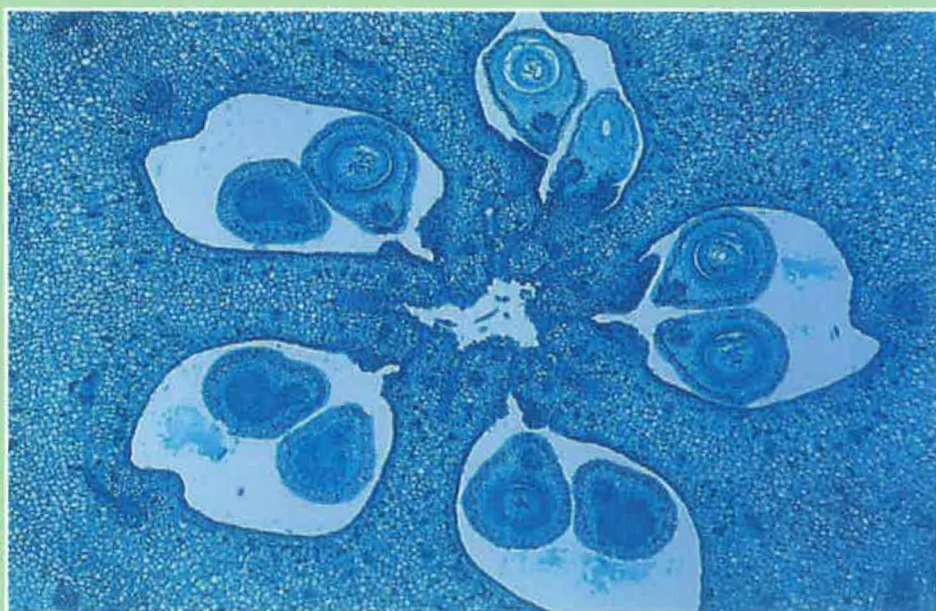


Mundo Rural

Rafael Álvarez Nogal

Estudio histológico de la floración del manzano



Junta de Castilla y León

ESTUDIO HISTOLÓGICO
DE LA
FLORACIÓN DEL MANZANO

RAFAEL ÁLVAREZ NOGAL
UNIVERSIDAD DE LEÓN

ESTUDIO HISTOLÓGICO
DE LA
FLORACIÓN DEL MANZANO

JUNTA DE CASTILLA Y LEÓN
Consejería de Agricultura y Ganadería
2001

Coordinación de la Colección Mundo Rural:
Ubaldo de Casanova Todolí

© 2001, de esta edición
JUNTA DE CASTILLA Y LEÓN
Consejería de Agricultura y Ganadería

Printed in Spain-Impreso en España

ISBN: 84-9718-046-1
Depósito Legal: S. 1.397-2001

Impresión:
Gráficas VARONA
Polígono "El Montalvo", Parcela 49
37008 Salamanca

*En verano
mientras en las ramas
hormigean las hormigas entre pulgones,
la abejas flotan
y se emborrachan de néctar
de flor en flor
y en flor y en flor.
Abajo –apoyados en el tronco–
los amantes se dicen cosas irrepetibles
mientras las manos entrelazadas
conducen afinidades e instintos.*

Fragmento de *La responsabilidad del árbol*

El autor ha contado con la colaboración de:

- Los miembros del PAS (Personal de Administración y Servicios) del Departamento de Biología Celular y Anatomía de la Universidad de León, Dña. Carolina Árias Sánchez y Dña. María Rehberger Olivera.
- En la recogida de material intervino D. Jesús Pérez Espín de la Asociación Berciana de Agricultores (ABA).
- En el tratamiento de ciertas muestras el Dr. Antonio Encina García del Departamento de Biología Vegetal de la Universidad de León.

PRÓLOGO

El espacio natural en Castilla y León es un importantísimo patrimonio que entre todos debemos preservar, sobre todo cuando parte de ese bien resulta para un buen número de ciudadanos fuente de riqueza.

Ahondar en el conocimiento de los recursos naturales de la Comunidad Autónoma es algo que resulta de especial importancia para el Gobierno Regional. Porque no son pocas las hectáreas dedicadas al cultivo de árboles frutales en Castilla y León, de los que destaca el cultivo de manzanos, de los cuales una buena parte corresponde a la provincia de León.

La manzana reineta, un producto característico de la comarca de El Bierzo, que es sobre la que se basa el presente Estudio, sabemos que se vincula al proceso de romanización de la zona, aunque hay quien sostiene que fueron las órdenes religiosas las que lo introdujeron durante la Edad Media. Sea como fuere, el resultado de todo ello es que este producto, que en nuestra Comunidad Autónoma adquiere una calidad extraordinaria, es Denominación de Origen.

Es sobradamente conocida la importancia que tiene en Castilla y León el cultivo de manzanos, particularmente en la zona de El Bierzo.

En toda producción vegetal pueden ocurrir imponderables, como plagas, causas climáticas, etc., que trascienden del trabajo y la dedicación del agricultor. En estos casos entran en juego arbitrajes entre asegurados y aseguradores para los cuales el presente libro es un arma imprescindible porque se trata ciertamente de un patrón histológico de la floración del manzano inexistente hasta la fecha y por tanto útil aquí y más allá de nuestras fronteras autonómicas y nacionales.

El exhaustivo estudio muestra una sorprendente riqueza de imágenes microscópicas que abarcan el desarrollo completo de las manzanas, desde las yemas de invierno hasta los frutos en desarrollo, pasando por la formación y maduración de los granos de polen y los óvulos, así como el desarrollo de los tubos polínicos y la fecundación.

En este contexto, este libro trata al detalle la floración del manzano, un recurso natural de creciente importancia en la Región.

Debe encuadrarse dentro del esfuerzo que realiza la Junta de Castilla y León para ampliar los conocimientos científicos, sin olvidar que también se trata de divulgar un proceso tan complejo y al mismo tiempo tan hermoso, con un arma inexistente hasta el momento para quienes precisen conocerlo profesionalmente.

JOSÉ VALÍN ALONSO

Consejero de Agricultura y Ganadería

INTRODUCCIÓN

Según se indica en el Anuario de Estadística Agraria del Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación del año 1997, en 1995 la superficie de plantación regular de manzano en España fue de 51.493 hectáreas, de las cuales 47.554 hectáreas se encontraban en producción. De dicha superficie nacional se obtuvieron 815.969 toneladas de manzana, que se destinaron al consumo propio (el 4,65%) o a ventas (el 95,34%), y que supusieron un valor de 35.300 millones de pesetas.

En la Comunidad Autónoma de Castilla y León, en el año 1997 se dedicaron 2.999 hectáreas al cultivo de manzanos, de las cuales casi la mitad correspondió a la provincia de León. La producción total de manzanas en la Comunidad fue de 47.997 toneladas, siendo el 62,64% (30.070 toneladas) el correspondiente a León.

En condiciones normales la cantidad de fruta recolectada está determinada por factores que pueden controlar los agricultores; desde la manipulación concreta de los árboles hasta la adición de sustancias al medio. Sin embargo, desgraciadamente, en ocasiones tienen lugar hechos que no es posible controlar y que pueden llegar a limitar extraordinariamente la producción. Es el caso de las lesiones que pueden ocurrir en los árboles frutales fundamentalmente por razones climáticas, particularmente cuando en plena floración de los árboles se producen heladas que pueden llegar a determinar la muerte de gran parte de las flores o de los jóvenes frutos en desarrollo.

En el presente trabajo se lleva a cabo el estudio estructural de la evolución de las yemas florales a flores y de éstas a frutos, de la variedad reineta blanca de manzano, utilizando métodos histológicos. El estudio en cuestión permitirá disponer de un patrón histológico del manzano hasta ahora inexistente. Dicho patrón histológico servirá de muestra para poder comparar la estructura normal de las distintas partes de las flores y frutos, frente a las mismas partes eventualmente afectadas por los, anteriormente citados, factores climáticos y de otro tipo que pudieran surgir.

Ha sido necesario buscar un punto de encuentro entre el presente trabajo realizado en laboratorio y el que habitualmente se lleva a cabo en el campo con los manzanos. Por esa razón se analiza la estructura histológica de los llamados estados fenológicos que se emplean en los cultivos para designar el estado de desarrollo de los árboles frutales.

Un estado fenológico se determina atendiendo al conjunto de las yemas florales o flores de un árbol concreto. Por ejemplo si se observa que todas las flores o la mayoría de las mismas han perdido los pétalos, al árbol en cuestión se le asigna el estado H que en una definición breve se le reconoce por “caída de los últimos pétalos”. Sin embargo a otro árbol en el que se observen solamente algunas flores sin pétalos se le asigna el estado G que se define como “caída de los primeros pétalos”. Y finalmente un árbol con todas las flores abiertas y todas ellas con pétalos se le asigna el estado F2 que se define como de “plena floración”. Así pues el estado fenológico es una característica global de un árbol, determinada en base al conjunto de las flores del mismo.

Aunque evidentemente un estudio histológico no puede acometerse del conjunto de las flores o yemas de un árbol, sí se puede realizar de flores o yemas que caracterizan el estado de desarrollo de los árboles. Esta reducción del todo a una parte (del árbol a la yema o a la flor) es la que se ha realizado en el presente trabajo, en el que se han considerado 14 estados fenológicos del manzano que designan otros tantos estados en el desarrollo de las manzanas.

Los primeros estados fenológicos se refieren a las formas de resistencia al invierno: yema de invierno –la yema comienza a hincharse– yema hinchada. Posteriormente se refieren a la maduración de las inflorescencias: aparecen los botones florales –los sépalos dejan ver los pétalos– primera flor –plena floración. Finalmente se consideran los estados fenológicos referidos a la polinización y fecundación y el posterior desarrollo del fruto: caída de los primeros pétalos–caída de los últimos pétalos –frutos cuajados– frutos en crecimiento.

Merece especial mención el estado fenológico designado con la letra I y definido como “frutos cuajados”, por la gran subjetividad que conlleva el definir un estado atendiendo al menor o mayor engrosamiento del receptáculo de las flores.

Llegados a este punto conviene recordar los procesos biológicos que tienen lugar desde la aparición de las formas de resistencia al invierno, hasta que los frutos se desarrollan.

Con antelación a la llegada del invierno, los manzanos (como la mayoría de las plantas perennes) desarrollan en los ápices de las ramas las llamadas yemas de invierno, las cuales están rodeadas de unas hojas modificadas y particularmente resistentes (llamadas pérulas), que envuelven y protegen los meristemas (conjunto de células con capacidad de proliferar).

Al llegar la época favorable y atendiendo a factores exógenos (temperatura, luz, nutrientes) y factores endógenos (fitohormonas) las yemas evolucionan dando lugar unas a nuevas ramas, otras a hojas y otras, antes o después, a un conjunto de flores reunidas en las llamadas inflorescencias que en el manzano son inflorescencias cimosas, es decir inflorescencias en las que el eje central termina en una flor, diferenciándose el resto de las flores por debajo, y después, de aquella.

Las flores del manzano se caracterizan por ser flores epíginas, es decir flores en las que los sépalos, pétalos y estambres crecen por encima del ovario, el cual está fusionado al receptáculo (se dice que es un ovario ínfero). El ovario está constituido por la fusión de cinco carpelos en cada uno de los cuales se desarrollan normalmente dos óvulos o primordios seminales. En el desarrollo posterior del fruto, el conjunto formado por la fusión del ovario y del receptáculo constituye la carne de la manzana y los 10 óvulos o primordios seminales (dos por cada carpelo) constituirán las semillas (*pepitas*) de la manzana.

Por encima del ovario además de los sépalos, pétalos y estambres, se localizan los estilos, primero agrupados y después libres (las ramas estilares) que presentan en la porción más distal el estigma.

Una vez desarrollada completamente la flor tiene lugar primero la polinización (la llegada de los granos de polen al estigma) y después la fecundación, iniciándose entonces la formación del fruto y el consiguiente incremento en volumen.

La polinización en el manzano es entomófila. Una vez asentados los granos de polen en el estigma, éstos germinan desarrollando el tubo polínico que avanzando por el estilo llega hasta el ovario. Posteriormente se produce la fusión de los gametos, es decir la fecundación. Colateralmente después de la fecundación tiene lugar la caída de los pétalos.

El estudio histológico de la floración del manzano añade a lo indicado el punto de vista microscópico de las estructuras que participan en el proceso así como de los acontecimientos que tienen lugar.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han empleado muestras de manzano (*Malus domestica*) variedad reineta blanca recogidas en el polígono 101 de Carracedelo (León).

Las muestras de cada uno de los estados fenológicos según Fleckinger (1975) (Fig. 1), fueron fijadas por inmersión en FAA atendiendo a la siguiente cronología:

Estado fenológico	Fecha de muestreo
A: Yema de invierno.	18 de febrero de 1999
B: La yema empieza a hincharse.	3 de marzo de 1999
C: Yema hinchada ("inicial").	17 de marzo de 1999
C3: Yema hinchada ("final").	17 de marzo de 1999
D: Aparecen los botones florales ("inicial").	24 de marzo de 1999
D3: Aparecen los botones florales ("final").	24 de marzo de 1999
E: Los sépalos dejan ver los pétalos ("inicial").	30 de marzo de 1999
E2: Los sépalos dejan ver los pétalos ("final").	30 de marzo de 1999
F: Primera flor.	5 de abril de 1999
F2: Plena floración.	9 de abril de 1999
G: Caída de los primeros pétalos.	16 de abril de 1999
H: Caída de los últimos pétalos.	21 de abril de 1999
I: Frutos cuajados.	29 de abril de 1999
J: Frutos en crecimiento.	12 de mayo de 1999

Las muestras una vez fijadas se incluyeron en parafina:

- las de los estados fenológicos A, B, C y C3 se incluyeron enteras; de las inflorescencias de los estados fenológicos D, D3, E y E2 se disecó la flor apical de cada inflorescencia, y entera se incluyó; de las muestras de los estados fenológicos F, F2, G, H, I y J se cortó con bisturí el pedúnculo y

la porción alta del receptáculo (desechándose los sépalos, pétalos, estambres y estilos y estigmas), incluyéndose la porción de receptáculo restante (Figs. 2, 3, 4, 5, 6); por otro lado se incluyeron los estambres y estilos y estigmas.

- La inclusión en parafina se realizó atendiendo a la siguiente rutina: 1/ deshidratación en una serie creciente de alcohol etílico, 2/ paso por *iso*-Amilo Acetato, 3/ impregnación en Paraplast, y 4/ realización del bloque.
- De cada muestra se obtuvieron bloques con distintas orientaciones que permitieron obtener en un microtomo de parafina cortes seriados de 12 μ m en sentido transversal y longitudinal de cada estado fenológico.

Los cortes una vez desparafinados se tiñeron, la mayoría con Safranina–Verde rápido, algunos con Safranina– Hematoxilina, otros con Lugol para poner de manifiesto el almidón presente en el corte, y otros con Sirofluor para evidenciar la calosa. Todos ellos fueron montados permanentemente, utilizando Entellán como resina de montaje.

Se procesaron los estilos-estigmas (Fig. 7) de las flores pertenecientes a los estados fenológicos F, F2, G, H, I y J para conocer la presencia de granos de polen en el estigma y el desarrollo de los tubos polínicos: 1/ inmersión del conjunto estilo-estigma en una solución de NaOH, 2/ lavado en agua destilada, 3/ inmersión en una solución acuosa de Sirofluor, 4/ preparación no permanente por aplastamiento utilizando agua destilada como medio de montaje.

Las preparaciones fueron observadas en su mayoría en un microscopio de campo claro, otras en un microscopio de luz polarizada para detectar las estructuras anisótropas y otras, en un microscopio de epifluorescencia con un filtro de excitación UV.1A 165/10.

RESULTADOS

A: YEMA DE INVIERNO (Figs. 8, 9)

En las secciones longitudinales de las yemas, es posible diferenciar tres porciones distintas: la porción apical de la yema (más estrecha), la porción basal (aquella por la que se encontraba unida a la rama) y una región intermedia entre ambas (Fig. 10).

En la porción basal se localizan de fuera a dentro:

- Epidermis con una o más capas de células suberificadas y ocasionalmente algún tricoma unicelular muerto (Fig. 11).
- Colénquima anular de células con grandes vacuolas y espacios intercelulares relativamente pequeños (Fig. 11).
- Colénquima anular de células grandes con grandes vacuolas y espacios intercelulares relativamente grandes. Algunas drusas (Fig. 11).
- Haz vascular colateral abierto (el floema externo al xilema y entre ambos cambium vascular) que presenta de fuera a dentro: células parenquimáticas asociadas al floema con abundantes cristales prismáticos, floema en formación (células prosenquimáticas con grandes vacuolas), células meristemáticas (prosenquimáticas y delgadas), vasos xilemáticos (Figs. 12, 13).
- Gran cantidad de esclereidas conteniendo almidón y, entre ellas, algunas drusas (Fig. 14). En la zona de contacto con el haz vascular se observan células parenquimáticas (con núcleo) con paredes engrosadas similares a las esclereidas y, como aquellas, llenas de almidón.

La yema en esta región es una estructura que presenta simetría radial con un eje central imaginario que pasa por la zona de las esclereidas y que presenta a derecha e izquierda, los mismos elementos.

En la porción intermedia se observan los mismos componentes que en la región basal pero, en la médula se observan en vez de esclereidas, algunas drusas entre células grandes, vacuoladas y con espacios intercelulares pequeños, constituyendo un colénquima anular (Fig. 15).

En la parte más baja de la porción apical (Fig. 16) se observa en el centro, colénquima anular con espacios intercelulares relativamente grandes. Las células presentan unas, grandes vacuolas, y otras (la mayoría) vacuolas pequeñas. Las drusas son muy abundantes. Periféricamente las estructuras son similares a las observadas en la región basal.

En la región apical propiamente dicha, se observan por fuera pérulas primero y bracteas después, que imbricadas apicalmente unas con otras, rodean en la base a células meristemáticas y apicalmente a los primordios florales. Las pérulas más externas (Figs. 17, 18, 19) presentan epidermis con una o más capas de células suberificadas, y por debajo colénquima anular con paredes bastantes engrosadas (las más externas) o poco engrosadas (las más internas). Las pérulas más internas tienen en general engrosamientos de las paredes menores, y todas ellas (las externas y las internas) presentan tricomas muertos.

Los primordios florales están protegidos por brácteas (Fig. 20) (también imbricadas apicalmente) con mesófilos ocupados por células parenquimáticas y, exteriormente epidermis uniseriada con abundantes tricomas vivos (Fig. 21).

En el interior se observan anteras incipientes con epidermis uniseriada que rodea, en algunos casos un conjunto celular homogéneo (condición que se identificará como Antera-1) (Fig. 22) y en otros casos, en la región donde se diferenciarán los sacos polínicos, unas células más basófilas (la capa arquesporial) (condición que se designará como Antera-2) (Fig. 23). El resto de la antera presenta células indiferenciadas, excepto otras también basófilas que representan el futuro conectivo.

Como corresponde a anteras tetrasporangiadas, se observan dos futuros sacos polínicos por cada teca.

En otros casos (Antera-2 más desarrollada) dentro de las células que constituyen la capa arquesporial, se diferencian las células esporógenas primarias (en el centro) de las células de la capa parietal (futuro endotecio) (Fig. 24).

En el primordio floral son inexistentes o muy escasas las imágenes de mitosis.

Todas las células de la yema excepto las células muertas de la epidermis, algunas del colénquima subepidérmico y las de los haces vasculares, presentan granos de almidón conspicuos (Figs. 25, 26).

En conjunto la yema de invierno presenta una disposición de sus constituyentes característica de las estructuras de resistencia de las plantas: abundantes células suberificadas, paredes engrosadas, materiales de reserva energética y drusas, que protegen células meristemáticas en general y primordios florales en particular.

Merece especial mención la disposición de las drusas que son relativamente poco abundantes en la región basal e intermedia de la yema y extraordinariamente abundantes en la porción inferior de la región apical (Figs. 27, 28, 29, 30, 31, 32).

B: EMPIEZA A HINCHARSE (Fig. 33, 34)

Histológicamente las yemas son similares a las anteriores.

Sin embargo, se pueden observar haces vasculares más engrosados y médula también más engrosada. Es similar a lo indicado anteriormente (estado fenológico A) la disposición de las drusas, las reservas de almidón y también el estado de desarrollo de las anteras en los primordios florales, en los que se observan, aunque pocas, más células en división. En algunos casos se puede diferenciar algún pedúnculo de alguna flor.

La yema en conjunto ha incrementado la celularidad respecto de la situación anterior, ganando tanto en grosor como en longitud, particularmente en la región intermedia de la yema; esto es, se ha incrementado la distancia entre la zona de las esclereidas de la región basal y la zona de abundantes drusas de la región apical.

C: YEMA HINCHADA ("INICIAL") (Figs. 35, 36) /

C3: YEMA HINCHADA ("FINAL") (Fig. 37, 38).

Igual que en la yema de invierno, es posible diferenciar tres partes: región basal, región intermedia y región apical (Figs. 39, 40, 41). Las dos primeras presentan una constitución y disposición de los tejidos (incluida la distribución de las drusas) similar a la de aquella.

Sin embargo la región apical presenta variaciones notables en relación con las inflorescencias. Concretamente es posible analizar histológicamente los componentes de las flores:

- Los pedúnculos florales se observan alargados. Están rodeados por una epidermis uniseriada con tricomas unicelulares vivos. El interior está constituido por células parenquimáticas y haces vasculares colaterales cerrados (sin cambium vascular entre el floema y el xilema).
- Los primordios de los sépalos (Fig. 42) presentan epidermis uniseriada con algún tricoma unicelular vivo. En disposición subepidérmica una o dos capas de células parenquimáticas con paredes ligeramente engrosadas. El resto está constituido por células parenquimáticas y haces vasculares colaterales, uno de ellos central y mayor que el resto.
- Los primordios de los pétalos presentan epidermis uniseriada con algún tricoma unicelular vivo y por debajo, en disposición subepidérmica, una capa de células parenquimáticas grandes. El resto del mesófilo, como en los sépalos, está ocupado por células parenquimáticas, observándose además haces vasculares colaterales (Fig. 43).
- Se identifican cinco estadios de desarrollo de las anteras. En unos casos se observan, como en los estados fenológicos anteriores, anteras en formación con agrupaciones basófilas: capa arqueosporial o células esporógenas primarias y capa parietal (Antera-2). En otros casos se diferencian perfectamente dentro de cada saco polínico, en la periferia el tapete y por dentro las células madre del polen que están en meiosis (Antera-3) (Figs. 44, 45). En otros casos se observan las tétradas de esporas rodeada de calosa con una disposición tetraédrica (en dos planos) (Antera-4) (Figs. 46, 47, 48, 49, 50). Y en otros casos se reconocen dentro de los sacos polínicos, los granos de polen en formación, manteniéndose aún la integridad del tapete (Antera-5) (Figs. 51, 52).
- Los filamentos de los estambres presentan de fuera a dentro: epidermis uniseriada, células parenquimáticas de las cuales las que se encuentran en disposición subepidérmica presentan paredes ligeramente engrosadas, y un único haz vascular anficribal en el centro de la estructura (Figs. 53, 54).
- Se identifican los estigmas con su característico tejido glandular, constituido por células similares a pelos unicelulares o papilas (Fig. 55).

- Cada una de las cinco ramas estilares (las cinco se reúnen en la base –cerca del ovario– en un único estilo) presentan externamente, epidermis uniseriada con tricomas incipientes, por dentro parénquima y más internamente el tejido de transmisión con células muy pequeñas (Figs. 56, 57). Los haces vasculares son excéntricos.
- Se observan distintos grados de desarrollo de los ovarios. En unos casos se observan solamente los lóculos ováricos en disposición sincárpica (condición que se identificará como Óvulo-1) (Figs. 58, 59, 60, 61). En otros casos se observan pequeñas protuberancias celulares homogéneas (primordios de los óvulos con placentación axial) donde son frecuentes las células en mitosis (Óvulo-2) (Figs. 62, 63, 64). En otros casos se diferencia el tegumento interno de los óvulos (Óvulo-3) (Figs. 65, 66) que además se presentan parcialmente invertidos tendiendo a la disposición anátropa. Excepcionalmente presentan la célula arqueosporica diferenciada (Óvulo-4) (Fig. 67). En el estado fenológico inicial (C) se encuentran fundamentalmente en Óvulo-1 y en Óvulo-2, y en el estado fenológico final (C3) en Óvulo-2 y Óvulo-3.
- La región común del receptáculo y del ovario, característica de los ovarios ínferos, está rodeada de epidermis uniseriada con algún tricoma unicelular vivo. Por debajo, subepidérmicamente, presenta una o dos capas de células con las paredes ligeramente engrosadas. El resto, hasta los lóculos ováricos, está constituido por células parenquimáticas y haces colaterales cerrados (Figs. 68, 69).

Cada flor está constituida por quince filamentos, cinco ramas estilares, cinco lóculos ováricos, diez óvulos, cinco sépalos y cinco pétalos.

En conjunto la yema presenta menos cantidad de almidón, observándose a diferencia de lo indicado en las yemas anteriormente descritas, regiones en las que no se detecta (Fig. 70).

Es notable el hecho de que en el conjunto de la inflorescencia existe una gradación en la maduración (particularmente observable en las anteras) de tal manera que la flor más apical se muestra más avanzada en su desarrollo que el resto de las flores laterales, tal como corresponde a las inflorescencias cimosas (Fig. 40). Además dentro de cada flor, los estados de maduración de las anteras no son todos los mismos.

D: APARECEN LOS BOTONES FLORALES ("INICIAL") (Figs. 71, 72, 73) /

D3: APARECEN LOS BOTONES FLORALES ("FINAL") (Figs. 74, 75).

A partir de esta situación en la que es posible independizar unas flores de otras dentro de la inflorescencia, se obvian las características de lo que en las yemas se ha llamado región basal y región intermedia.

En este estado se detectan ligeros cambios respecto del estado anteriormente descrito, siendo mayores las coincidencias que las diferencias (Figs. 76, 77).

En el desarrollo de las anteras se observan los que se han llamado estados Antera-3 y Antera-4, siendo particularmente abundante el estado que se ha llamado Antera-5.

En la maduración de los óvulos, se observan como en los estados fenológicos anteriores, los estadios de desarrollo llamados Óvulo-3 y Óvulo-4, a los que hay que añadir uno nuevo: se observan los dos tegumentos de los óvulos y la célula central (el megasporocito) que está en meiosis (Óvulo-5) (Figs. 78, 79).

Es destacable que en la región de la placenta se observan células ligeramente suberificadas, dispuestas sin orden aparente (Fig. 78). Además los óvulos se observan parcialmente invertidos al tender a la disposición anátropa.

El receptáculo muestra epidermis uniseriada como en los casos anteriores, pero con algunos estomas (pocos) y tricomas unicelulares la mayoría vivos. Además, antes del parénquima que mayoritariamente ocupa casi todo el receptáculo, se observa colénquima laminar de dos o tres capas de células (Fig. 80). Es destacable que las células parequimáticas que están entre los haces periféricos, son mayores y con paredes un poco más engrosadas que el resto. No se observan drusas.

E: LOS SÉPALOS DEJAN VER LOS PÉTALOS ("INICIAL") (Figs. 81, 82) /

E2: LOS SÉPALOS DEJAN VER LOS PÉTALOS ("FINAL") (Figs. 83, 84).

Se observan anteras en el grado de desarrollo llamado Antera-5 y uno nuevo: se reconoce el endotecio, es posible distinguir los estomios y se está produciendo la comunicación entre los sacos polínicos de cada teca (Antera-6) (Figs. 85, 86, 87). A partir de este estadio de maduración de la anteras (Antera-6), éstas podrían ser consideradas bisporangiadas.

En los filamentos y en disposición subepidérmica se observan una capa de células de colénquima laminar (Figs. 88, 89).

Las ramas estilares presentan el tejido de transmisión compacto (Figs. 90, 91) y los estigmas tienen el tejido glandular plenamente formado y turgente (Fig. 92).

Los óvulos presentan inicialmente el llamado grado de desarrollo Óvulo-5 y finalmente sobre todo, otro caracterizado por que se reconoce el micropilo y hay algunas drusas rodeando el lóculo ovárico (Óvulo-6) (Figs. 93, 94, 95, 96). En el óvulo las mitosis son abundantes.

En la placenta se observan células suberificadas (Fig. 97) dispuestas anárquicamente. El óvulo es ya prácticamente anátropo.

El receptáculo está rodeado por una epidermis uniseriada de células cilíndricas, con estomas y tricomas unicelulares muertos (Figs. 98, 99, 100). Por debajo, en disposición subepidérmica, se observan dos o tres capas de colénquima laminar, y más abajo parénquima con pocas drusas. Las células parenquimáticas del receptáculo propiamente dicho, presentan paredes más finas que el resto, y las células que se encuentran en el límite entre el receptáculo y el ovario, son más grandes que el resto y con paredes más gruesas.

F: PRIMERA FLOR (Figs. 101, 102) /

F2: PLENA FLORACIÓN (Figs. 103, 104)

Las anteras muestran aberturas (los estomios) a través de los cuales se produce la salida de los granos de polen (Antera-7) (Figs. 105, 106, 107).

En los estigmas se detecta algún grano de polen (Figs. 108, 109).

Algunos óvulos se observan en el estadio de desarrollo que se ha llamado Óvulo-6, con abundantes mitosis. En la mayoría de los casos los óvulos muestran sacos embrionarios bien conformados y gran cantidad de drusas rodeando totalmente el lóculo ovárico (Óvulo-7) (Figs. 110, 111, 112, 113, 114). En otros casos (Figs. 115, 116, 117, 118, 119, 120) se observan óvulos fecundados: sacos embrionarios desorganizados respecto del estado anterior y algunas drusas en las cubiertas ovulares (Óvulo-8).

Los haces vasculares de la placenta y del funículo están rodeados por células suberificadas (Fig. 121). Los óvulos son claramente anátropos.

El receptáculo presenta epidermis uniseriada con cutícula delgada y abundantes estomas y tricomas unicelulares muertos (Fig. 122). Subepidérmicamente presenta colénquima laminar: dos o tres capas de células algunas de las cuales

están ligeramente suberificadas. En algunos haces vasculares periféricos (los rastros de pétalos y sepalos) se observan desde una a cuatro o cinco fibras floemáticas (Figs. 123, 124, 125).

En el parénquima ciertas células dispuestas circularmente delimitan el ovario (parénquima con células de paredes más gruesas) del receptáculo (células más grandes y con paredes más delgadas) (Fig. 126).

G: CAÍDA PRIMEROS PÉTALOS (Figs. 127, 128) /

H: CAÍDA ÚLTIMOS PÉTALOS (Figs. 129, 130).

Las anteras se observan abiertas y secas (Antera-8) (Figs. 131, 132).

Las células de los filamentos se observan vacías de cualquier tipo de contenido (Fig. 133).

En los estigmas se observan muchos granos de polen (Figs. 134, 135).

Algunas ramas estilares (las del estado H) muestran un tejido de transmisión no compacto y en general están constituidos por células con poco o ningún contenido (Fig. 136). Se observan tubos polínicos más allá de los estigmas (Fig. 137).

Los óvulos se encuentran, unos pocos en el estado de desarrollo llamado Óvulo-7 y la mayoría en el llamado Óvulo-8, es decir la mayoría están fecundados.

La placenta y el funículo se encuentran protegidos por células suberificadas (Fig. 138).

El receptáculo presenta epidermis uniseriada de células cilíndricas con abundantes estomas y tricomas unicelulares muertos (Fig. 139). Subepidérmicamente presenta colénquima laminar (dos o tres células en el estado fenológico G, tres o cuatro células en el estado fenológico H) de células ligeramente suberificadas.

Las células del parénquima de reserva del receptáculo (el receptáculo es pequeño) presentan paredes más finas que las del ovario, encontrándose dispuestas sin orden aparente. Sin embargo las del ovario se encuentran dispuestas circularmente (es claro en el límite receptáculo-ovario) y presentan paredes más gruesas que las del receptáculo. Las células de la separación receptáculo-ovario tienen paredes un poco más gruesas y células un poco más pequeñas que el resto (Figs. 140, 141). Como en los estados fenológicos anteriores, los haces vasculares periféricos presentan fibras floemáticas. Las drusas son abundantes.

I: FRUTOS CUAJADOS (Figs. 142, 143)

Anteras secas (Antera-8).

Las células de los filamentos se observan sin contenido celular y el conjunto se muestra muy contraído habiendo perdido su arquitectura característica (Fig. 144).

En los estigmas se observan muchos granos de polen (Fig. 145).

Las ramas estilares presentan el tejido de transmisión muy laxo y las células, en general, sin contenido celular (Fig. 146).

En los óvulos se observa la nucela despegada del tegumento interno (Óvulo-9) (Figs. 147, 148, 149).

La placenta y el funículo presenta células suberificadas rodeando los haces conductores.

El receptáculo presenta epidermis uniseriada de células cilíndricas con abundantes estomas y tricomas unicelulares muertos (Fig. 150). Por debajo se observa colénquima laminar (cinco capas de células) con células ligeramente suberificadas.

El parenquima de reserva presenta algunas células agrupadas en filas y todas dispuestas radialmente. El límite ovario-receptáculo presenta células más pequeñas, isodiamétricas, con paredes más engrosadas y dispuestas circularmente. Las del ovario son células más pequeñas que las del receptáculo (Fig. 151). Las drusas son abundantes sobre todo rodeando absolutamente el lóculo ovárico (Figs. 152, 153). En los haces periféricos se observan fibras floemáticas.

J: FRUTOS EN CRECIMIENTO (Figs. 154, 155, 156)

Anteras secas (Antera-8).

Los filamentos han perdido su arquitectura y se muestran secos y sin células vivas (Fig. 157).

Los estigmas se muestran secos y presentan granos de polen y hongos (Fig. 158).

Las ramas estilares, como los filamentos, han perdido su arquitectura y se muestran secos (Fig. 157).

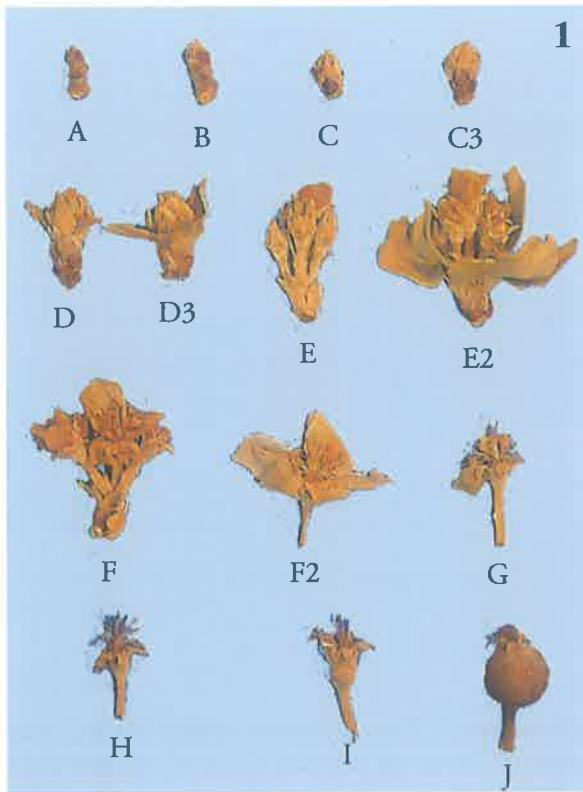
- PAZOUREK, J. y VOTRUBOVÁ, O. (1997). Atlas of plant anatomy. Series in Natural History, 3. Peres, Publishers, Prague.
- PEREZ, C. (1999). Morfología de epermatófitos. Editorial Celarayn.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. y EICHHORN, S. E. (1991). Biología de las plantas. Editorial Reverté, S. A.
- SKENE, D. S. (1963). The fine structure of apple, per, and plum fruit surgaces, their changes during ripening, and their response to polishing. *Ann. Bot.*, 27: 581-587.
- TUKEY, H. B. y YOUNG, J. O. (1942). Gross morphology and histology of developing fruit of the apple. *Bot. Gaz.*, 104: 3-25.

IMÁGENES

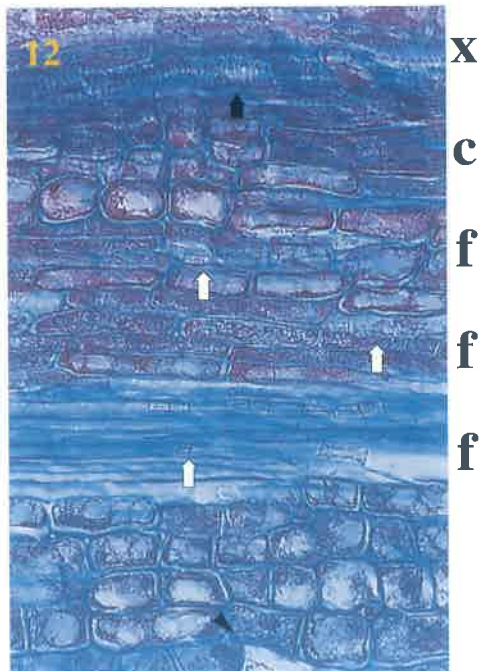
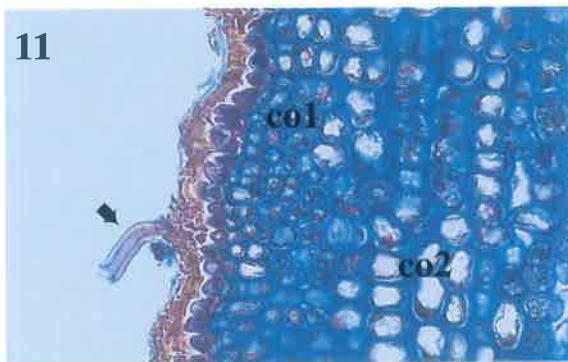
Fig. 1. Estados fenológicos de *Malus domestica* –variedad reineta blanca– según Fleckinger (de izquierda a derecha y de arriba abajo): A (yema de invierno), B (empieza a hincharse), C (yema hinchada), C3 (yema hinchada), D (aparecen los botones florales), D3 (aparecen los botones florales), E (los sépalos dejan ver los pétalos), E2 (los sépalos dejan ver los pétalos), F (primera flor), F2 (plena floración), G (caída primeros pétalos), H (caída últimos pétalos), I (frutos cuajados), J (frutos en crecimiento). Fotografía tomada de muestras fijadas.

Figs. 2, 3, 4, 5, 6. Proceso por el que se disecciona el receptáculo de las flores del resto de los componentes. En 2 la flor entera, en 3 la misma flor sin los pétalos, en 4 la misma flor sin los estambres, en 5 la misma flor con el receptáculo por un lado (flecha hueca) y el conjunto estilos-estigmas por el otro (flecha), y en 6 el receptáculo antes de ser incluido en parafina. Flor en estado fenológico F (de la 2 a la 5) y en estado fenológico F2 (la 6). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.

Fig. 7. El conjunto estilos-estigmas de una flor en estado fenológico F antes de ser tratada para su observación en el microscopio de fluorescencia. Imagen obtenida con el microscopio estereoscópico.

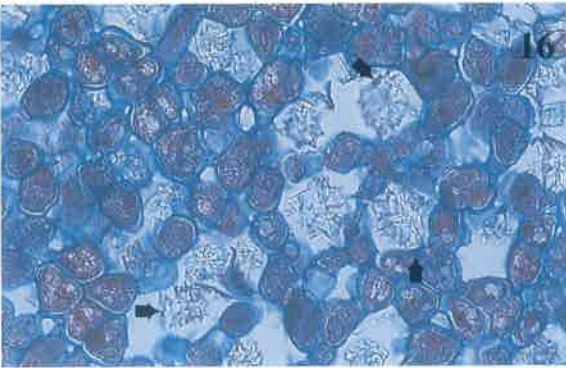
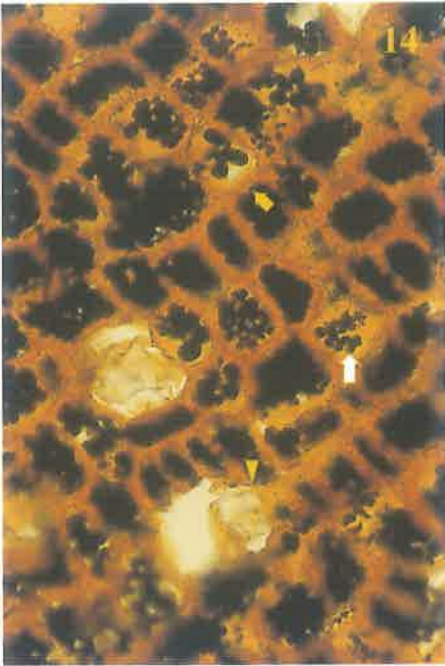


- Figs. 8, 9.** Estado fenológico A. Yema de invierno entera (8) y seccionada longitudinal y transversalmente (9). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.
- Fig. 10.** Estado fenológico A. Aspecto general de la yema de invierno en sección longitudinal, en la que se observan las porciones basal (b), intermedia (i) y apical (a). Imagen obtenida con el microscopio estereoscópico.
- Fig. 11.** Estado fenológico A (yema de invierno). Epidermis con varias capas de células suberificadas y un tricoma unicelular muerto (flecha). Por debajo de la epidermis, coléquima anular primero con células pequeñas (co1) y después con células grandes (co2). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Figs. 12, 13.** Estado fenológico A (yema de invierno). Haz vascular: floema (f), xilema (x) y entre ambos células meristemáticas (c). En las células asociadas al floema se observan abundantes cristales prismáticos (flechas huecas). Con luz polarizada se observan las formaciones cristalinas (flechas huecas), los componentes del haz con paredes secundarias (los vasos xilemáticos) (flechas) y las drusas (cabezas de flechas). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro (12) y con luz polarizada (13) con el objetivo 40x.

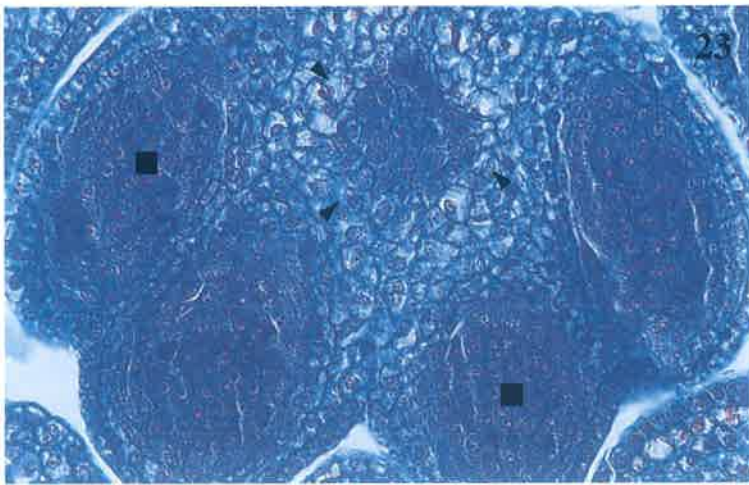
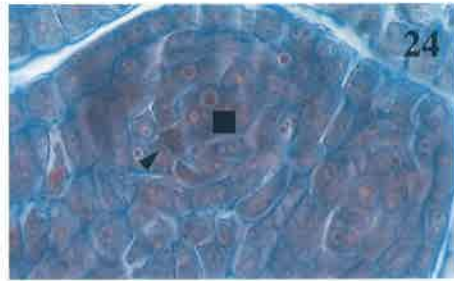


X
C
f
f
f

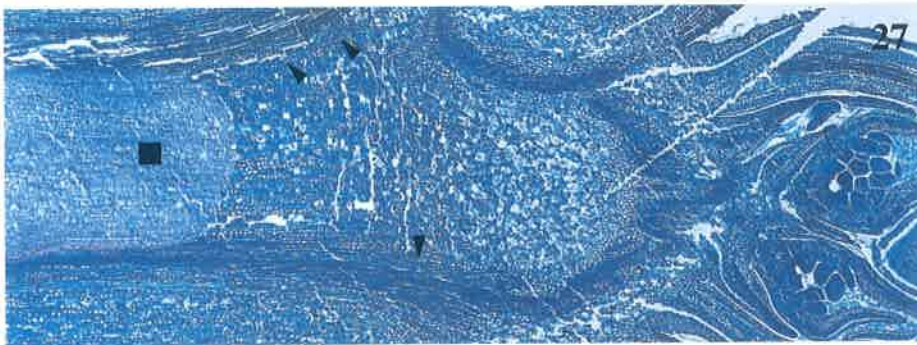
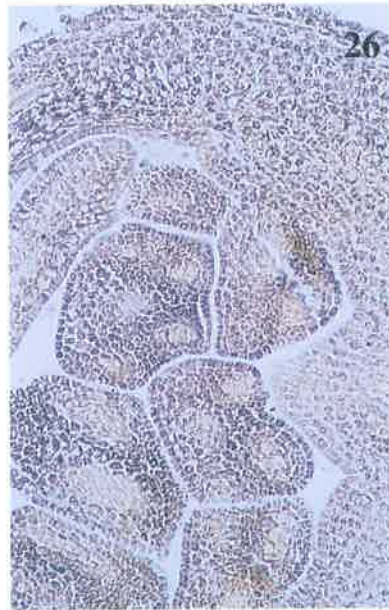
- Fig. 14.** Estado fenológico A (yema de invierno). Porción basal de la yema ocupada por esclereidas (flecha) llenas de granos de almidón (flecha hueca), y entre ellas alguna drusa (cabeza de flecha). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 15.** Estado fenológico A (yema de invierno). Colénquima anular característico de la región medular en la porción intermedia: células vacuoladas y pequeños espacios intercelulares. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 16.** Estado fenológico A (yema de invierno). Colénquima anular de la parte baja de la porción central, con evidentes espacios intercelulares y abundantes drusas (flechas). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Figs. 17, 18, 19.** Estado fenológico A (yema de invierno). Pérula con epidermis suberificada y por debajo de la misma, colénquima anular. Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de luz normal (17 y 18) y con luz polarizada (19) con el objetivo 4x (17) y 10x (18 y 19).



- Fig. 20.** Estado fenológico A (yema de invierno). Primordio floral rodeado por brácteas (cabezas de flecha). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 21.** Estado fenológico A (yema de invierno). Tricomas vivos (flechas huecas) de las brácteas. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 22.** Estado fenológico A (yema de invierno). Anteras incipientes (flechas) formadas por un conjunto celular homogéneo. Estado de desarrollo aquí llamado Antera-1. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 23.** Estado fenológico A (yema de invierno). Antera en la que se reconocen las células de la capa arquesporial (cuadrados) donde se dispondrán los futuros sacos polínicos, y otras células basófilas donde se diferenciará el conectivo (cabezas de flecha). Estado de desarrollo aquí llamado Antera-2. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 24.** Estado fenológico A (yema de invierno). Antera-2 más evolucionada en la que se diferencian las células esporógenas primarias (cuadrado) de las células de la capa parietal (cabeza de flecha) (futuro endotecio). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 100x.

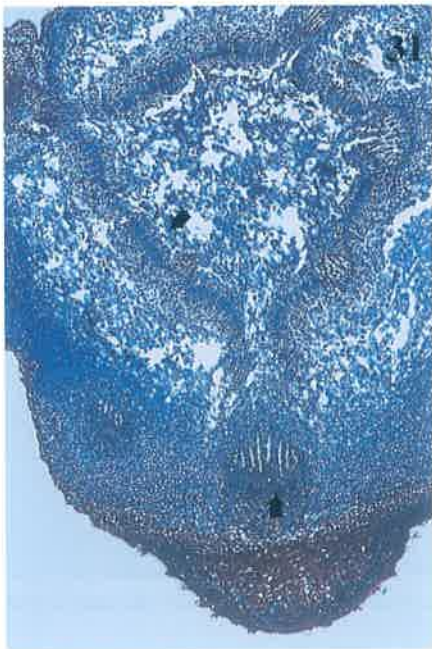


- Fig. 25.** Estado fenológico A (yema de invierno). Porción basal (b) (con esclereidas) e intermedia (como la Fig. 15) en la que se observan grandes cantidades de granos de almidón (los puntos más oscuros). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 26.** Estado fenológico A (yema de invierno). Primordio floral (como la Fig. 20) con abundante almidón (los puntos más oscuros). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Figs. 27, 28.** Estado fenológico A (yema de invierno). Disposición de las drusas en la yema (puntos brillantes de la 28). Además se observan otras estructuras anisótropas: vasos del xilema (cabezas de flecha) y esclereidas (cuadrado). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (27) y con luz polarizada (28) con el objetivo 4x.

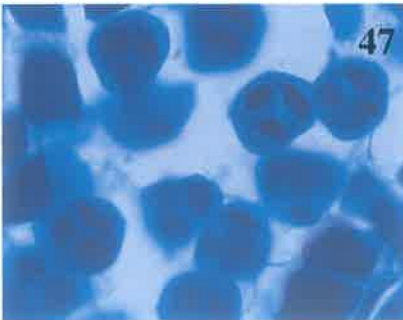
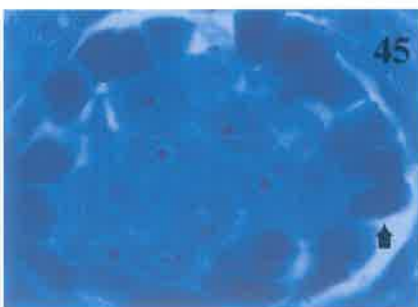
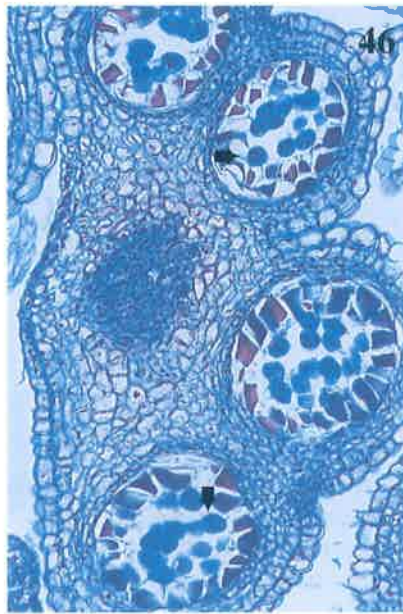
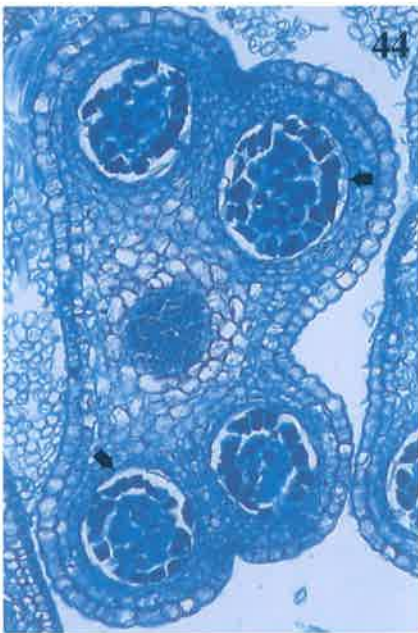


Figs. 29, 30. Estado fenológico A (yema de invierno). Sección transversal de la porción basal de la yema, en la que se observa además de drusas (los puntos brillantes de la 30), la región de las esclereidas (e), vasos del xilema (flechas) y células de la epidermis (flechas huecas). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (29) y con luz polarizada (30) con el objetivo 4x.

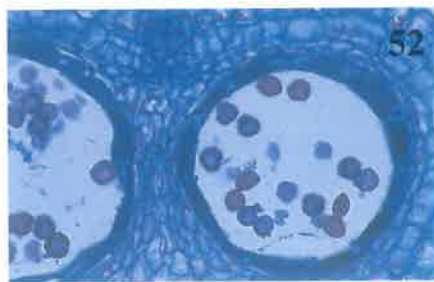
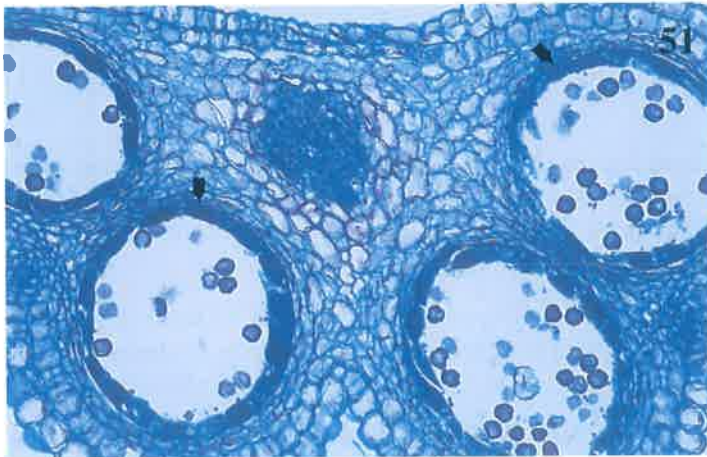
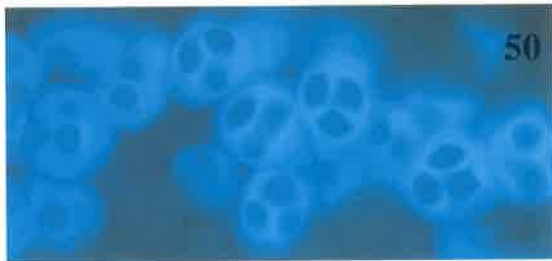
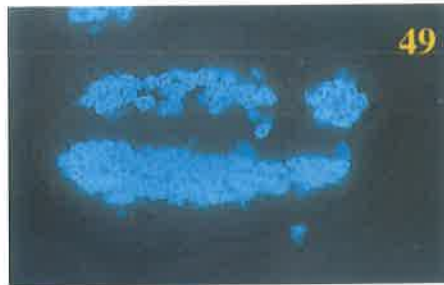
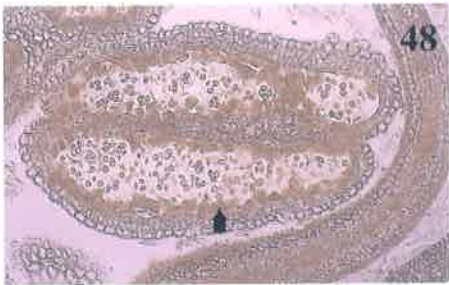
Figs. 31, 32. Estado fenológico A (yema de invierno). Sección transversal de la porción intermedia de la yema, en la que se observan además de drusas (los puntos brillantes de la 32), vasos del xilema (flechas). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (31) y con luz polarizada (32) con el objetivo 4x.



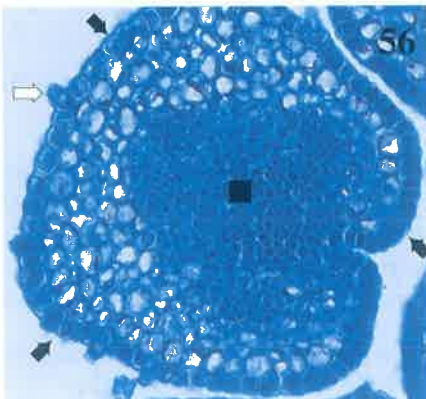
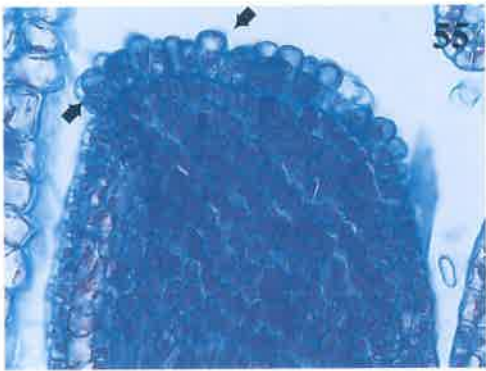
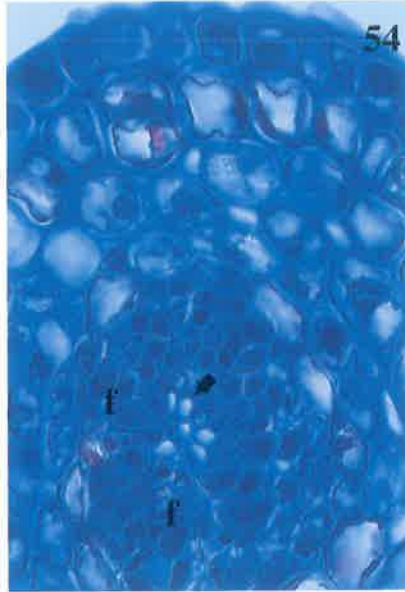
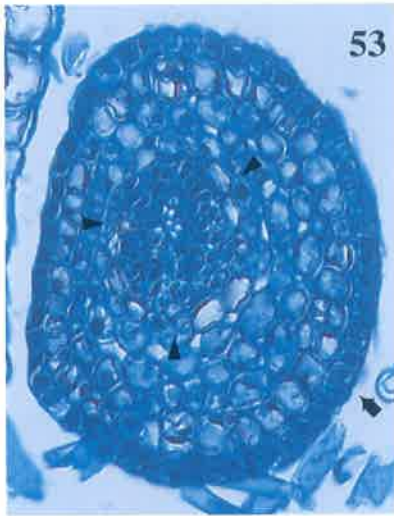
- Fig. 42. Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Primordio de sépalo. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 43. Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Primordio de pétalo. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 44. Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Antera en la que se observa el tapete (flechas) tapizando cada saco polínico. Estado de desarrollo aquí llamado Antera-3. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 45. Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Detalle de la anterior en la que se observan células del tapete (flecha) rodeando a células madre de los granos de polen en meiosis. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 100x.
- Fig. 46. Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Antera en la que se observa tétradas de esporas (flechas). Estado de desarrollo aquí llamado Antera-4. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 47. Estado fenológico C (yema hinchada) ("inicial"). Detalle de las tétradas de esporas en disposición tetraédrica. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 100x.



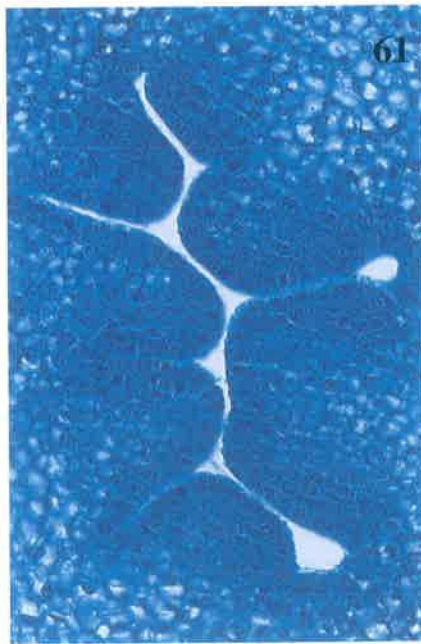
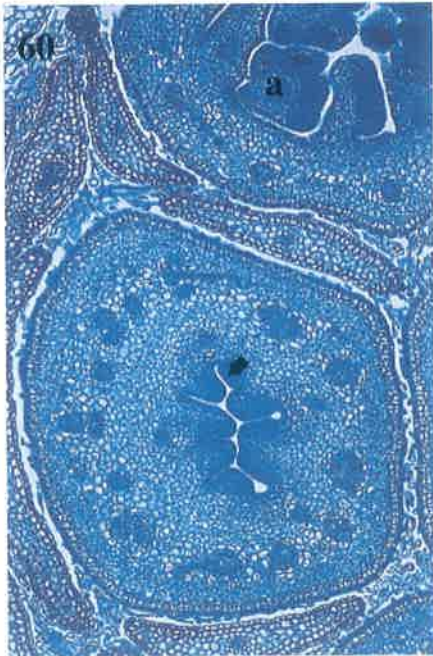
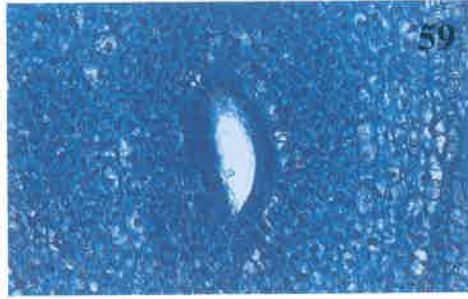
- Figs. 48, 49.** Estado fenológico C (yema hinchada) ("inicial"). Antera-4 en la que se observa por fluorescencia la presencia de calosa. El tapete (flecha) no presenta calosa. Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (48) y en el microscopio de fluorescencia (49) con el objetivo 10x.
- Fig. 50.** Estado fenológico C (yema hinchada) ("inicial"). Detalle de la anterior en la que se observan las tétradas de esporas rodeadas de calosa. Imagen obtenida en el microscopio de fluorescencia con el objetivo 40x.
- Fig. 51.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Antera en la que se observan granos de polen y el tapete íntegro (flechas). Estado de desarrollo aquí llamado Antera-5. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 52.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Detalle de la anterior. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.



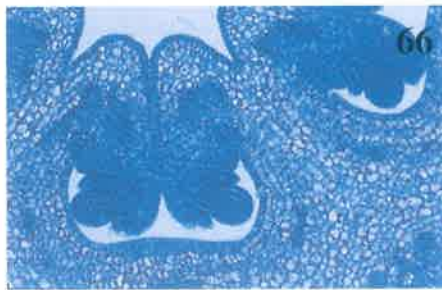
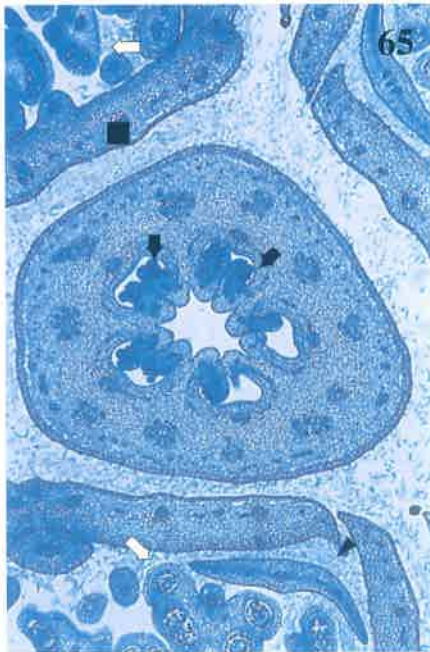
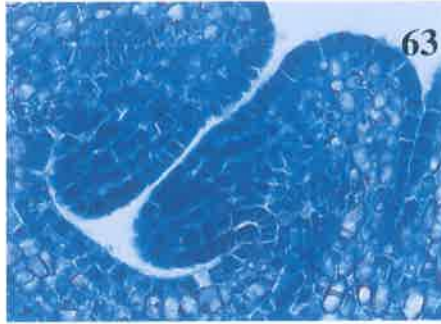
- Fig. 53.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) (“final”). Filamento constituido por epidermis uniseriada (flecha), células parenquimáticas y un único haz vascular anficribal (cabezas de flecha). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 54.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) (“final”). Detalle de la anterior donde se observa el haz vascular anficribal: el floema (f) rodea totalmente al xilema (flecha). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 100x.
- Fig. 55.** Estado fenológico C (yema hinchada) (“inicial”). Estigma constituido por las características papilas (flechas). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 56.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) (“final”). Estilo constituido por epidermis uniseriada (flechas) con tricomas (flecha hueca), células parenquimáticas y el tejido de transmisión (cuadrado). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 57.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) (“final”). Detalle de la anterior. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 100x.



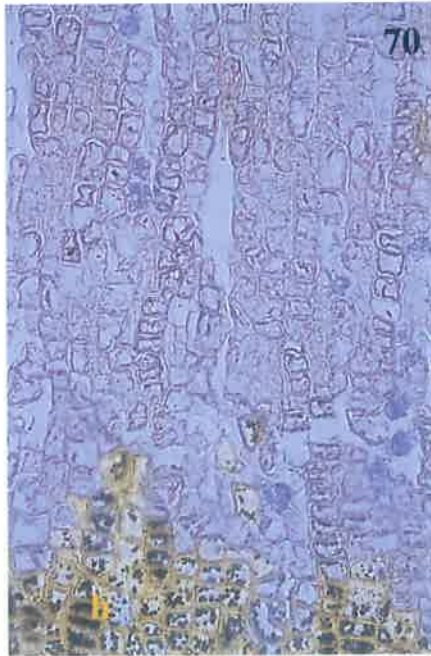
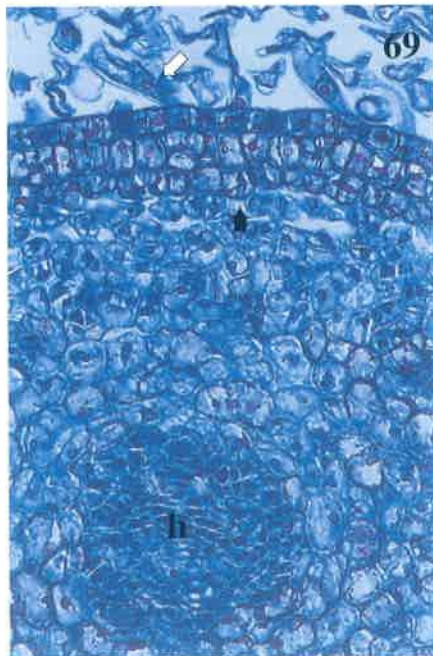
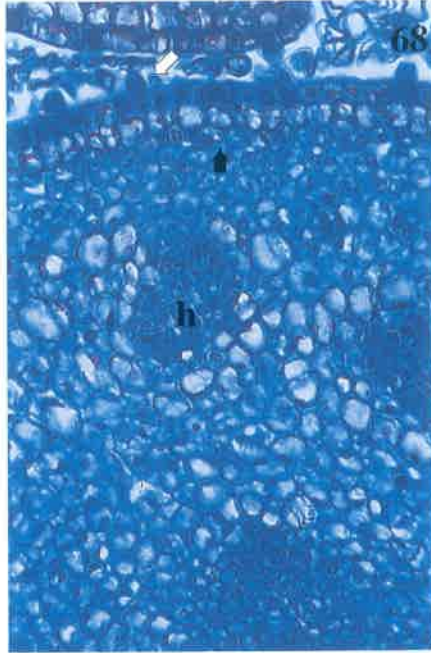
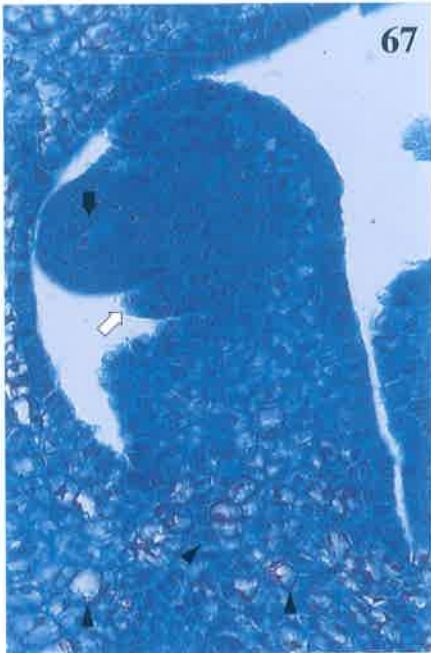
- Fig. 58.** Estado fenológico C (yema hinchada) (“inicial”). Porción apical de la yema en sección longitudinal, en la que se observa la existencia de lóculo ovárico (flecha) en el que no se aprecian agrupaciones celulares que recuerden a óvulos (estado de desarrollo aquí llamado Ovulo-1). Se observan primordios de anteras (a) (Antera-1) y brácteas (br) con tricomas vivos. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 10x.
- Fig. 59.** Estado fenológico C (yema hinchada) (“inicial”). Detalle de la anterior. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 60.** Estado fenológico C (yema hinchada) (“inicial”). Porción apical de la yema en sección transversal en la que se observa la existencia de lóculo ovárico (flecha) en el que no se aprecian agrupaciones celulares que recuerden a óvulos (estado de desarrollo aquí llamado Ovulo-1). Se observan primordios de anteras (a) (Antera-1). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 10x.
- Fig. 61.** Estado fenológico C (yema hinchada) (“inicial”). Detalle de la anterior. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.



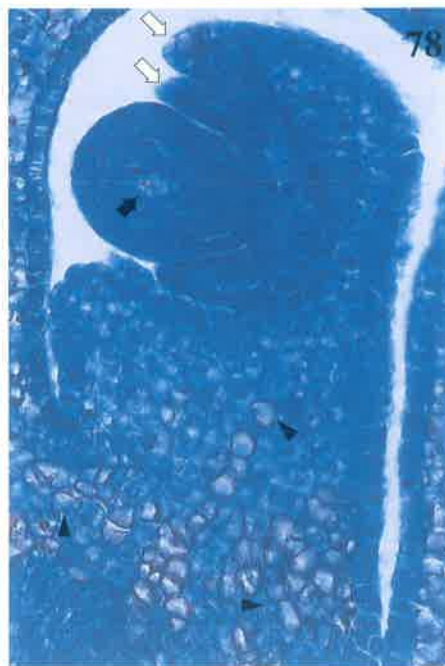
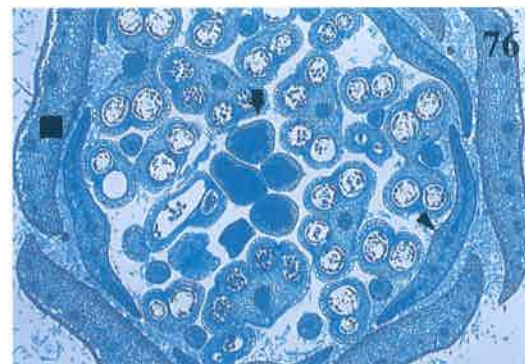
- Fig. 62.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Primordios de óvulos (flechas) (estado de desarrollo aquí llamado Ovulo-1). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 10x.
- Fig. 63.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Detalle de la anterior. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 64.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Sección longitudinal del ovario: se observan óvulos (flechas) en el estado de desarrollo aquí llamado Óvulo-2 y algún saco polínico (flecha hueca). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 10x.
- Fig. 65.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Sección transversal de ovario: se observan óvulos (flechas) con el tegumento interno diferenciado (estado de desarrollo aquí llamado Óvulo-3), anteras (flecha hueca), pétalos en formación (cabeza de flecha) y sépalos en formación (cuadrado). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 4x.
- Fig. 66.** Estado fenológico C3 (yema hinchada) ("final"). Detalle de la anterior. Obsérvese que los óvulos se encuentran parcialmente invertidos tendiendo a la disposición anátropa. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.



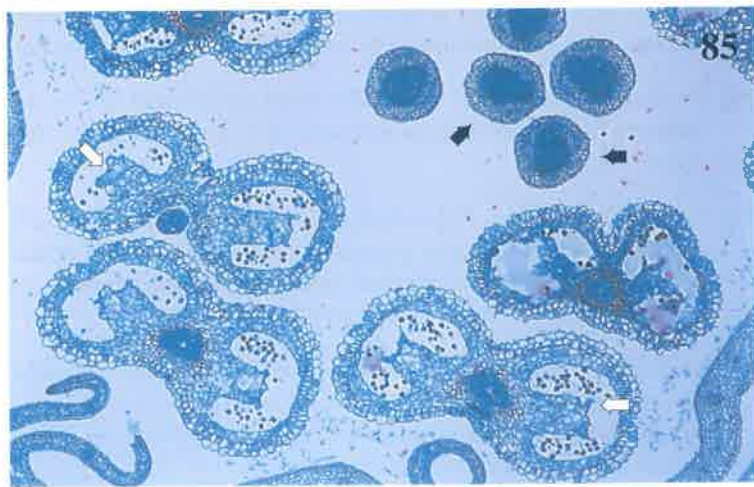
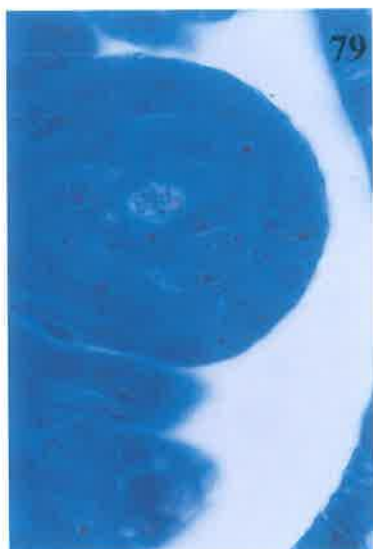
- Fig. 67.** Estado fenológico D3 (aparecen los botones florales) (“final”). Óvulo en estado de desarrollo aquí llamado Óvulo-4: se observa el tegumento interno diferenciado (flecha hueca) y se reconoce la célula arquepórica (flecha). Además en la placenta se observan células ligeramente suberificadas (cabezas de flecha). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Figs. 68, 69.** Estado fenológico C (yema hinchada) (“inicial”) (68) y Estado fenológico C3 (yema hinchada) (“final”) (69). Sección transversal del receptáculo donde se observa epidermis uniseriada con tricomas unicelulares vivos (flechas huecas), subepidérmicamente una o dos capas de células con las paredes ligeramente engrosadas (flechas), haces colaterales cerrados (h) y, el resto, células parenquimáticas. Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 70.** Estado fenológico C (yema hinchada) (“inicial”). Porción basal (b) (con escleridas) e intermedia de la yema en la que se observan pequeñas cantidades de granos de almidón (los puntos más oscuros). Compárese con la Figura 25. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.



- Figs. 71, 72, 73.** Estado fenológico D (aparecen los botones florales) ("inicial"). Inflorescencia entera (71), seccionada longitudinalmente (72) y transversalmente (73). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.
- Figs. 74, 75.** Estado fenológico D3 (aparecen los botones florales) ("final"). Flor más apical de la inflorescencia, entera (74) y seccionada longitudinal y transversalmente (75). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.
- Fig. 76.** Estado fenológico D (aparecen los botones florales) ("inicial"). Aspecto general de un flor seccionada transversalmente en la que se observan estilos (flecha), pétalos (cabezas de flecha), sépalos (cuadrado) y anteras. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 4x.
- Fig. 77.** Estado fenológico D3 (aparecen los botones florales) ("final"). Aspecto general de un flor seccionada longitudinalmente en la que se observan anteras, filamentos (flecha hueca), estigmas (flechas), estilo (e), lóculos ováricos (cabeza de flecha) y óvulos (flecha larga). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 4x.
- Fig. 78.** Estado fenológico D3 (aparecen los botones florales) ("final"). Óvulo en el que se observan los dos tegumentos (flechas huecas) y el megasporocito (flecha) en meiosis (estado de desarrollo aquí llamado Óvulo-5). En la placenta se observan algunas células ligeramente suberificadas (cabezas de flecha). Obsérvese que el óvulo se presenta parcialmente invertido al tender hacia la disposición anátropa. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.



- Fig. 79.** Estado fenológico D3 (aparecen los botones florales) (“final”). Detalle de la anterior. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 100x.
- Fig. 80.** Estado fenológico D (aparecen los botones florales) (“inicial”). Receptáculo en sección transversal: epidermis uniseriada con estomas (cabeza de flecha) y tricomas unicelulares vivos (flecha hueca), dos capas de colénquima laminar (flecha) y, el resto, células parenquimáticas y haces vasculares pequeños (h). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Figs. 81, 82.** Estado fenológico E (los sépalos dejan ver los pétalos) (“inicial”). Flor más apical de la inflorescencia, entera (81) y seccionada longitudinal y transversalmente (82). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.
- Figs. 83, 84.** Estado fenológico E2 (los sépalos dejan ver los pétalos) (“final”). Flor más apical de la inflorescencia, entera (83) y seccionada longitudinal y transversalmente (84). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.
- Fig. 85.** Estado fenológico E (los sépalos dejan ver los pétalos) (“inicial”). Anteras en las que se observa que desaparece el tabique (flechas huecas) que divide los sacos polínicos de la misma teca (estado de desarrollo aquí llamado Antera-6). Además se observan ramas estilares (flechas). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 4x.



- Figs. 86, 87.** Estado fenológico E (los sépalos dejan ver los pétalos) (“inicial”). En el estado de desarrollo aquí llamado Antera-6 se diferencia el endotecio (flechas) en las tecas y se reconoce el estomio (flechas huecas). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (86) y con luz polarizada (87) con el objetivo 20x.
- Fig. 88.** Estado fenológico E (los sépalos dejan ver los pétalos) (“inicial”). Filamento que presenta por debajo de la epidermis una capa de células de colénquima laminar (cabeza de flecha), y en el centro un haz vascular anficribal (flecha). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 89.** Estado fenológico E (los sépalos dejan ver los pétalos) (“inicial”). Detalle de la anterior. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 100x.
- Fig. 90.** Estado fenológico E (los sépalos dejan ver los pétalos) (“inicial”). Ramas estilares en las que se observa algún tricoma (cabeza de flecha) en la epidermis uniseriada y el tejido de transmisión (flechas) compacto. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 91.** Estado fenológico E (los sépalos dejan ver los pétalos) (“inicial”). Detalle de la anterior en el que se observan vasos del xilema (flecha hueca) en uno de los haces vasculares del tejido de transmisión. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 100x.

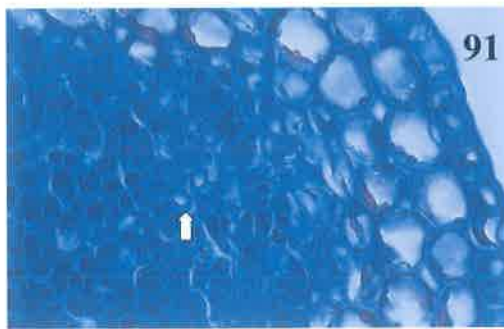
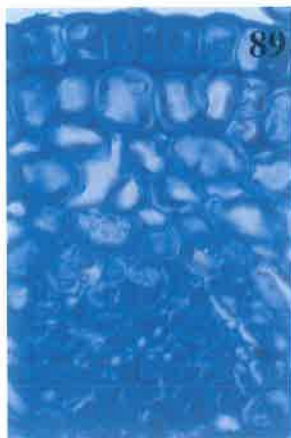
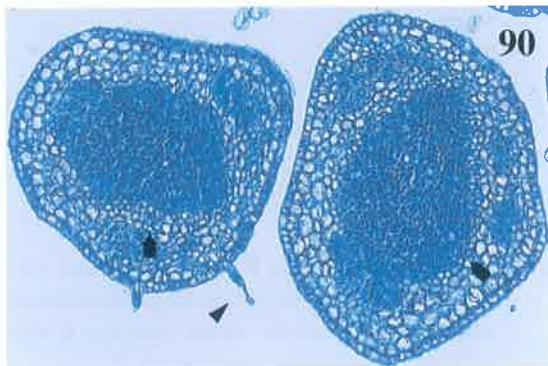
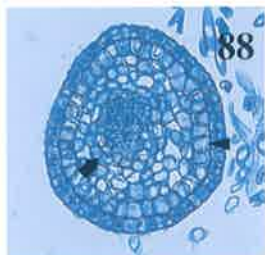
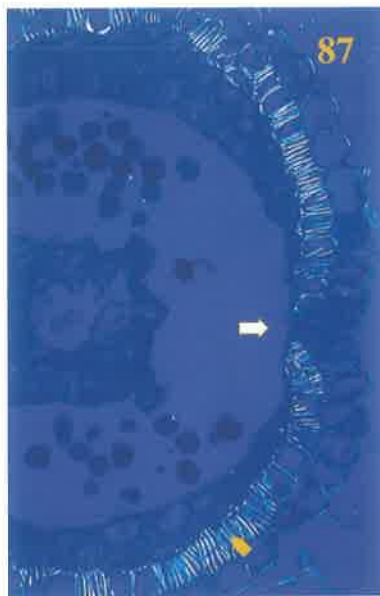
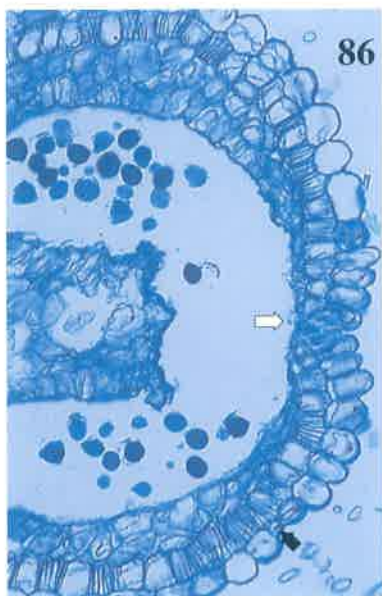


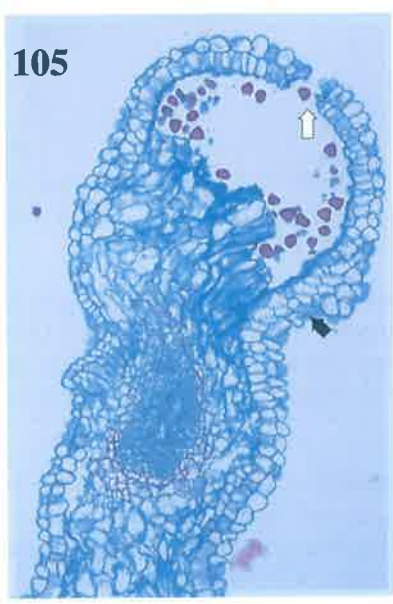
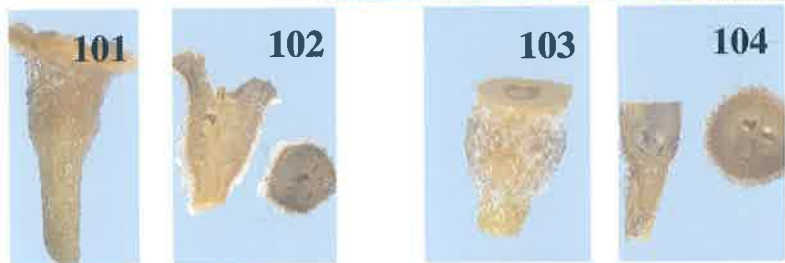
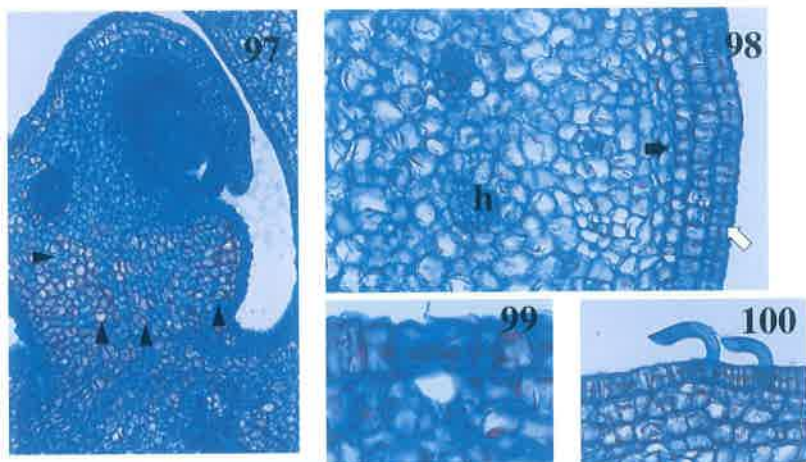
Fig. 92. Estado fenológico E (los sépalos dejan ver los pétalos) (“inicial”). Estigma con el característico tejido glandular perfectamente conformado. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.

Figs. 93, 94. Estado fenológico E2 (los sépalos dejan ver los pétalos) (“final”). Aspecto general del receptáculo en que destacan los óvulos (flecha hueca), los haces vasculares (cabezas de flechas) y la presencia moderada de drusas (los puntos brillantes de la 94). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (93) y con luz polarizada (94) con el objetivo 4x.

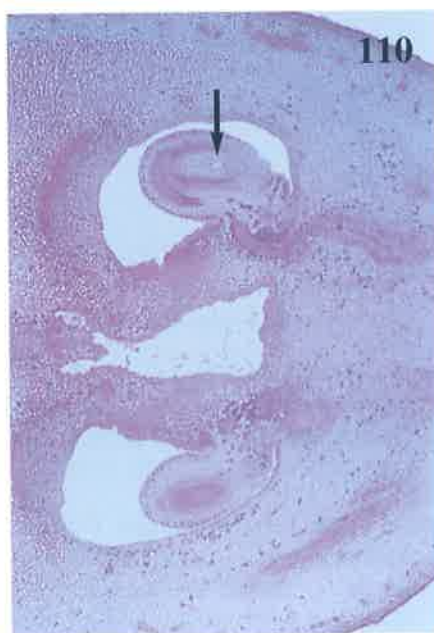
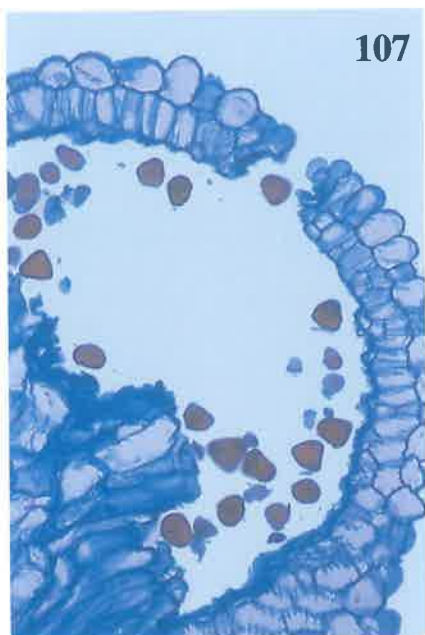
Figs. 95, 96. Estado fenológico E2 (los sépalos dejan ver los pétalos) (“final”). Detalle de la anterior en el que se observa el micropilo (flecha) del óvulo y la presencia moderada de drusas (los puntos brillantes de la 96) rodeando el lóculo ovárico (cuadrados). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (95) y con luz polarizada (96) con el objetivo 20x.



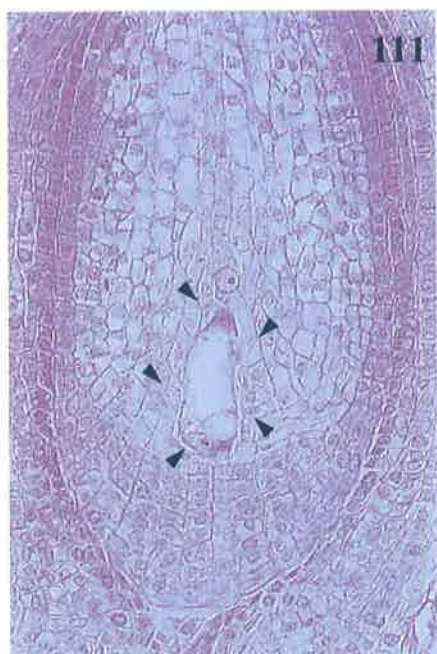
- Fig. 97.** Estado fenológico E2 (los sépalos dejan ver los pétalos) (“final”). Células suberificadas (cabezas de flechas) dispuestas en la placenta sin orden aparente. Obsérvese que el óvulo muestra una disposición prácticamente anátropa. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Figs. 98, 99, 100.** Estado fenológico E (los sépalos dejan ver los pétalos) (“inicial”). Sección transversal del receptáculo en la que se observa epidermis uniseriada (flecha hueca) con estomas (99) y tricomas (100), dos capas de colénquima laminar (flecha), algún haz vascular pequeño (h) y el resto células parenquimáticas (con paredes más gruesas las más próximas al exterior que el resto). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x (98 y 100) y con el objetivo 100x (99).
- Figs. 101, 102.** Estado fenológico F (primera flor). Receptáculo entero (101) y seccionado longitudinal y transversalmente (102). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.
- Figs. 103, 104.** Estado fenológico F2 (plena floración). Receptáculo entero (103) y seccionado longitudinal y transversalmente (104). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.
- Fig. 105, 106.** Estado fenológico F (primera flor). Antera con endotecio (flechas) y el estomio (flechas huecas) abierto (estado de desarrollo aquí llamado Antera-7). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (105) y de luz polarizada (106) con el objetivo 10x.



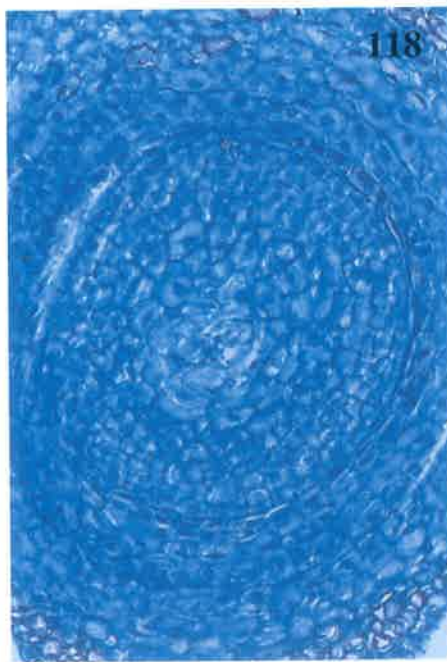
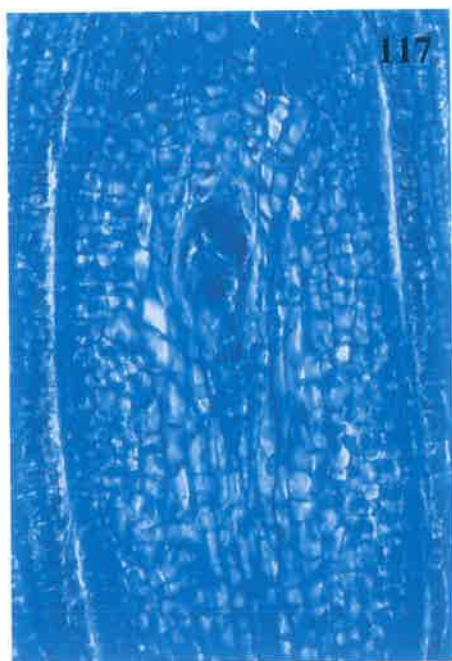
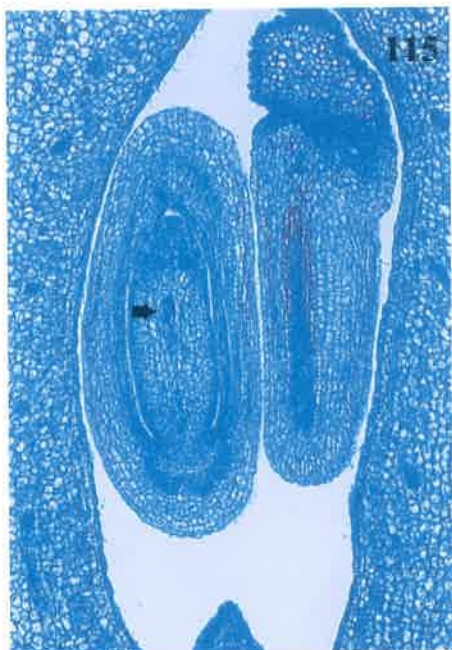
- Fig. 107.** Estado fenológico F (primera flor). Detalle de la anterior en la que se observa el endotecio, el estomio abierto y un grano de polen saliendo. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Figs. 108, 109.** Estado fenológico F (primera flor) (108) y Estado fenológico F2 (plena floración) (109). Presencia de granos de polen (flechas) y tubo polínico (109) (cabezas de flechas) en el estigma. Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (108) y en microscopio de fluorescencia (109) con el objetivo 40x (108) y 10x (109).
- Fig. 110.** Estado fenológico F2 (plena floración). Sección longitudinal del ovario en que se observa uno de los óvulos con el saco embrionario bien conformado (flecha), característico del estado de desarrollo aquí llamado Óvulo-7. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 4x.



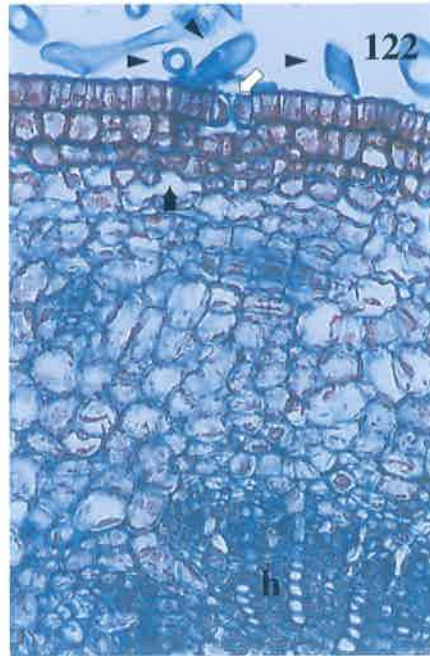
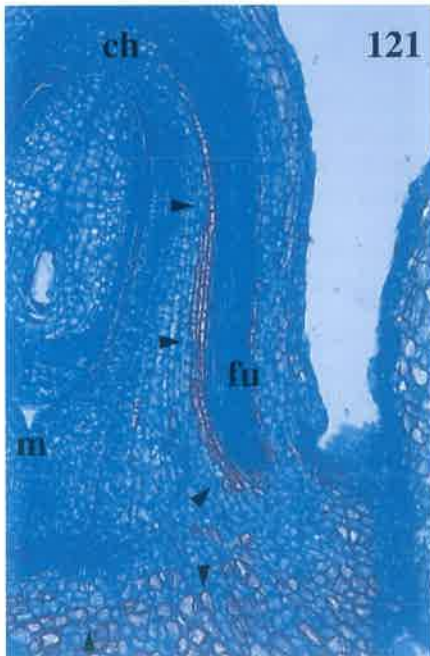
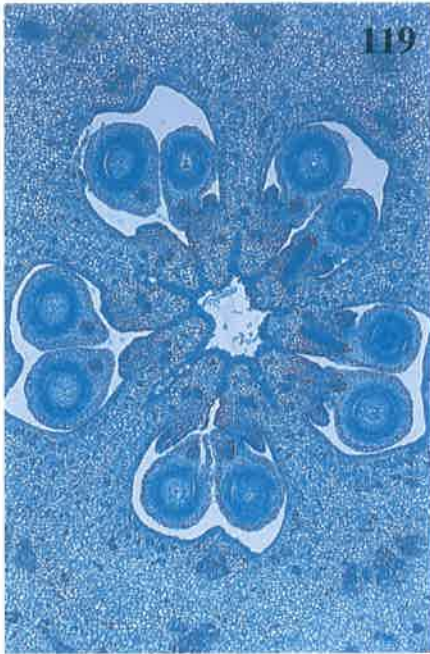
- Fig. 111. Estado fenológico F2 (plena floración). Detalle de la anterior en la que se observa el saco embrionario bien conformado (cabezas de flechas). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 112. Estado fenológico F (primera flor). Estado de desarrollo aquí llamado Óvulo-7 (saco embrionario bien conformado) en sección transversal (flecha). Se observan células suberificadas (puntas de flechas) rodeando el haz vascular del óvulo. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Figs. 113, 114. Estado fenológico F (primera flor). Gran cantidad de drusas (los puntos brillantes de la 114) rodeando totalmente el lóculo ovárico. Obsérvese la anisotropía de los tricomas (puntas de flechas). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (113) y de luz polarizada (114) con el objetivo 10x.



- Figs. 115, 116.** Estado fenológico G (caída primeros pétalos). Óvulo con el saco embrionario desorganizado (flecha) y drusas (los puntos brillantes de la 116) rodeando el lóculo ovárico y algunas en las cubiertas ovulares (cabezas de flechas). Estado de desarrollo aquí llamado Óvulo-8 que corresponde con el de los óvulos fecundados. Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (115) y de luz polarizada (116) con el objetivo 10x.
- Fig. 117.** Estado fenológico G (caída primeros pétalos). Detalle de la anterior. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 118.** Estado fenológico F2 (plena floración). Sección transversal de un óvulo fecundado. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.



- Figs. 119, 120. Estado fenológico F2 (plena floración). Disposición de las drusas (los puntos brillantes de la 120) en el receptáculo rodeando sobre todo el lóculo ovárico. Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (119) y de luz polarizada (120) con el objetivo 4x.
- Fig. 121. Estado fenológico F2 (plena floración). Células suberificadas (cabezas de flechas) en la placenta y rodeando el haz vascular del funículo. Se observa que *Malus domestica* presenta óvulos anátropos atendiendo a la disposición del micropilo (m), la chalaza (ch) y el funículo (fu). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 122. Estado fenológico F (primera flor). Sección transversal del receptáculo con epidermis uniseriada, estoma (flecha hueca) y tricomas unicelulares muertos (cabezas de flechas). En posición subepidérmica se observan dos o tres filas de colénquima laminar (flecha) e inferiormente un haz vascular grande (h). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.



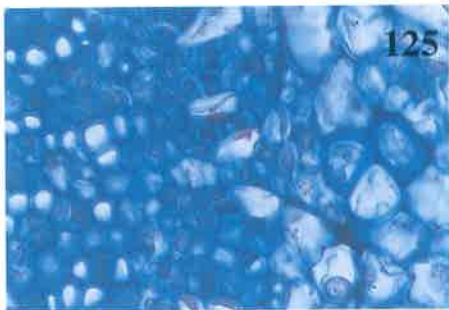
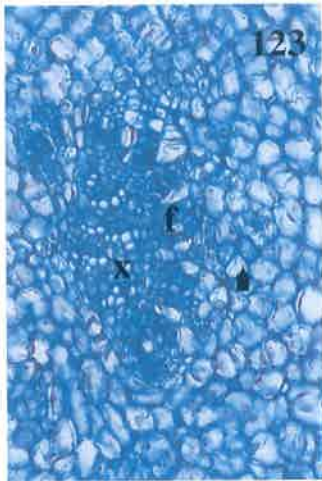
Figs. 123, 124. Estado fenológico F (primera flor). Haz vascular del receptáculo localizado en la periferia del mismo, en que se observa el xilema (x), el floema (f) y fibras floemáticas (flechas). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (123) y de luz polarizada (124) con el objetivo 40x.

Fig. 125. Estado fenológico F (primera flor). Detalle de la anterior. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 100x.

Fig. 126. Estado fenológico F2 (plena floración). Células parequimáticas dispuestas circularmente (flechas) delimitan el ovario (o) del receptáculo (r). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 10x.

Figs. 127, 128. Estado fenológico G (caída primeros pétalos). Receptáculo entero (127) y seccionado longitudinal y transversalmente (128). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.

Figs. 129, 130. Estado fenológico H (caída últimos pétalos). Receptáculo entero (129) y seccionado longitudinal y transversalmente (130). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.



- Figs. 131, 132.** Estado fenológico H (caída últimos pétalos). Antera abierta y seca en la que se reconoce un grano de polen (flecha hueca) y el endotecio (flechas). Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (131) y de luz polarizada (132) con el objetivo 10x.
- Fig. 133.** Estado fenológico H (caída últimos pétalos). Filamento con las células vacías. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Figs. 134, 135.** Estado fenológico H (caída últimos pétalos) (134) y Estado fenológico G (caída primeros pétalos) (135). Presencia de granos de polen (flechas) y tubos polínicos (en la 135) (cabezas de flechas) en el estigma. Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (134) y en microscopio de fluorescencia (135) con el objetivo 20x (134) y 10x (135).
- Fig. 136.** Estado fenológico H (caída últimos pétalos). Sección transversal de una rama estilar con el tejido de transmisión (cuadrado) no compacto y en conjunto, con células vacías. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Fig. 137.** Estado fenológico H (caída últimos pétalos). Paso de varios tubos polínicos (cabezas de flechas) a través del cuerpo central de una rama estilar. Imagen obtenida en el microscopio de fluorescencia con el objetivo 10x.

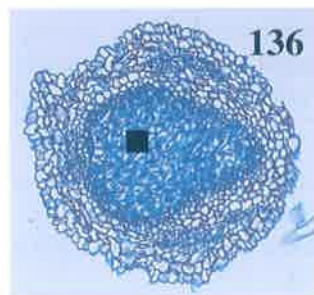
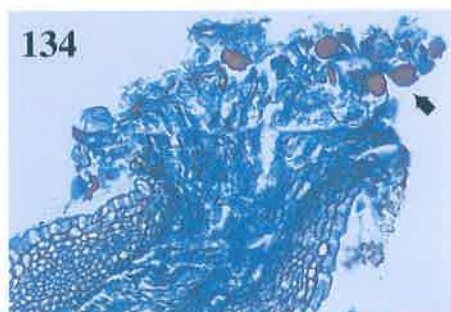
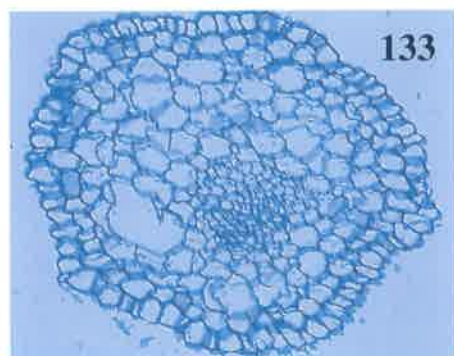
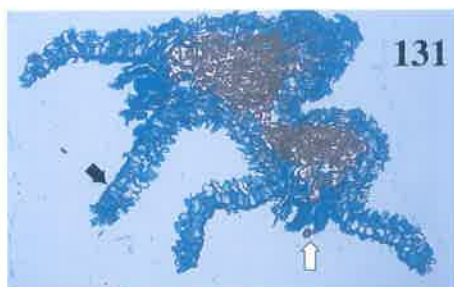
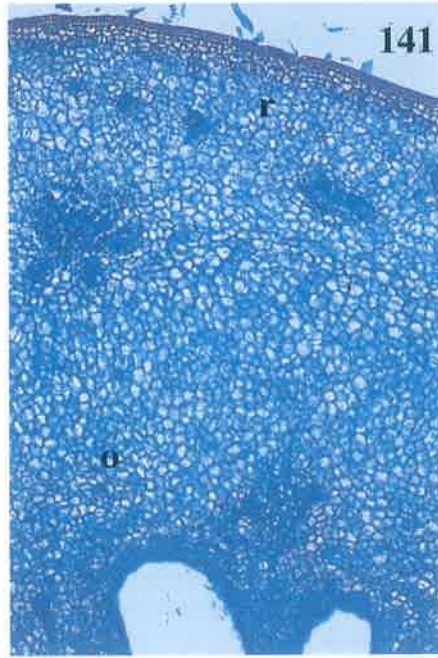
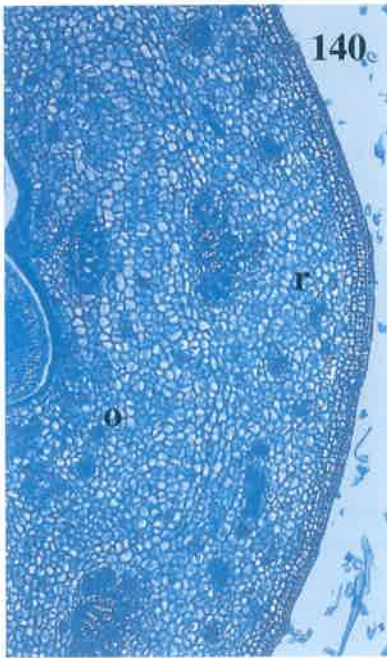
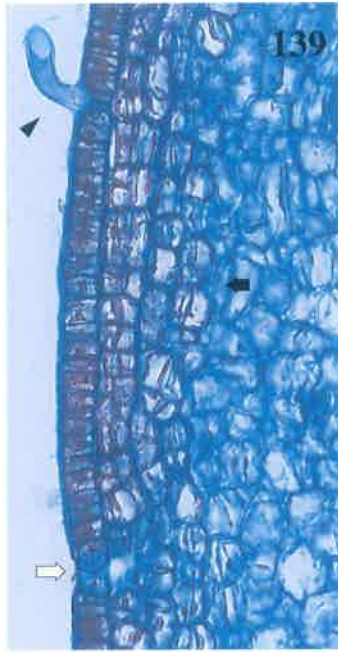
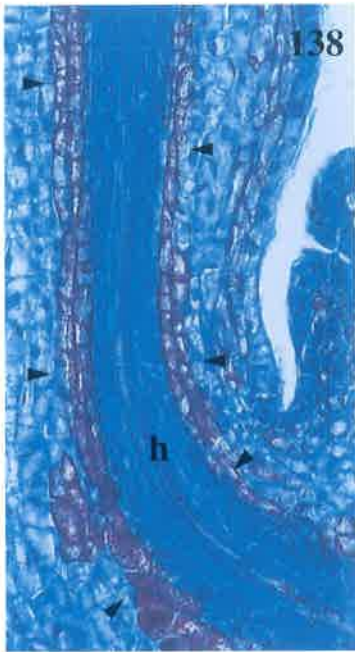


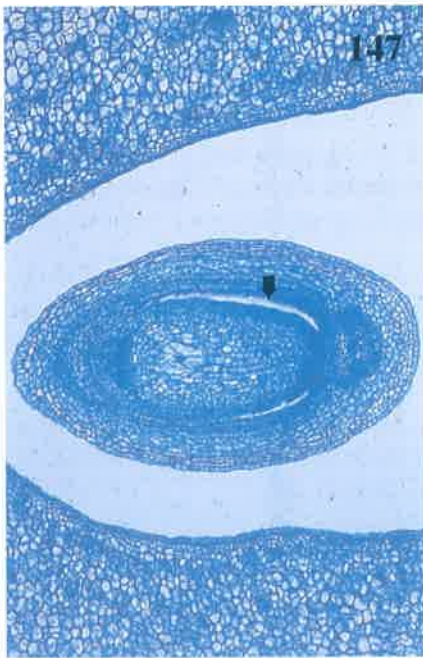
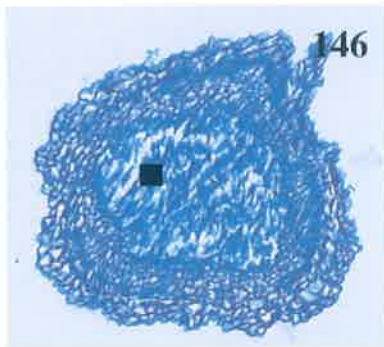
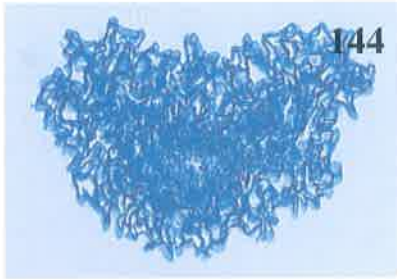
Fig. 138. Estado fenológico H (caída últimos pétalos). Células suberificadas (cabezas de flechas) rodeando el haz conductor (h) en el funículo. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.

Fig. 139. Estado fenológico H (caída últimos pétalos). Receptáculo: epidermis uniseriada, estoma (flecha hueca), tricoma (cabeza de flecha), capas de colénquima laminar (flecha) y células parenquimáticas. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.

Figs, 140, 141. Estado fenológico G (caída primeros pétalos) (140) y Estado fenológico H (caída últimos pétalos) (141). Aspecto general del receptáculo (r) – ovario (o). Imágenes obtenidas con el microscopio de luz normal con el objetivo 40x (140) y 10x (141).



- Figs. 142, 143.** Estado fenológico I (frutos cuajados). Receptáculo entero (142) y seccionado longitudinal y transversalmente (143). Imágenes obtenidas con el microscopio estereoscópico.
- Fig. 144.** Estado fenológico I (frutos cuajados). Filamento que ha perdido su arquitectura característica. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 10x.
- Fig. 145.** Estado fenológico I (frutos cuajados). Presencia de granos de polen (cabezas de flechas) y tubos polínicos en el estigma. Imagen obtenida en el microscopio de fluorescencia con el objetivo 10x.
- Fig. 146.** Estado fenológico I (frutos cuajados). Rama estilar con el tejido de transmisión (cuadrado) muy laxo. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 20x.
- Figs. 147, 148.** Estado fenológico I (frutos cuajados). Óvulo con la nucela despegada (flecha) del tegumento interno (estado de desarrollo aquí llamado Óvulo-9) y drusas (los puntos brillantes de la 148) rodeando el lóculo ovárico y en las cubiertas ovulares. Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (147) y de luz polarizada (148) con el objetivo 10x.



- Fig. 149.** Estado fenológico I (frutos cuajados). Sección transversal de un óvulo en estado de desarrollo Óvulo-9 (con la nucela despegada del tegumento interno (flecha)). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 150.** Estado fenológico I (frutos cuajados). Fragmento externo del receptáculo en el que se observa: epidermis, estoma (flecha hueca), tricoma (cabeza de flecha), colénquima laminar (flecha) y células parenquimáticas. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.
- Fig. 151.** Estado fenológico I (frutos cuajados). Aspecto general del receptáculo (r) – ovario (o) desde la epidermis (flecha) hasta el lóculo ovárico (l). Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 10x.
- Figs. 152, 153.** Estado fenológico I (frutos cuajados). Distribución de las drusas (los puntos brillantes de la 153) en el receptáculo-ovario. Imágenes obtenidas en el microscopio óptico de campo claro (152) y de luz polarizada (153) con el objetivo 4x.

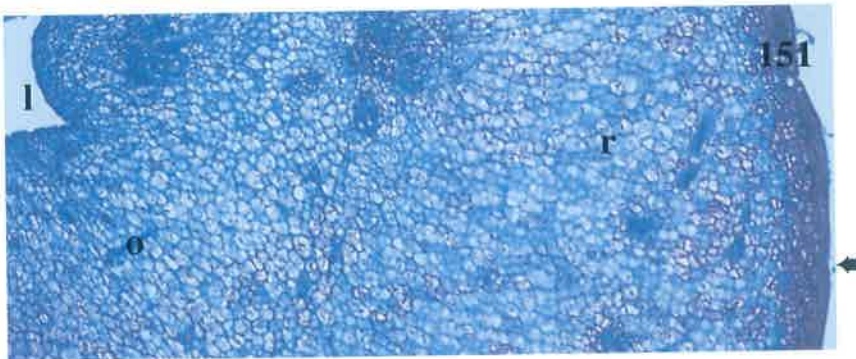
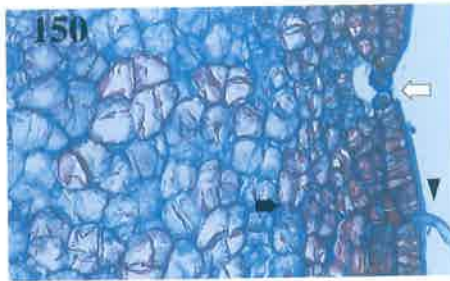
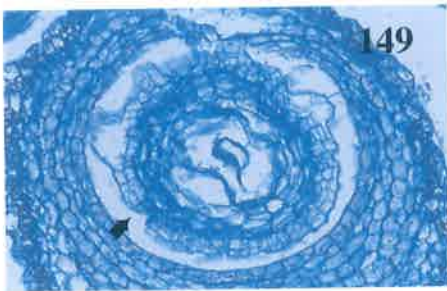
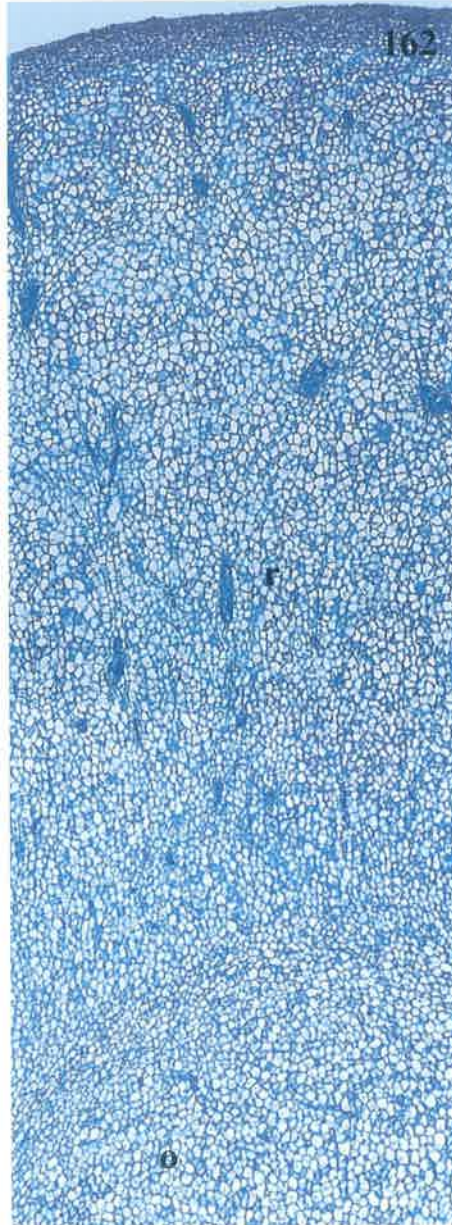
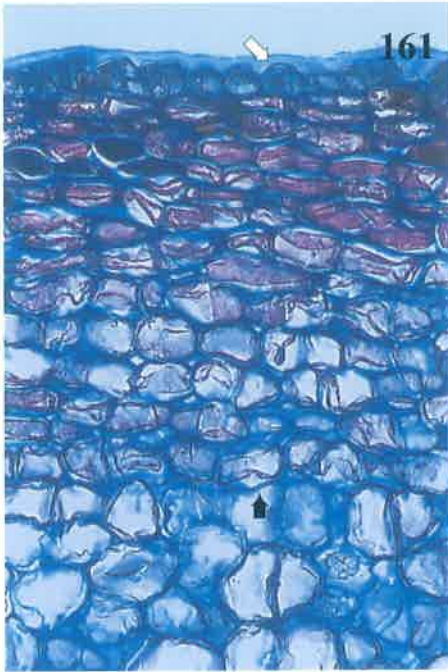


Fig. 161. Estado fenológico J (frutos en crecimiento). Fragmento exterior del receptáculo en que se observa la epidermis con cutícula (flecha hueca) relativamente gruesa, varias capas de colénquima laminar (flecha) y células parenquimáticas. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 40x.

Fig. 162. Estado fenológico J (frutos en crecimiento). Aspecto general del receptáculo (r) – ovario (o) en sección transversal. Imagen obtenida en el microscopio óptico de campo claro con el objetivo 4x.



ÍNDICE

PRÓLOGO	9
INTRODUCCIÓN	11
MATERIAL Y MÉTODOS	15
RESULTADOS	17
Estado fenológico A	17
Estado fenológico B	19
Estados fenológicos C y C3	19
Estados fenológicos D y D3	22
Estados fenológicos E y E2	22
Estados fenológicos F y F2	23
Estados fenológicos G y H	24
Estado fenológico I	25
Estado fenológico J	25
BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA	27
IMÁGENES	29

Este trabajo constituye la Memoria de un
Proyecto de Investigación subvencionado
por la Diputación Provincial de León



en Castilla y León en el año 1997 se produjeron más de 50.000 toneladas de manzanas, de las cuales, más de 30.000 correspondieron a León.

En general, la cantidad de fruta recolectada está determinada por factores que pueden controlar los agricultores, sin embargo en ocasiones tienen lugar hechos ajenos al productor (particularmente climáticos) que pueden llegar a limitar extraordinariamente la producción.

En el presente trabajo se lleva a cabo el estudio de la floración del manzano (de la variedad reineta blanca del Bierzo) mediante métodos histológicos, el cual servirá como herramienta hasta ahora inexistente para comparar la estructura normal de flores y frutos, frente a las mismas estructuras eventualmente afectadas por factores ajenos al agricultor.



**Junta de
Castilla y León**

CONSEJERÍA DE AGRICULTURA Y GANADERÍA

ISBN: 84-9718-046-1

