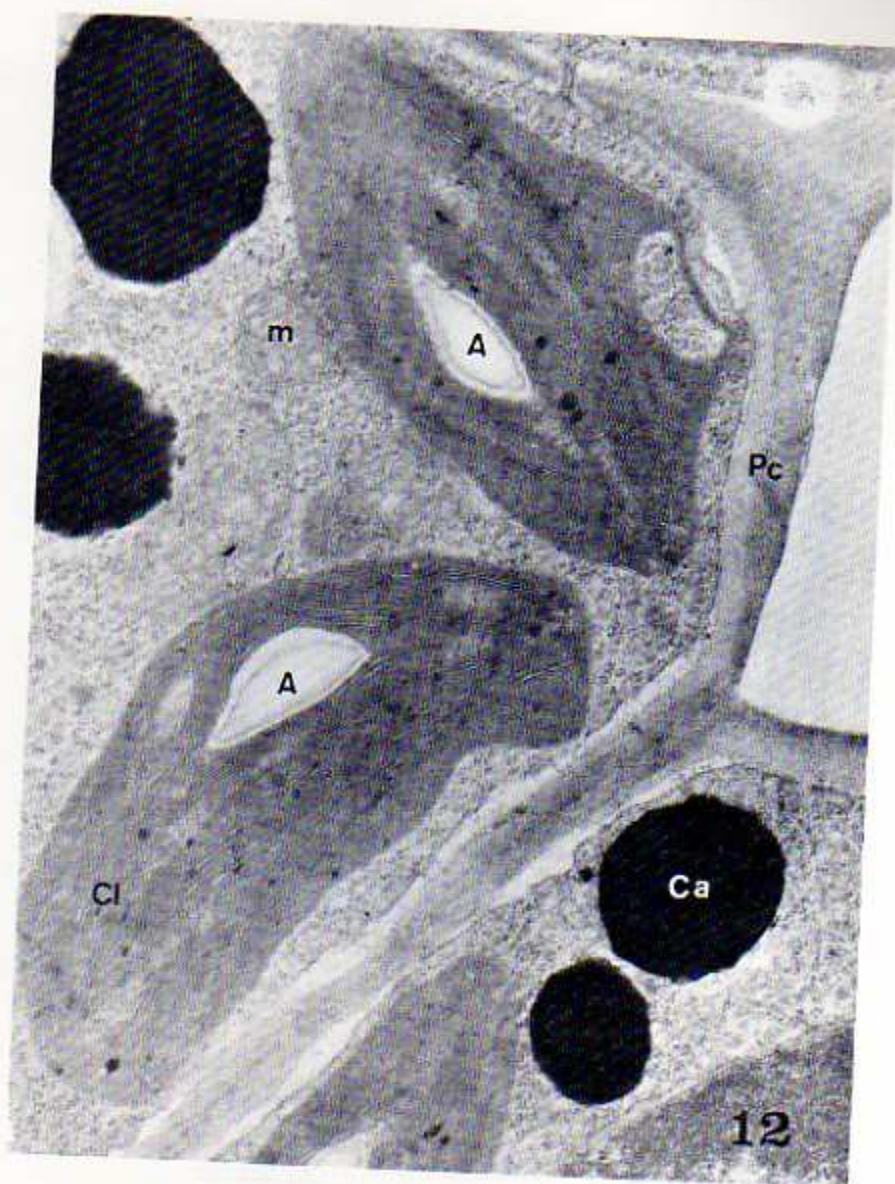


Figura 12. Micrografía electrónica de transmisión de los cloroplastos de una célula del mesófilo de una hoja de Gunnera insignis. Cl: cloroplasto; A: almidón; Ca: cuerpo de almacenamiento masivo; Pc: pared de celulosa; m: mitocondria. 2.500X.

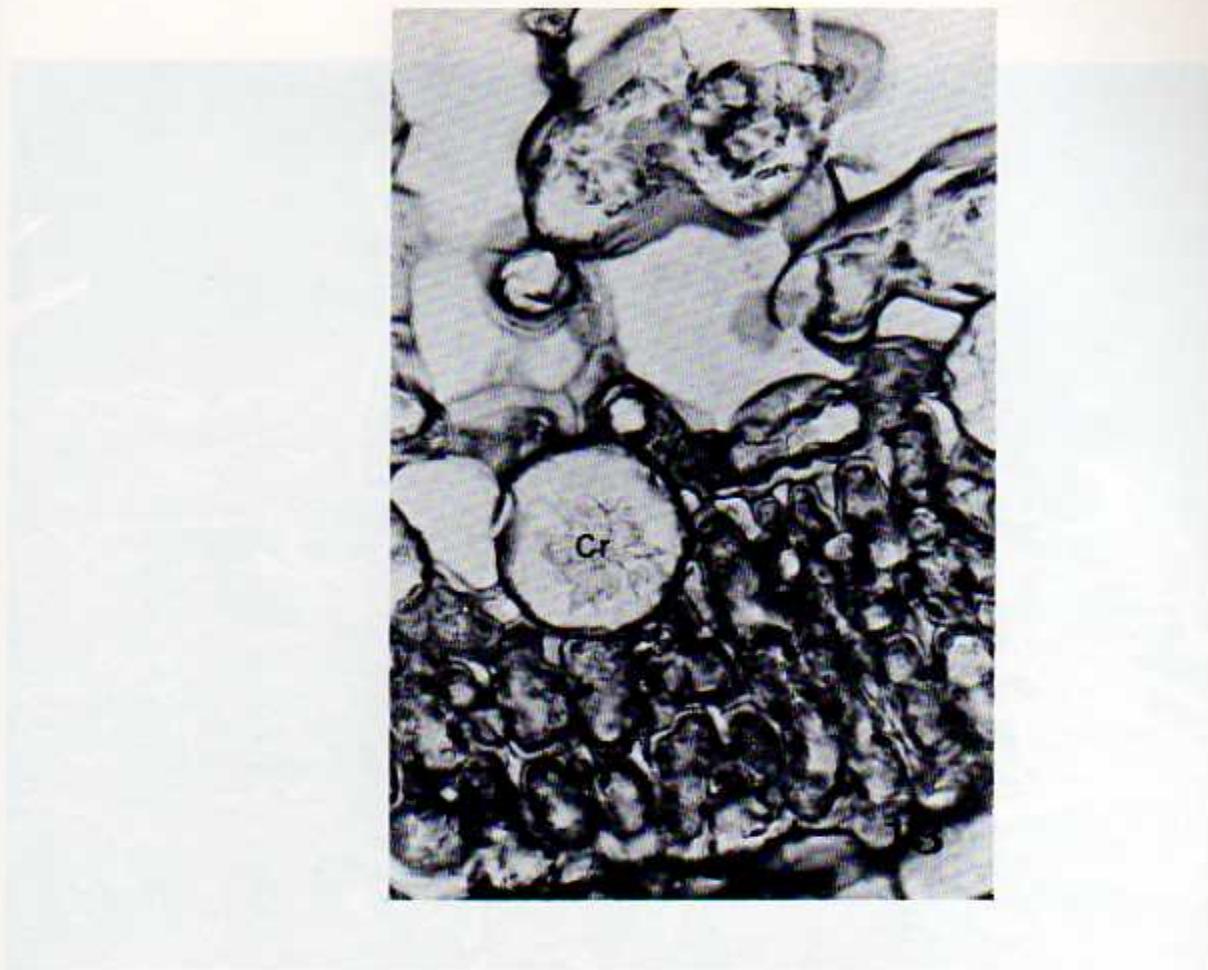


Figura 13. Micrografía de luz de una zona del mesófilo de una hoja de Gunnera insignis. Cr: cristal en forma de drusa. 500X.

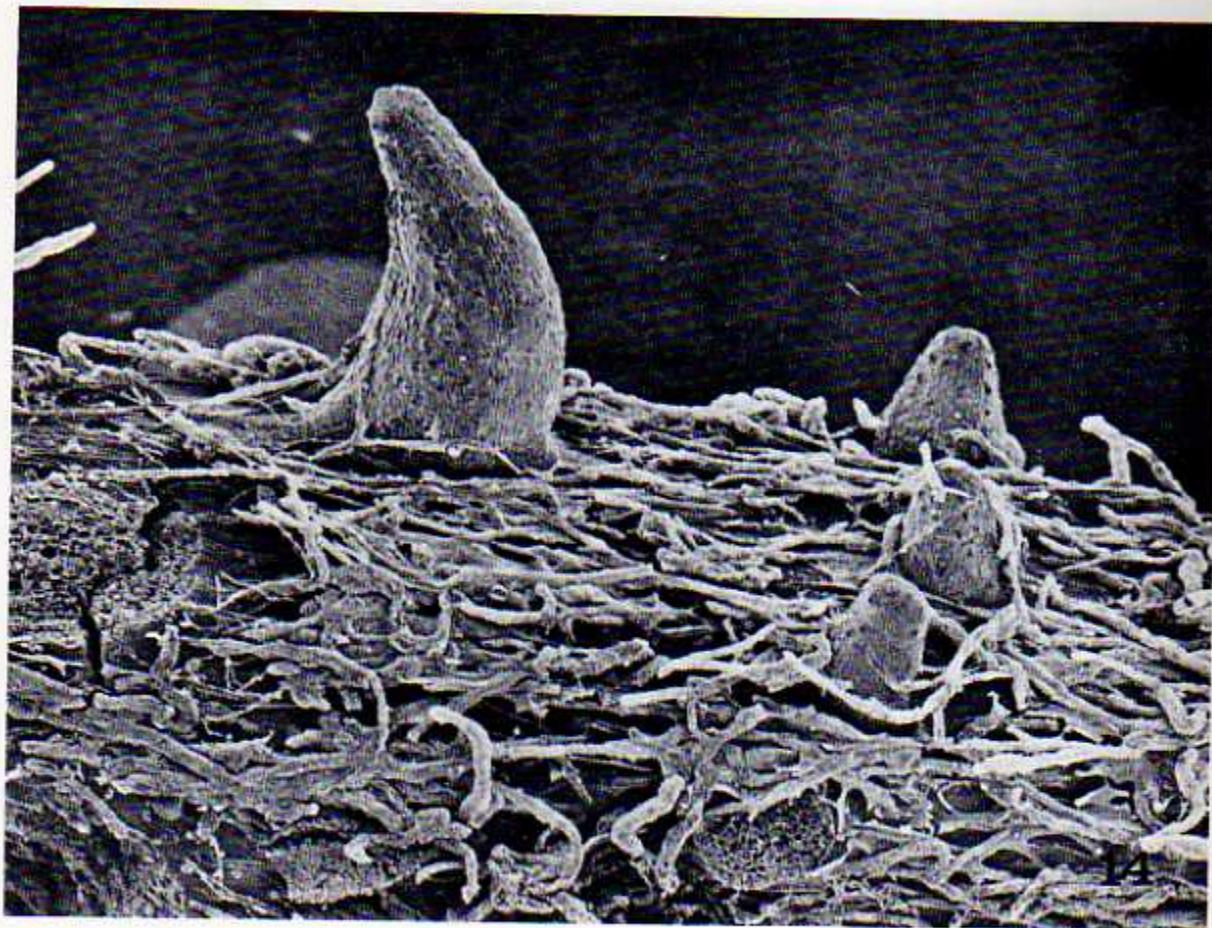


Figura 14. Micrografía electrónica de barrido de hidátodos cubiertos de mucílago en superficie abaxial de una hoja de *Gunnera insignis*. 30X.

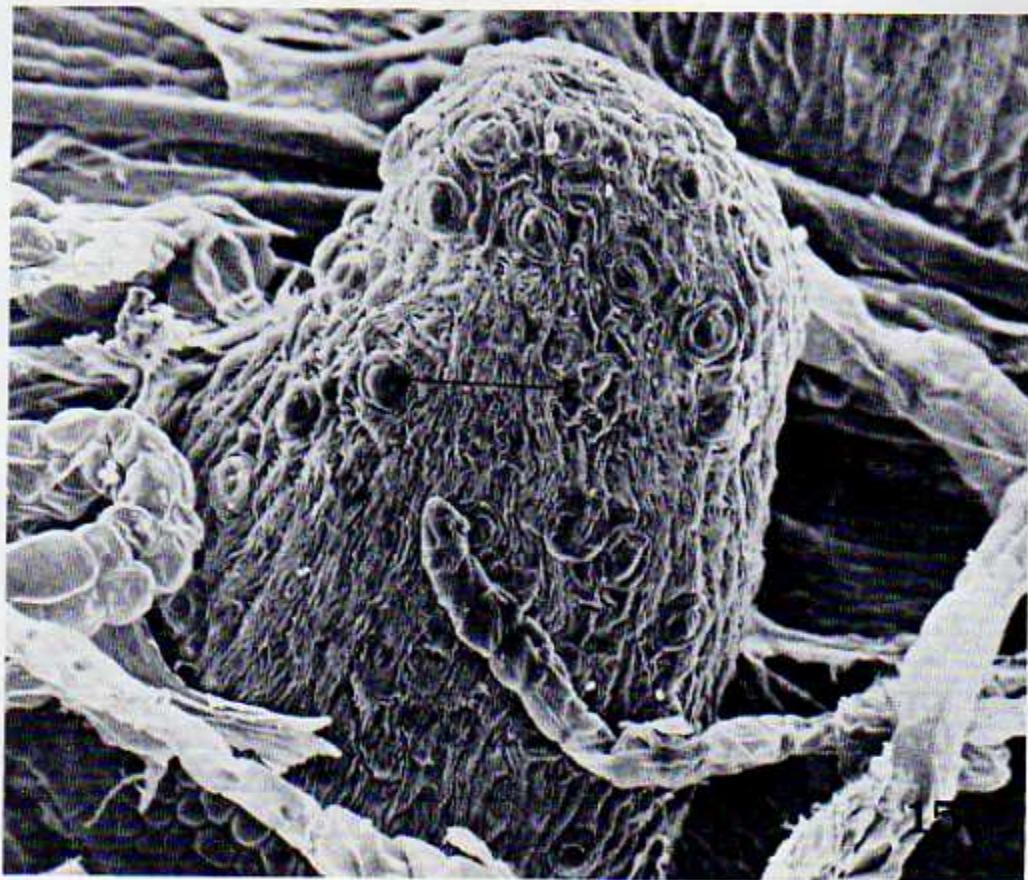


Figura 15. Micrografía electrónica de barrido de un hidátodo en superficie abaxial de una hoja de Gunnera insignis. E: estoma. 225X.

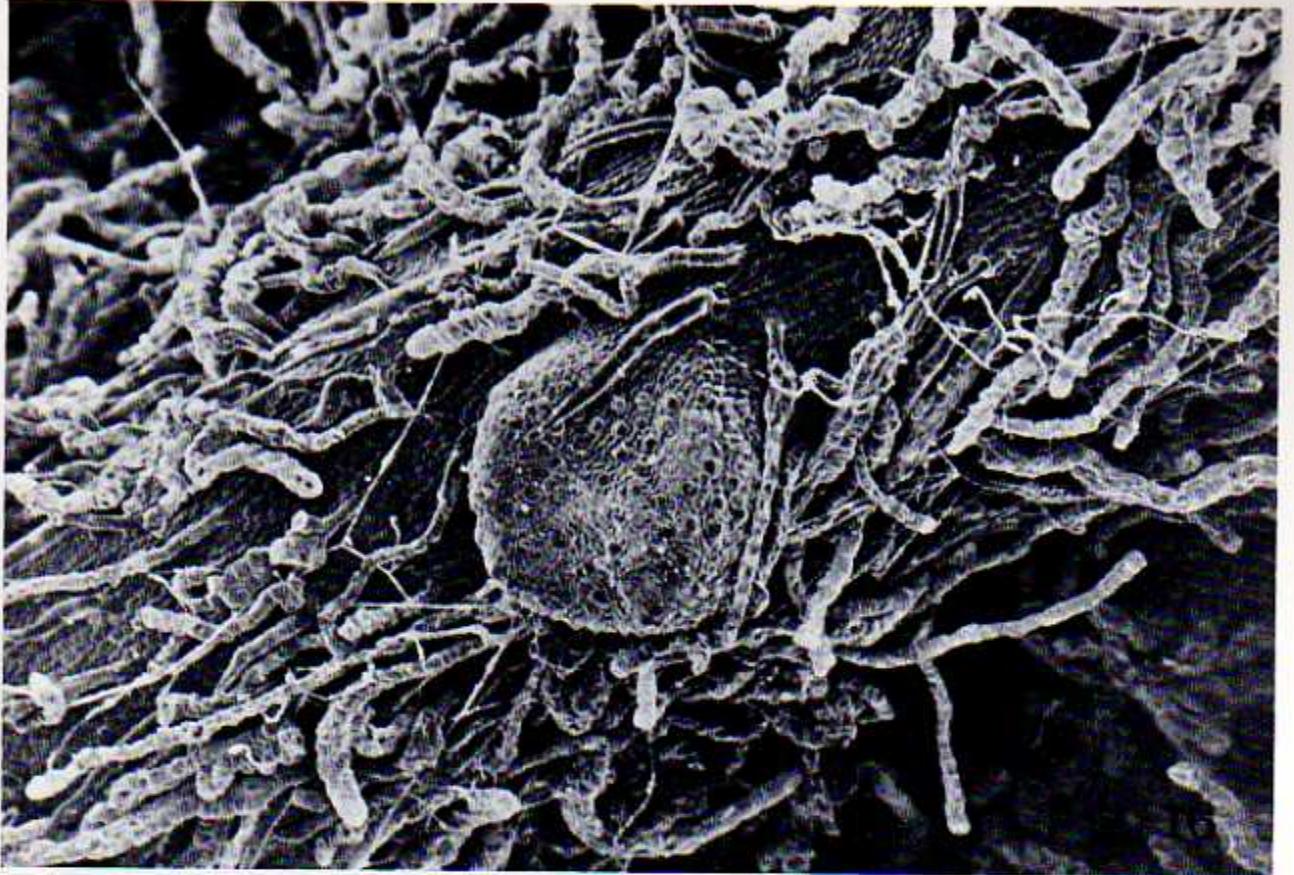


Figura 16. Micrografía electrónica de barrido de un hidátodo localizado sobre la vena media de una hoja de Gunnera insignis. 80X.

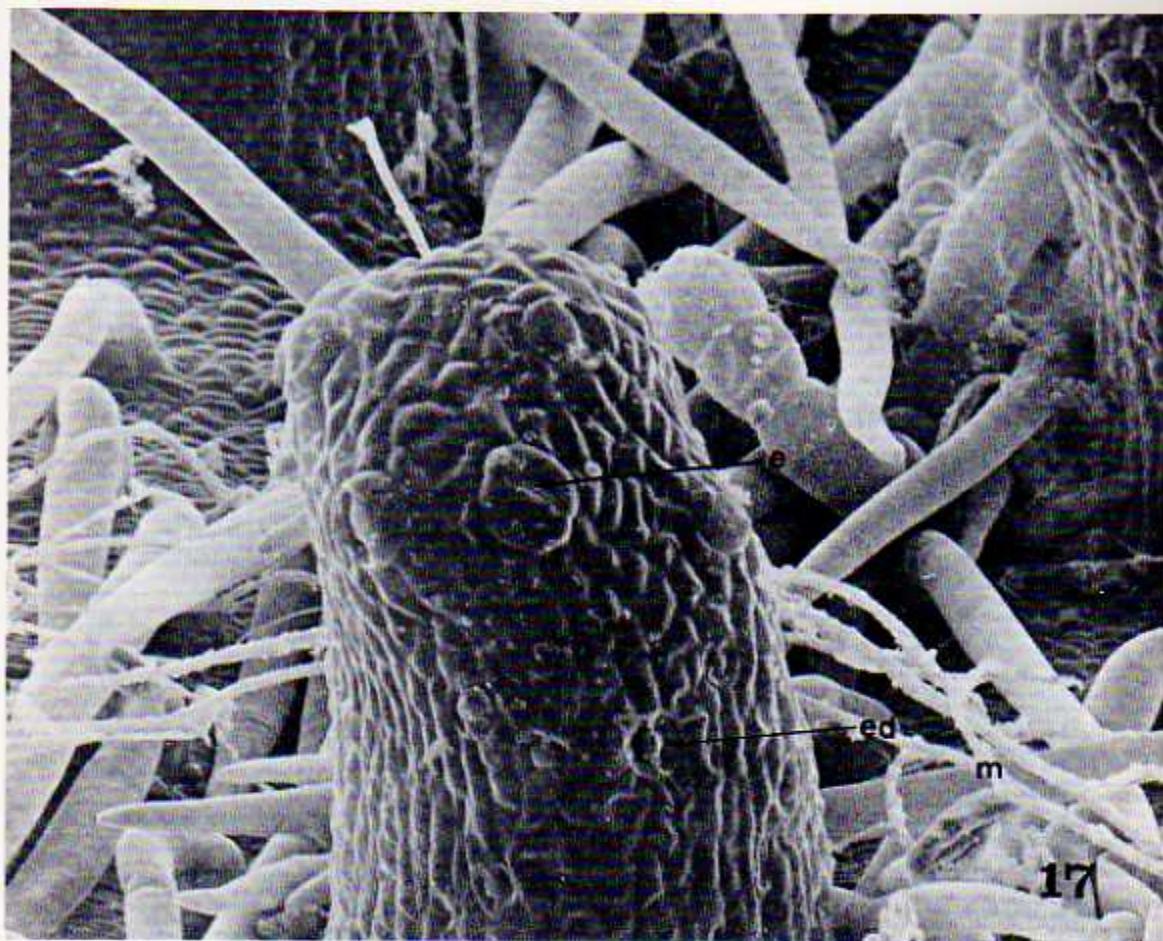


Figura 17. Micrografía electrónica de barrido del extremo distal de un hidátodo de Gunnera insignis cubierto de mucílago. e: estoma; m: mucílago; ed: estoma destruido. 700X.

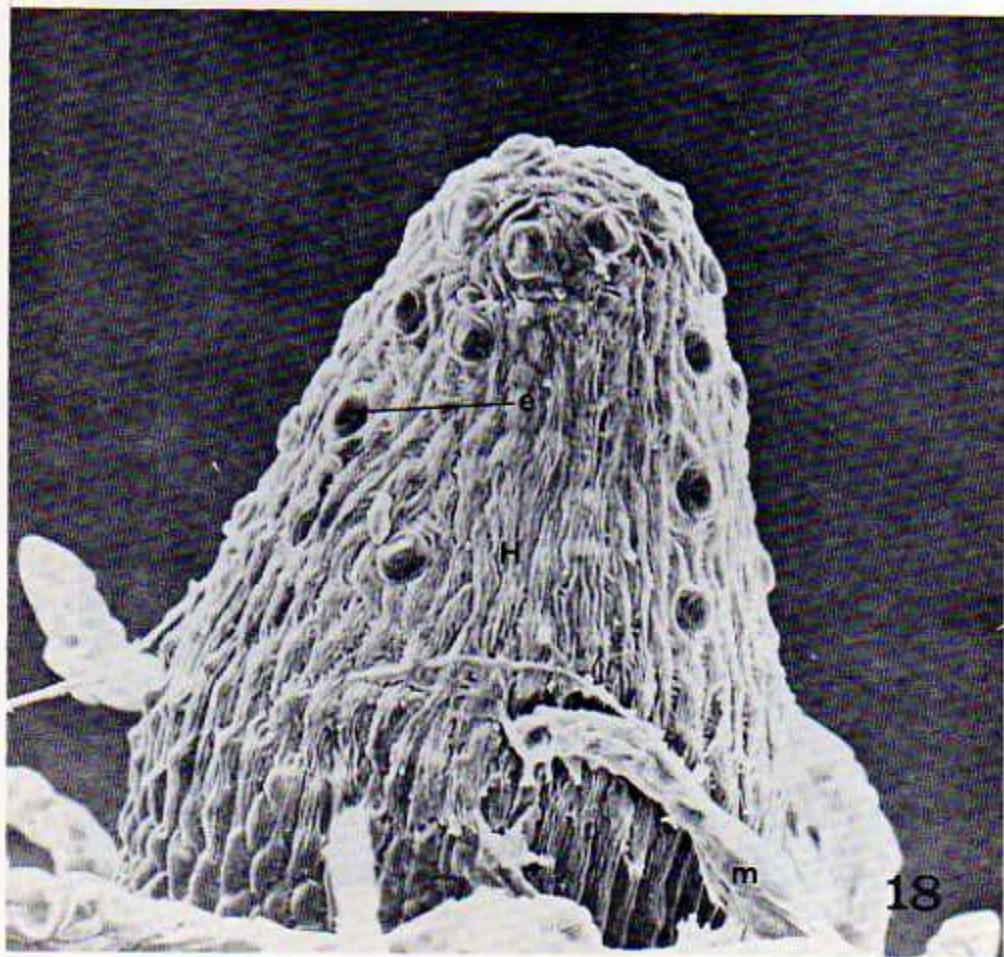


Figura 18. Micrografía electrónica de barrido de un hidátodo abierto de mucílago de la superficie adaxial de una hoja de Gunnera insignis. H: hidátodo; m: mucílago; e: estoma. 150X.

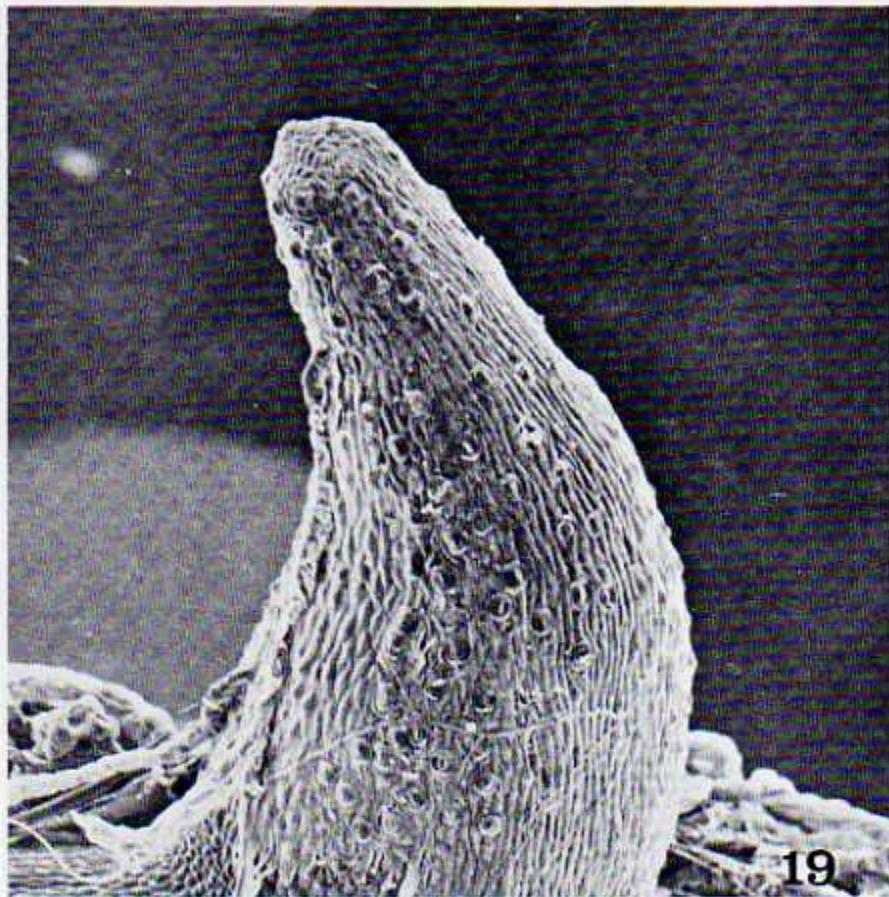


Figura 19. Micrografía electrónica de un hidátodo, cuyo extremo distal se ha alargado. 70X.

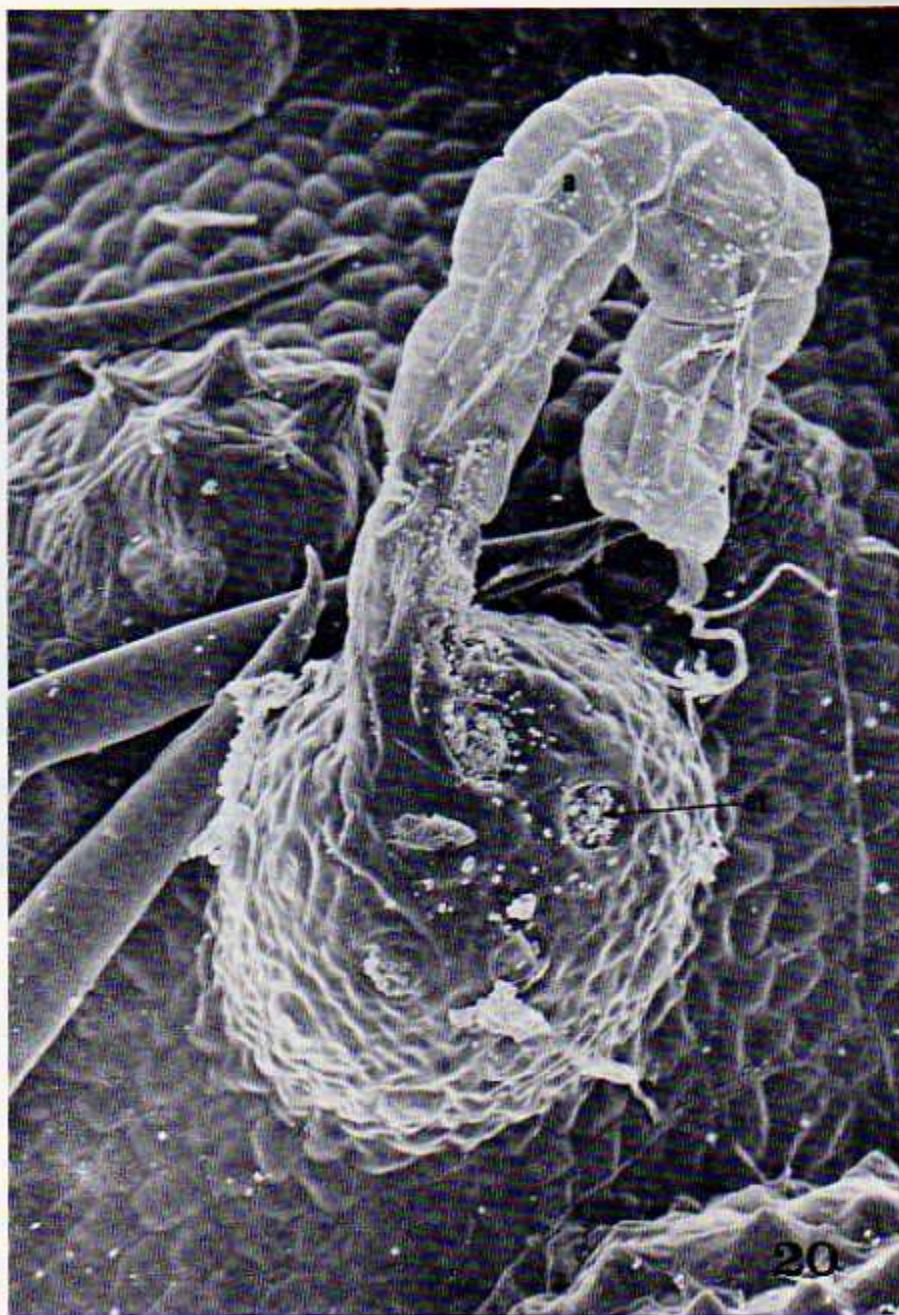


Figura 20. Micrografía electrónica de barrido de un hidá todo viejo. et: estoma atrofiado; a: apéndice. 300X.

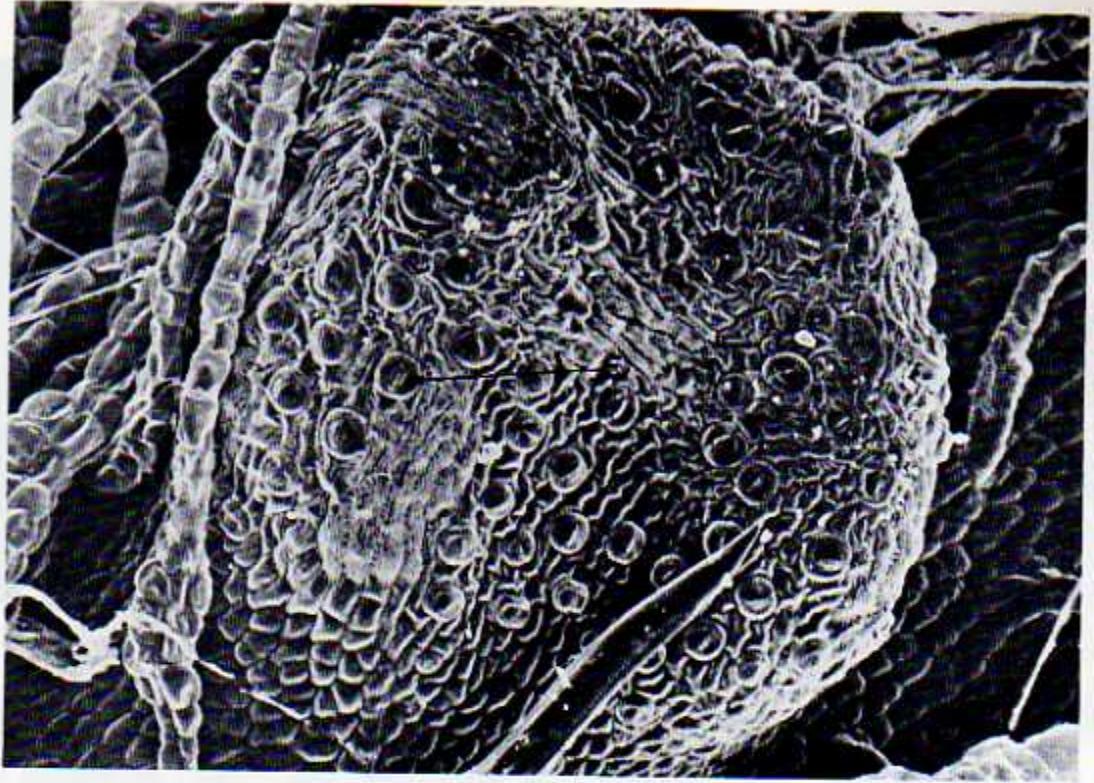


Figura 21. Micrografía electrónica de barrido de un hidátodo.
E: estoma. 150X.

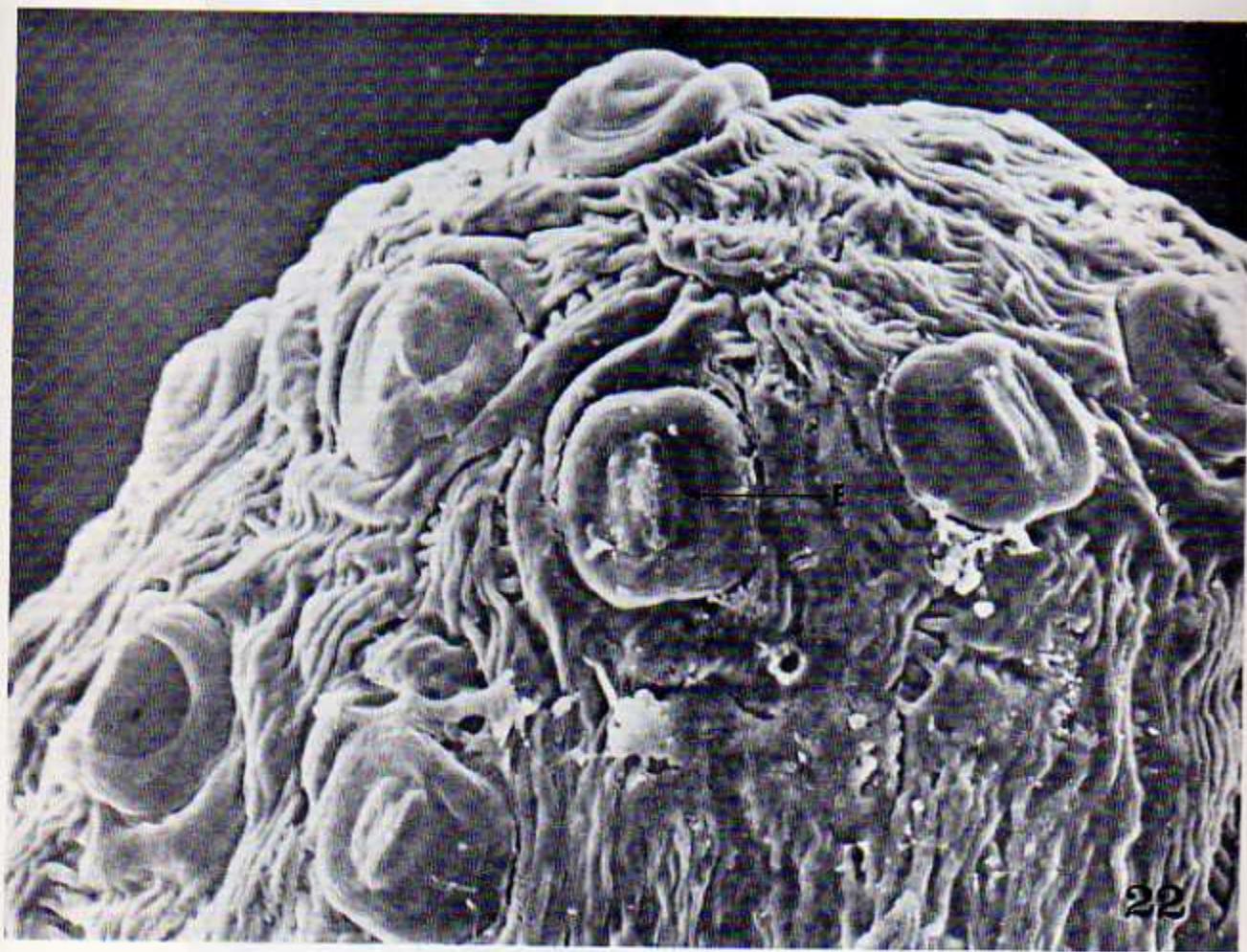


Figura 22. Micrografía electrónica de barrido de la superficie de un hidátodo.
E: estoma. 675X.

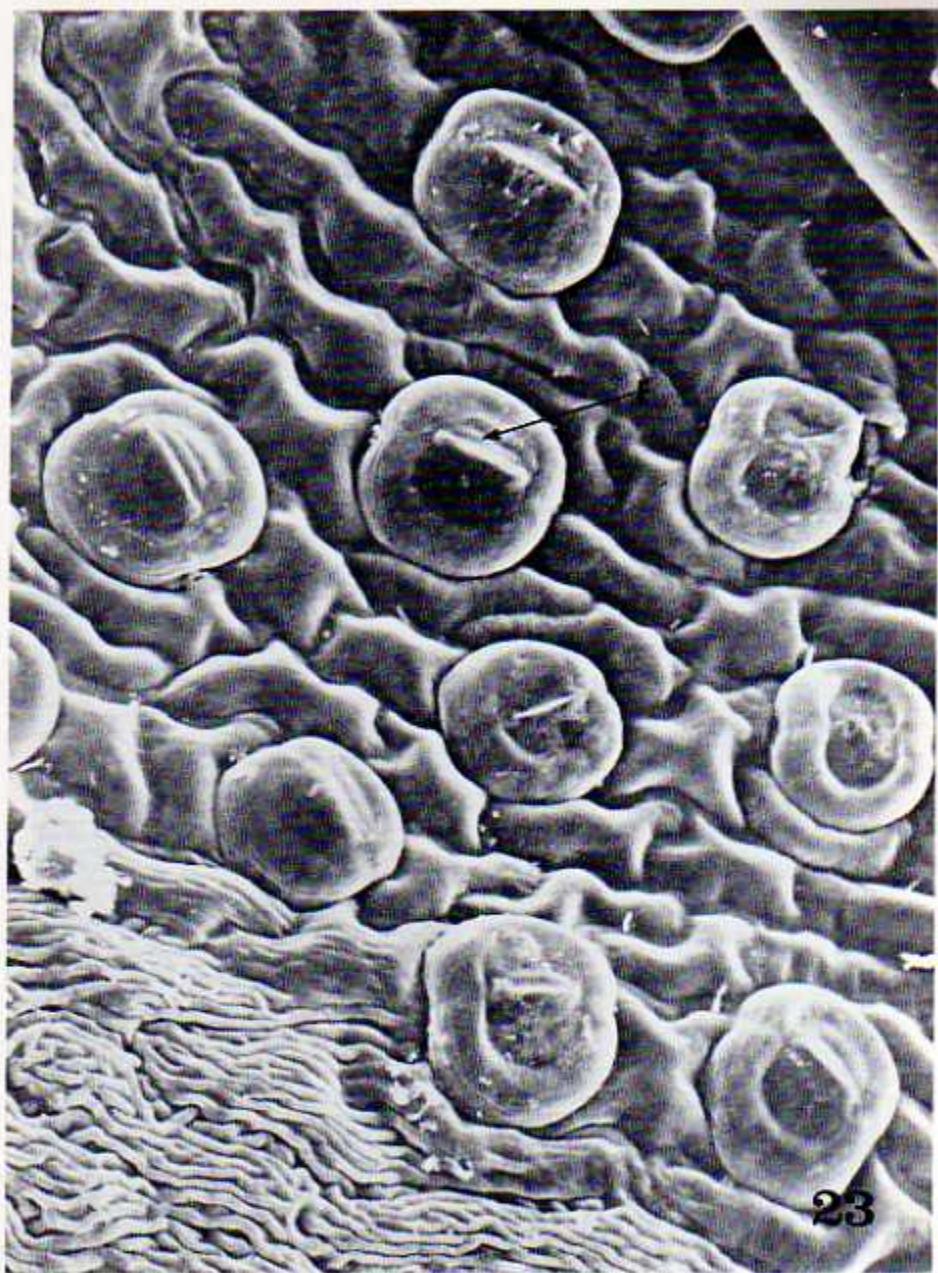


Figura 23. Micrografía electrónica de barrido de la superficie de un hidátodo. E: estoma. 750X.



Figura 24. Micrografía electrónica de barrido del estoma de un hidátodo foliar de Gunnera insignis. Cr: célula reniforme; P: poro. 2.100X.

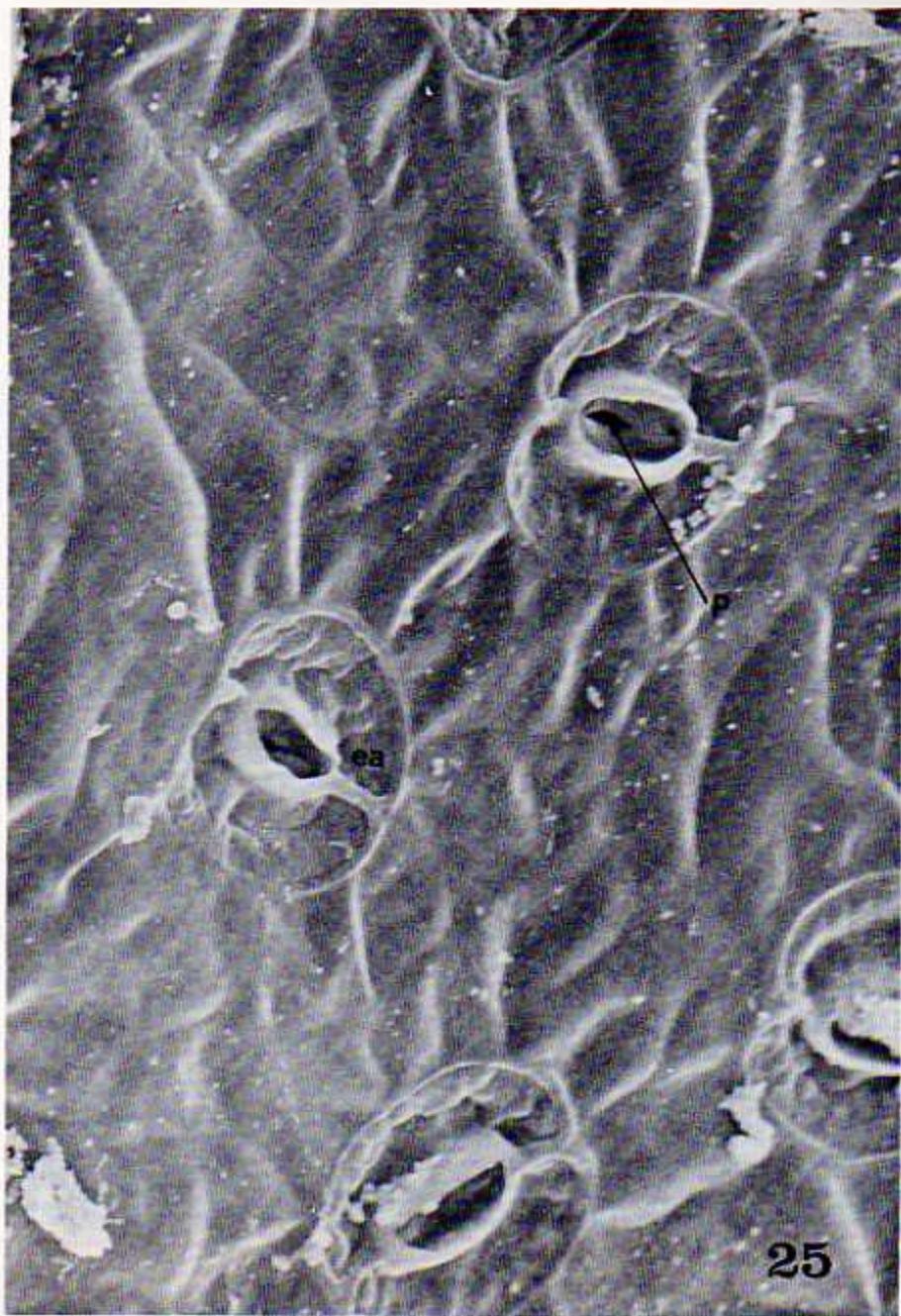


Figura 25. Micrografía electrónica de barrido de la superficie de un hidátodo viejo de Gunnera insignis. ea: estoma atrofiado; P: poro. 900X.



Figura 26. Micrografía electrónica de barrido de un estoma foliar atrofiado de Gunnera insignis, 3.300X.

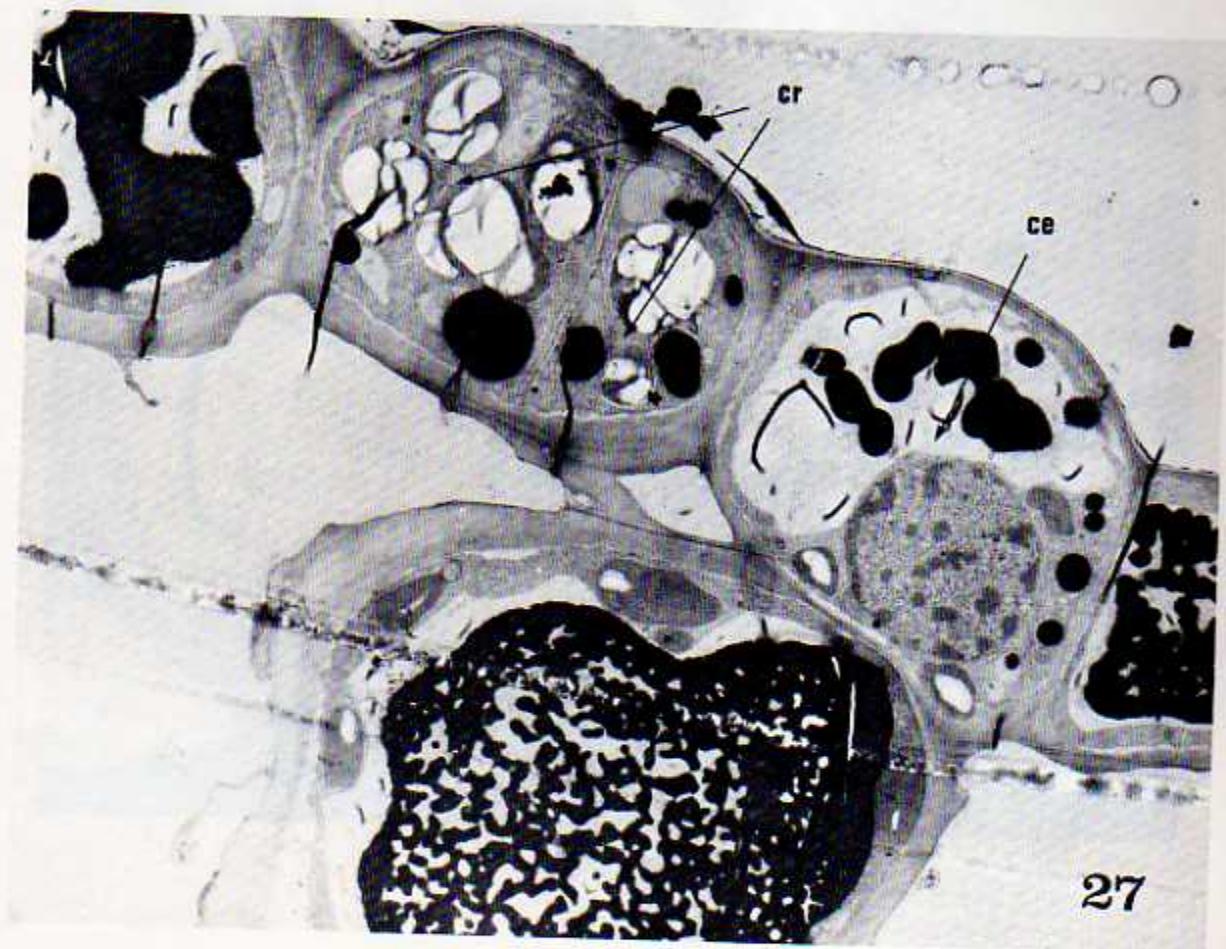


Figura 27. Micrografía electrónica panorámica de una sección de la epidermis del hidátodo. cr: células reniformes del estoma; ce: célula epitelial. 5.000X.

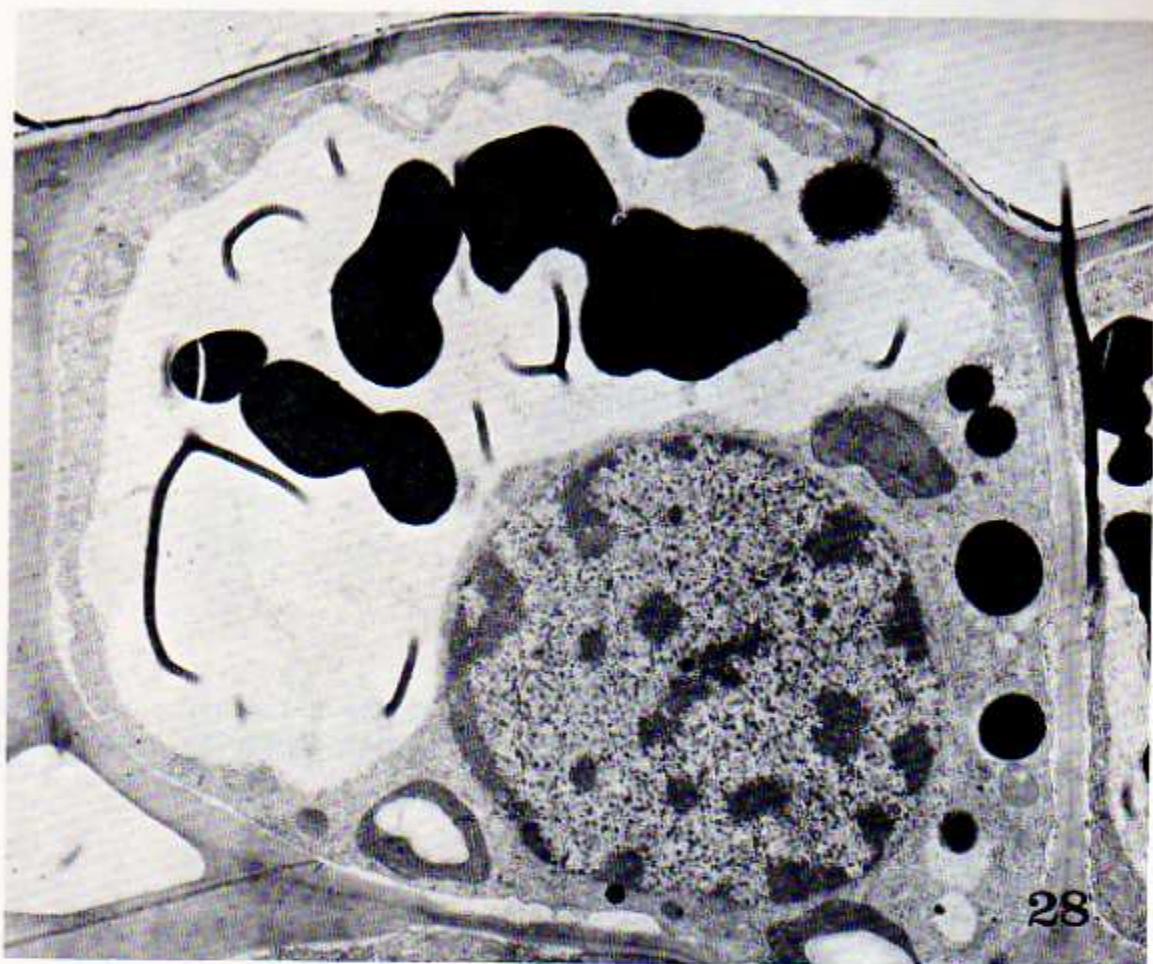
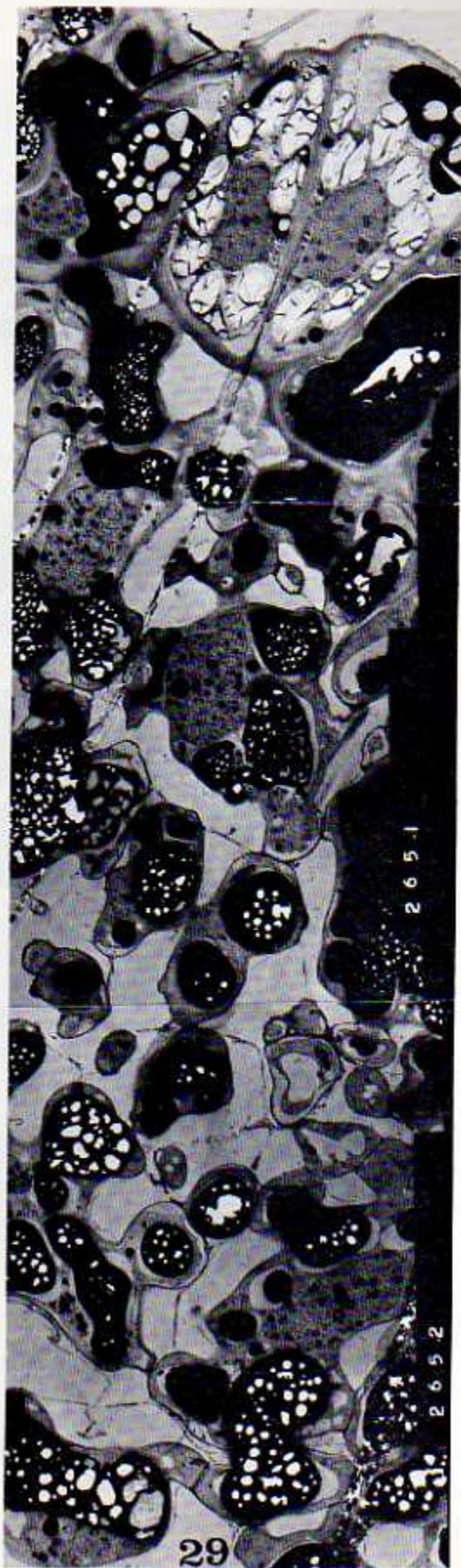
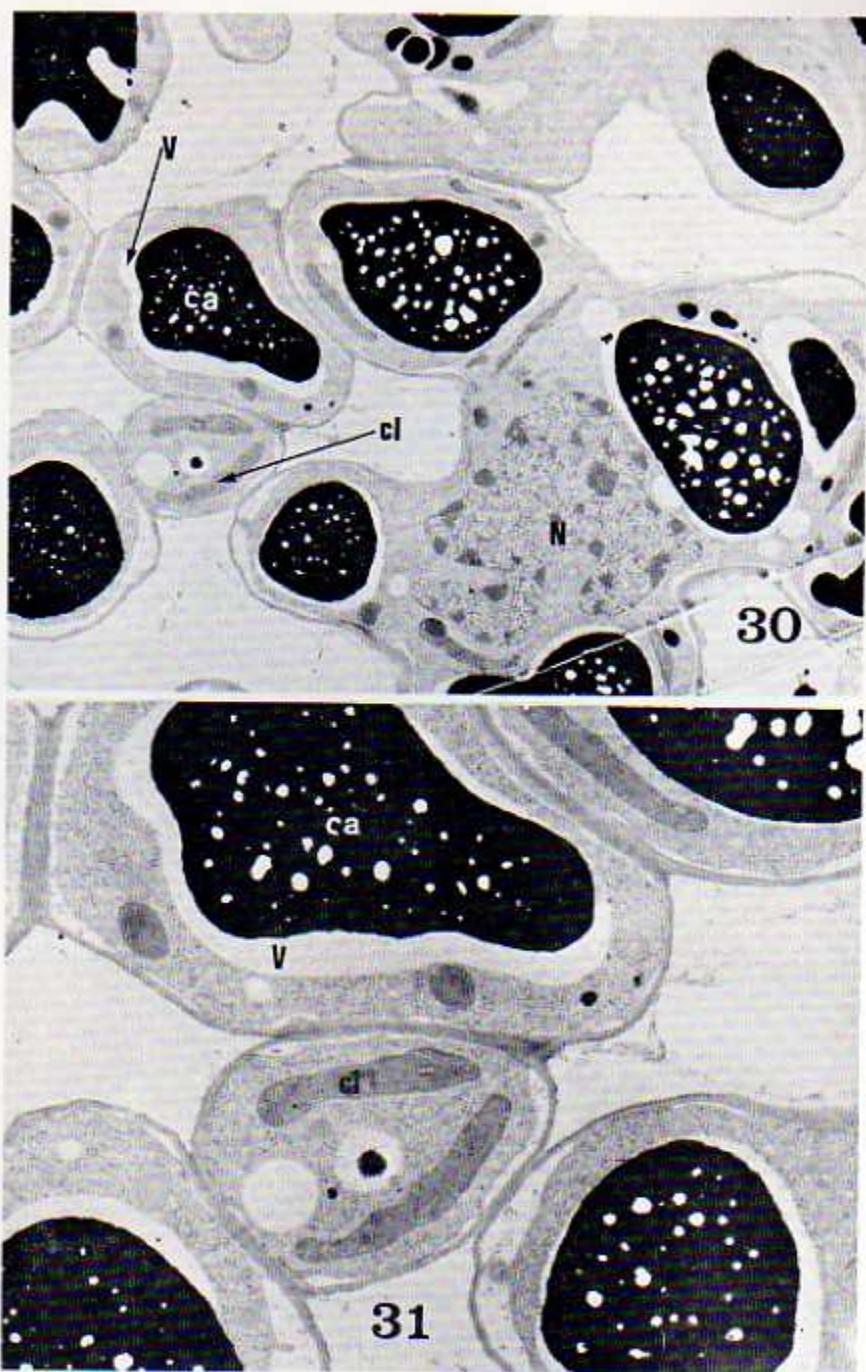


Figura 28. Micrografía electrónica de transmisión de una sección de una célula de la epidermis del hidátodo. 12.000X.

Figura 29. Reconstrucción del te
jido glandular, incluyendo estoma
y epitema. 2.200X.





Figuras 30, 31. Micrografías electrónicas de transmisión de células del epitelio. N: núcleo; ca: cuerpos de almacenamiento; cl: cloroplasto; V: vacuola. Figura 30: 4.000X, figura 31: 10.500X.

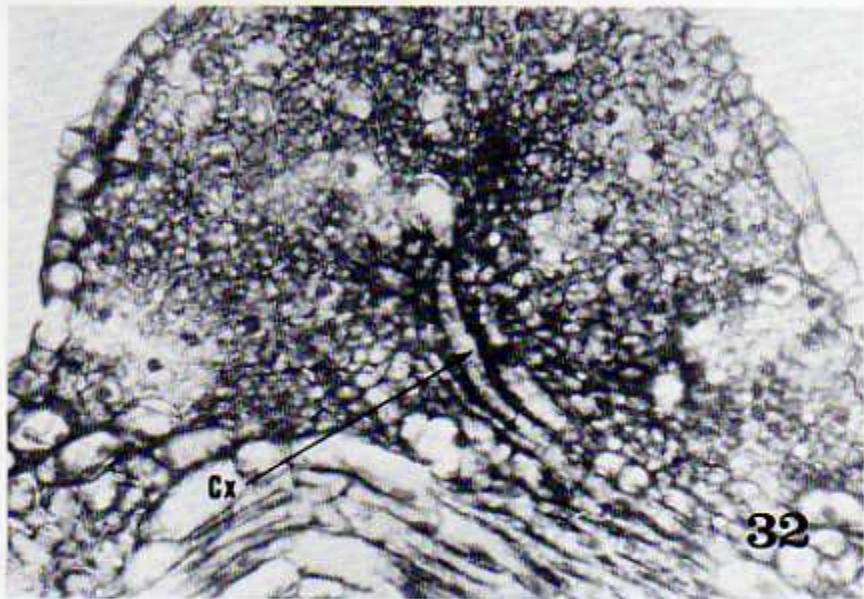


Figura 32. Micrografía de luz de una sección transversal de un hidátodo de Gunnera insignis. Cx: códon de xilema. 300X.

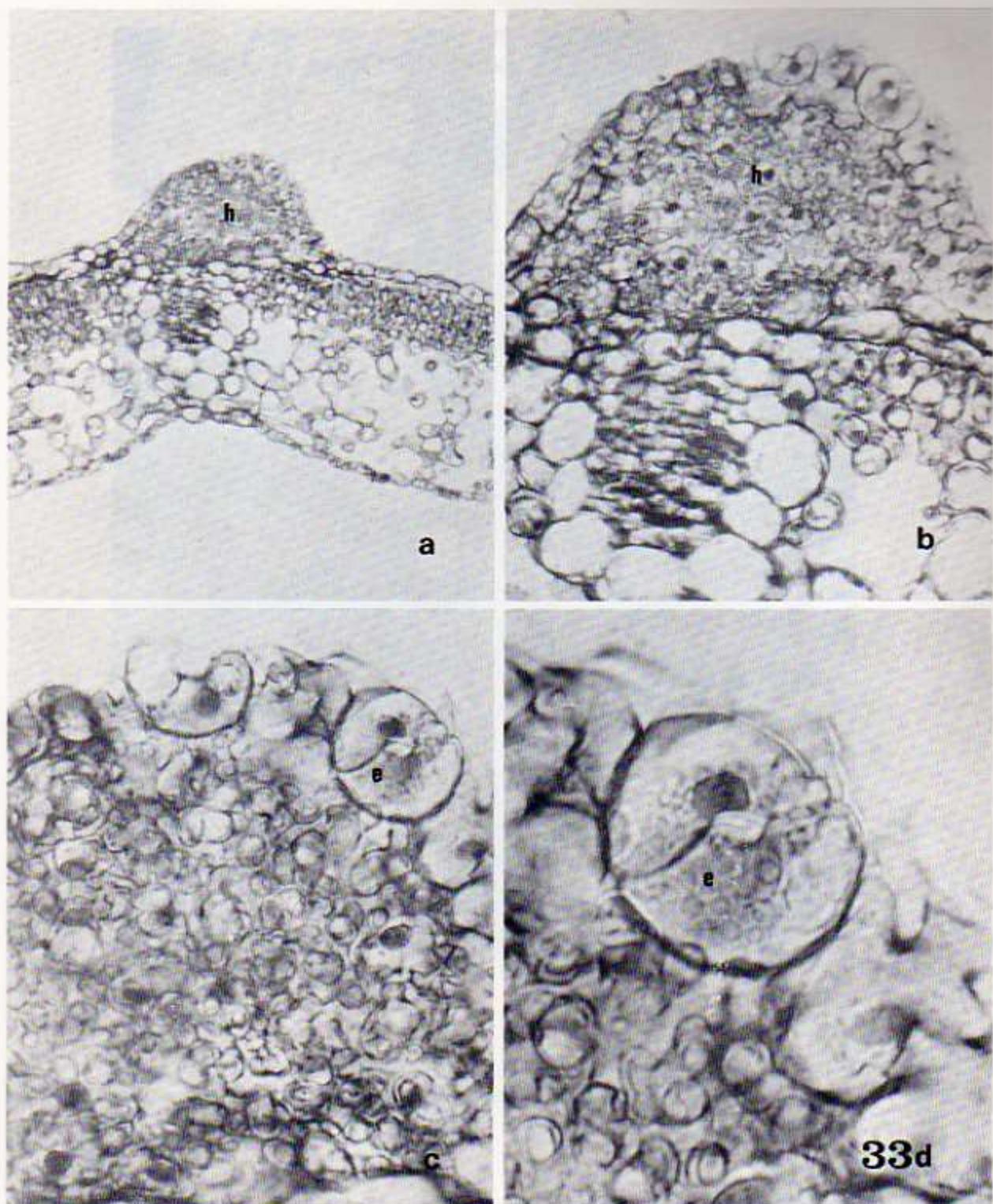


Figura 33. Micrografías de luz de secciones transversales de la hoja de Gunnera insignis. h: hidátodo; e: estoma, a: 120X; b: 300X; c: 600X; d: 1.200X.

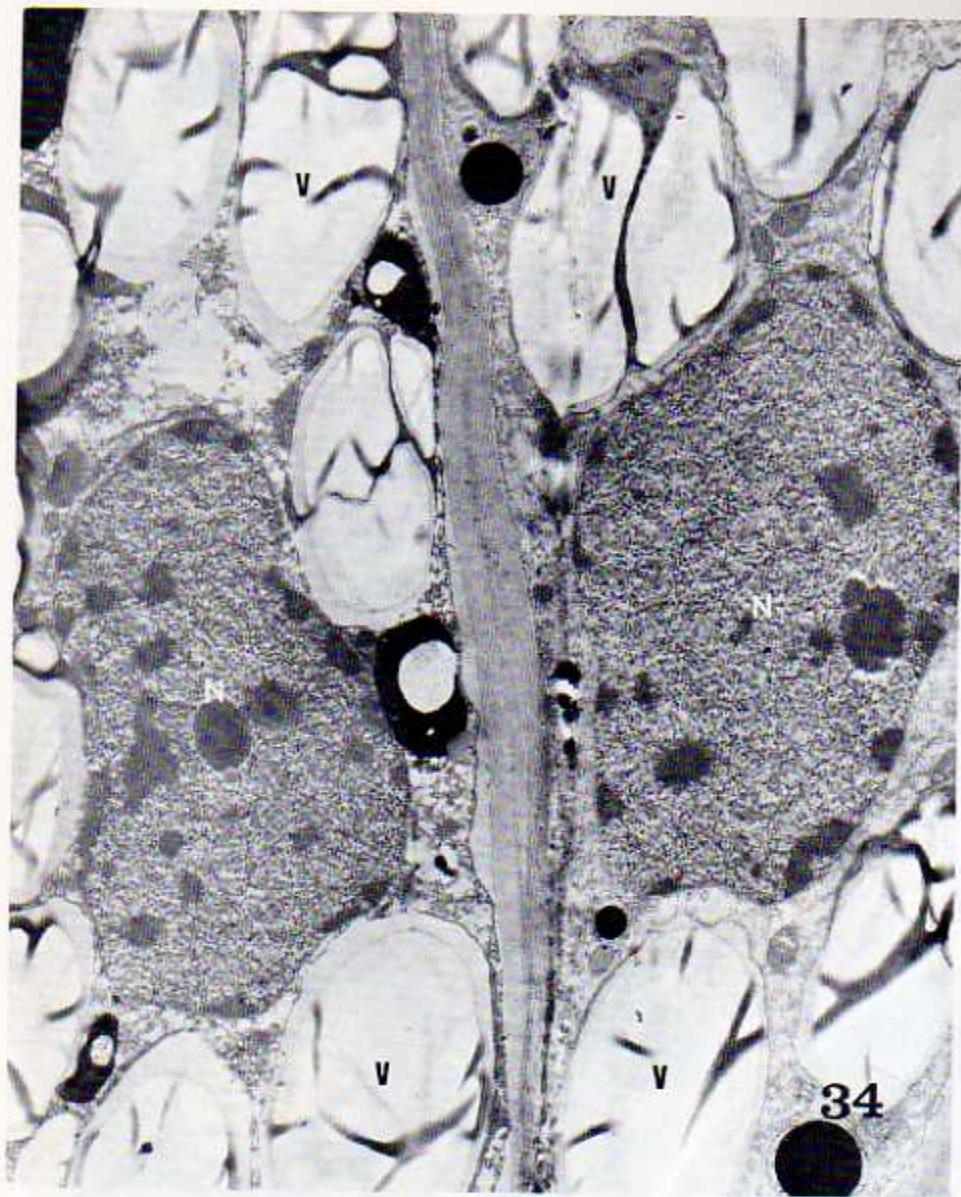


Figura 34. Micrografía electrónica de transmisión de un corte transversal de las dos células reniformes de un hidátodo glandular. N: núcleo; V: vacuola. 10.000X.

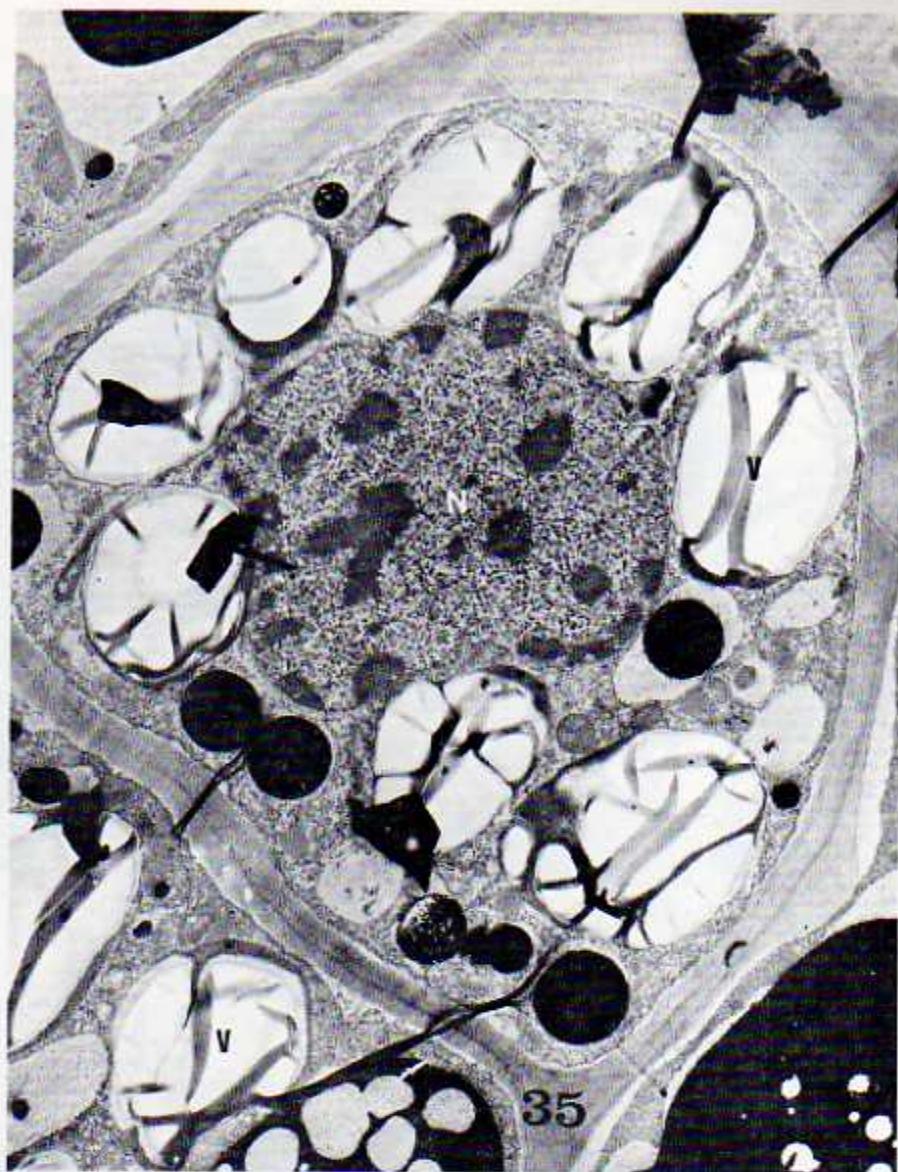


Figura 35. Micrografía electrónica de transmisión de un corte transversal de una célula reniforme de un estoma glandular. N: núcleo; V: vacuola. 8.000X.



Figura 36. Micrografía electrónica de transmisión de una sección transversal de las dos células reniformes de un estoma glandular. N: núcleo; V: vacuola; p: poro. 5.000X.

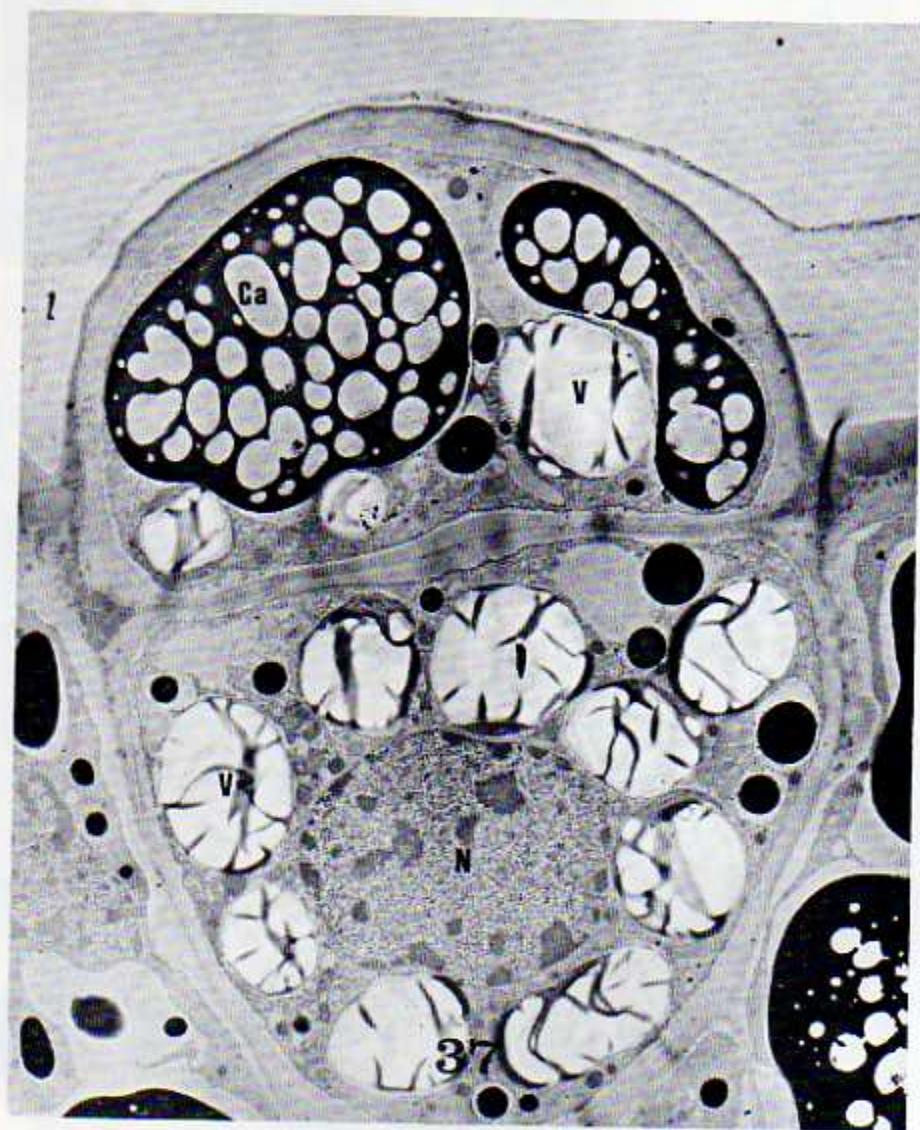


Figura 37. Micrografía electrónica de transmisión de una sección transversal de las dos células reniformes de un estoma glandular. N: núcleo; V: vacuola; Ca: cuerpo de almacenamiento. 5.000X.

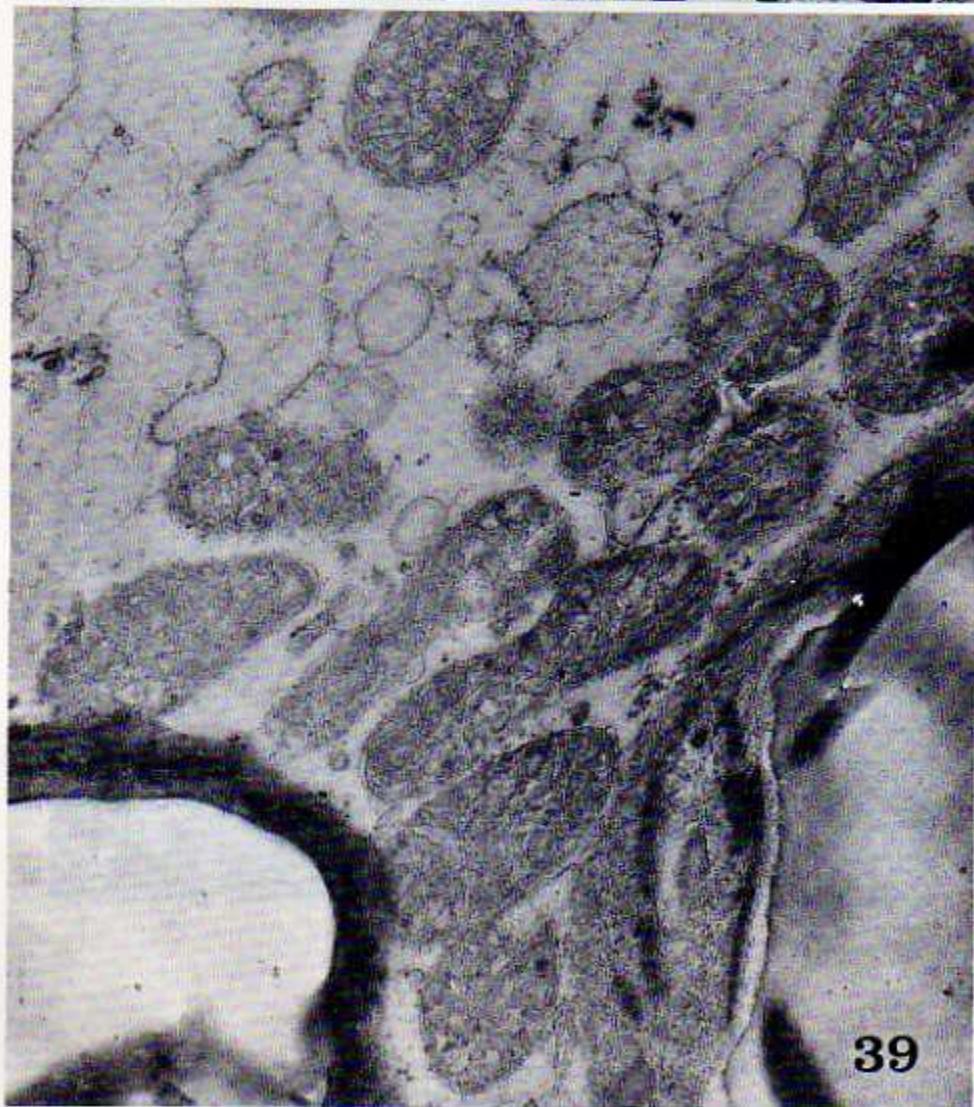
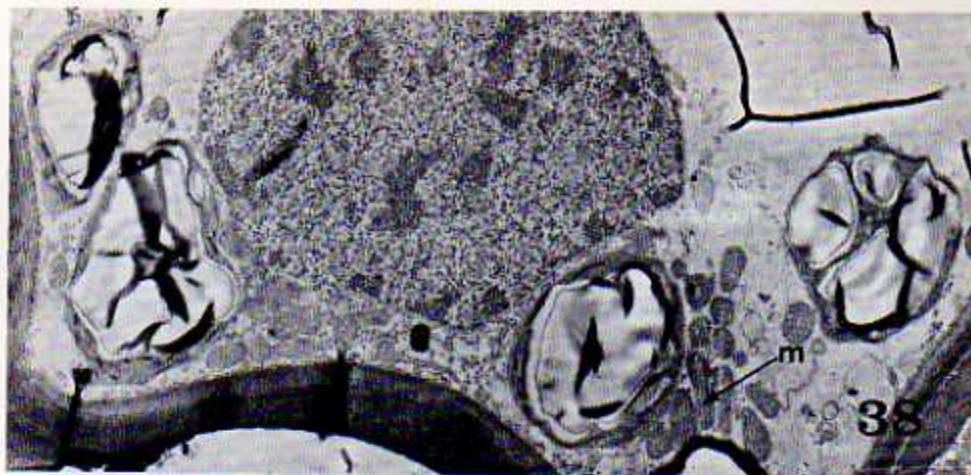


Figura 38. Micrografía electrónica de transmisión de una sección de una célula reniforme del estoma glandular. m: mitocondria. 5.750X.

Figura 39. Micrografía electrónica de transmisión de una población de mitocondrias de una célula reniforme del estoma glandular. 30.000X.

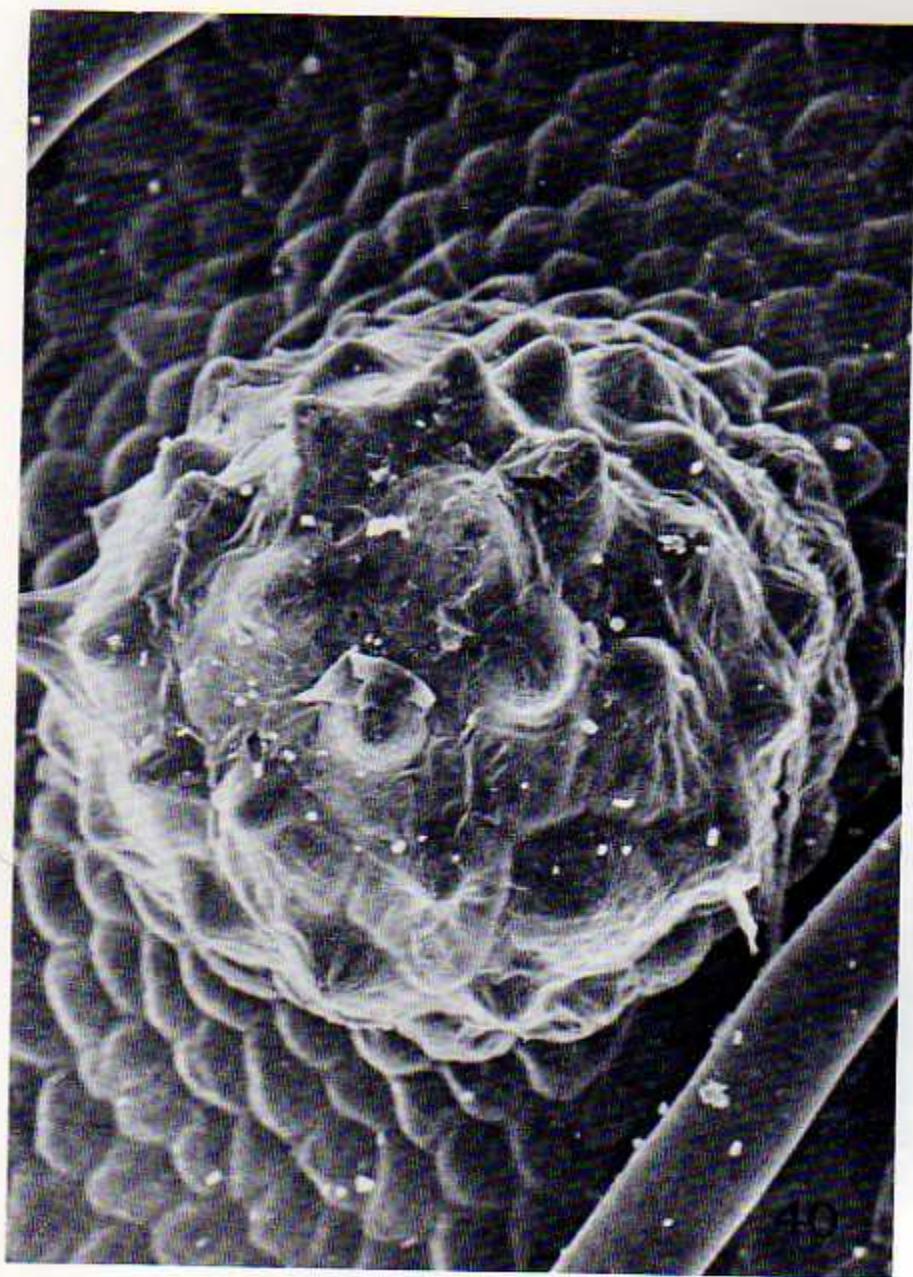


Figura 40. Micrografía electrónica de una estructura glandular joven en forma de piñuelo. 420X.

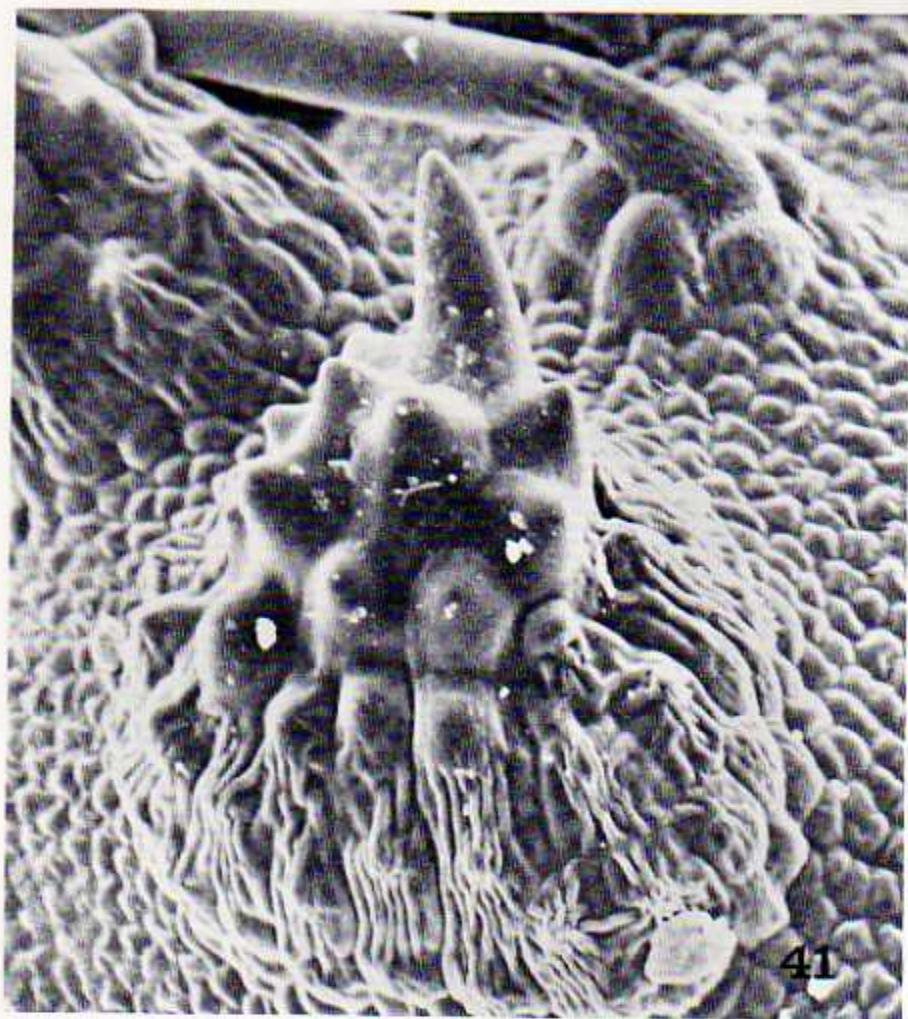


Figura 41. Micrografía electrónica de una estructura glandular adulta en forma de pínfelo. 375X.