

MORFOLOGÍA Y ANATOMÍA DEL ÁPICE CAULINAR DE *NOTHOFAGUS DOMBEYI* (NOTHOFAGACEAE) A LO LARGO DE UN AÑO

SOLEDAD GARCÍA¹, JAVIER PUNTIERI^{1,2} y GERNOT VOBIS¹

Summary: Morphology and anatomy of the shoot apex of *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae) along a year. The present study evaluates the possible annual variation in the morphology and anatomy of the shoot apex of *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). From samples taken over one year, longitudinal slices of terminal buds were cut with a freezing microtome. Irrespective of the time of the year, a terminal bud consists of an apical meristem and rudiments of stem and leaves. Proximal primordia are larger and have a higher degree of differentiation than distal primordia. Around the axil of each stipule colletes are present. Each colleter is connected with the corresponding stipule through a conducting strand. The number of leaf primordia per bud is constant between April and October and diminishes later on as leaf expansion takes place, although it never reaches zero. At the end of the growth season, large and small buds may be distinguished; the latter ones dry out and fall before the next spring. In each terminal bud, distinctions in the degree of differentiation between leaf primordia in different positions and between blade and stipules of each proximal primordia are evident.

Key words: shoot apex, bud, leaf primordium, stipule, colleter, *Nothofagus dombeyi*.

Resumen: En el presente estudio se evaluó la posible variación anual de la morfología y la anatomía del ápice caulinar de coihue, *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). A partir de muestras tomadas a lo largo de un año calendario, se realizaron cortes longitudinales de las yemas terminales con micrótopo de congelación. Independientemente de la época del año, una yema terminal está conformada por un meristema apical y rudimentos de tallo y hojas. Los primordios foliares proximales tienen mayor tamaño y grado de diferenciación que los distales. En la axila de cada estípula se destaca la presencia de coléteres. Cada coléter se comunica vascularmente con la estípula correspondiente. El número de primordios foliares por yema es constante entre abril y octubre y disminuye posteriormente al incrementarse el número de hojas expandidas, aunque sin llegar a cero. Al final de la estación de crecimiento se distinguen yemas de mayor y yemas de menor tamaño; estas últimas se secan y desprenden del tallo antes de la primavera siguiente. Dentro de un año se evidencian, en un momento dado, distintos grados de diferenciación entre primordios foliares proximales y distales y entre la lámina y las estípulas de los primordios más proximales.

Palabras clave: ápice caulinar, yema, primordio foliar, estípula, coléter, *Nothofagus dombeyi*.

INTRODUCCIÓN

Los meristemas apicales son responsables del crecimiento primario y de la generación de nuevos meristemas a lo largo del desarrollo de las plantas vasculares (Evans & Barton, 1997). La escasa información de que se dispone permite afirmar que la diferenciación de nuevos órganos está asociada a

momentos de actividad de los meristemas apicales del tallo (Lyndon, 1998; Nitta & Ohsawa, 1998). En las plantas con crecimiento continuo la organogénesis y el alargamiento de nuevos órganos a partir de un meristema apical ocurren en forma simultánea, presentándose una variación gradual en el desarrollo de las hojas entre los extremos proximal y distal de cada eje de una planta. En las plantas con crecimiento rítmico, por otro lado, organogénesis y alargamiento suelen ocurrir en forma asincrónica: en el período que transcurre entre organogénesis y alargamiento, los órganos preformados constituyen una yema o rudimento de brote (Garrison, 1949). No obstante, tanto la periodicidad de la organogénesis como su

¹ Departamento de Botánica, Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche.

² Carrera del Investigador Científico y Tecnológico, CONICET. jpuntier@crub.uncoma.edu.ar

relación con el crecimiento primario se desconocen para la mayoría de las plantas leñosas con crecimiento rítmico (ej. Macdonald *et al.*, 1983; Brown & Sommer, 1992; Nitta & Ohsawa, 1998). Hasta el momento se han descrito varios patrones de crecimiento estacional de los brotes en especies con crecimiento rítmico, pero en la mayoría de los casos se desconoce la relación entre estos patrones y la dinámica de diferenciación de órganos a partir de los meristemas (Caraglio & Barthélémy, 1997).

El coihue, *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oersted (familia Nothofagaceae, siguiendo a Hill, 1992), es una especie arbórea perennifolia nativa de zonas cordilleranas de la Patagonia. Latitudinalmente, se distribuye entre 34° 40' S y 48° S en Chile (Donoso, 1993) y entre 38° 30' y 44° S en Argentina (Tortorelli, 1956). Esta especie es un importante componente en variados ambientes, comúnmente de baja altitud y con alto nivel de precipitaciones (Veblen *et al.*, 1996). A pesar de la importancia económica y ecológica del coihue para los Bosques Andino-Patagónicos, sus características de desarrollo, como las de otras especies nativas de Sudamérica, solo se han estudiado recientemente (Barthélémy *et al.*, 1999).

El género *Nothofagus* suele ubicarse taxonómicamente próximo a un conjunto de géneros asociados a ambientes templados, como *Betula* y *Fagus* (Cronquist, 1988; Takhtajan, 1997). Sin embargo, estudios recientes acerca de las especies sudamericanas de *Nothofagus* indican que en este género se presentan características habituales en especies tropicales, como yemas terminales desnudas y desarrollo de órganos neoformados y de ramas inmediatas (también llamadas silépticas; Barthélémy *et al.*, 1999; Puntieri *et al.*, 1998, 2000, 2002a, b; Souza *et al.*, 2000; Stecconi *et al.*, 2000). Estudios recientes concluyen que existen variaciones en los períodos del año en los que puede ocurrir organogénesis, aún entre individuos de la misma población, aunque los mismos no proveen información acerca de la anatomía de sus yemas (Puntieri *et al.*, 2002a; Puntieri, 2005). Tales variaciones podrían reflejarse, como ocurre en otras especies (Hallé & Martin, 1968; Sabatier & Barthélémy, 2001), en variaciones de las características histológicas de las yemas. A fin de relacionar los períodos de alargamiento de los brotes con la estructura morfo-anatómica de las yemas del coihue, se analizó en el presente estudio la variación en el número de órganos que componen las yemas y en el grado de diferenciación de dichos órganos a lo largo de un ciclo anual de desarrollo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos se realizaron a ambos lados de la ruta nacional 231 entre Villa La Angostura y el cruce entre dicha ruta y la ruta nacional 237, a lo largo de una extensión de aproximadamente 30 km (40° 47' S, 71° 40' O). La vegetación que ocupa dicha extensión del borde de la ruta es producto de regeneración espontánea luego de los disturbios ocasionados por la construcción y el mantenimiento de la ruta. Las especies arbóreas dominantes en términos de cobertura son *N. dombeyi* y *Austrocedrus chilensis* ("ciprés de la cordillera"); ambas especies constituyen también el bosque contiguo al borde de la ruta. La elección del lugar de muestreo se basó en su fácil acceso y en la presencia de un alto número de individuos de *N. dombeyi* de edad semejante y en la misma etapa de desarrollo, lo que permitió realizar muestreos al azar de brotes a lo largo de un año.

Se realizaron muestreos mensuales entre marzo y agosto de 2002 y muestreos quincenales entre septiembre de 2002 y febrero de 2003. Cada muestreo incluyó el extremo distal de una rama principal de 10 individuos juveniles de *N. dombeyi* de entre 7 y 20 años. Solamente se cosecharon ramas provistas de yema terminal. Para cada rama se registró el número de hojas presentes en el brote correspondiente al último año. Los ápices de estos brotes fueron conservados en FAA (D' Ambrogio de Argüeso, 1986). Se realizaron cortes longitudinales (de 5-15 µm de grosor) del extremo distal de cinco de los diez brotes cosechados en cada muestreo mediante micrófono de congelación. Cada corte fue teñido con orceína acética (D' Ambrogio de Argüeso, 1986) diluida 4:1 y 1/2 en caliente, montado en glicerina y observado con microscopio óptico (Olympus BX50). Los cortes más representativos fueron fotografiados. En el análisis de los cortes se observaron los diferentes tipos de tejidos y de células que componen a cada una de las diferentes estructuras que conforman las yemas. Una vez observados y caracterizados los diferentes tipos de tejidos, se contabilizó el número de órganos preformados en cada una de las yemas. La yema terminal de cada uno de los cinco brotes no utilizados en la obtención de cortes, fue disecada bajo microscopio estereoscópico (Olympus SZH10) y el número de órganos preformados fue contabilizado siguiendo el procedimiento empleado en estudios anteriores (e.g. Puntieri *et al.*, 2000, 2002a; Souza *et al.*, 2000).

RESULTADOS

Características morfo-anatómicas de las yemas terminales

Independientemente de la época del año de que se trate, una yema terminal de *N. dombeyi* consta de: meristema apical y rudimentos de tallo y hojas (una por nudo); cada primordio foliar incluye una lámina peciolada y dos estípulas (Fig. 1A). El meristema apical tiene forma hemisférica. Los primordios foliares, futuros nomofilos preformados, se disponen sobre el rudimento del tallo en forma dística. Las estípulas de cada primordio se encuentran a los lados y externamente a los primordios de pecíolo y lámina correspondientes. Tanto los primordios de pecíolo y lámina como los de las estípulas varían en tamaño según una sucesión acrópeta decreciente.

Los primordios de las láminas foliares más distales son sésiles y aparecen como simples protuberancias

laterales al ápice caulinar, de alrededor de 0,05 mm de longitud. Los primordios más proximales se encuentran morfológicamente más diferenciados: la lámina, levemente curvada hacia la cara adaxial, tiene entre 0,25 y 1,40 mm de longitud; el pecíolo está apenas diferenciado de la lámina.

La observación externa de una yema terminal permite ver casi exclusivamente estípulas. Las estípulas de los primordios foliares más proximales de cada yema son semejantes, morfológicamente, a las estípulas de hojas completamente desplegadas, es decir que puede considerarse que se encuentran completamente desarrolladas. Estas estípulas se diferencian morfológicamente de las estípulas de los primordios más distales. Por un lado, la porción laminar libre de una estípula proximal se extiende a partir de todo el contorno del área de inserción de la estípula mientras que la porción laminar de una estípula distal solo se extiende a partir del borde distal de la zona de inserción de la estípula. Por otro lado, el área de inserción es oblonga en las estípulas proximales y

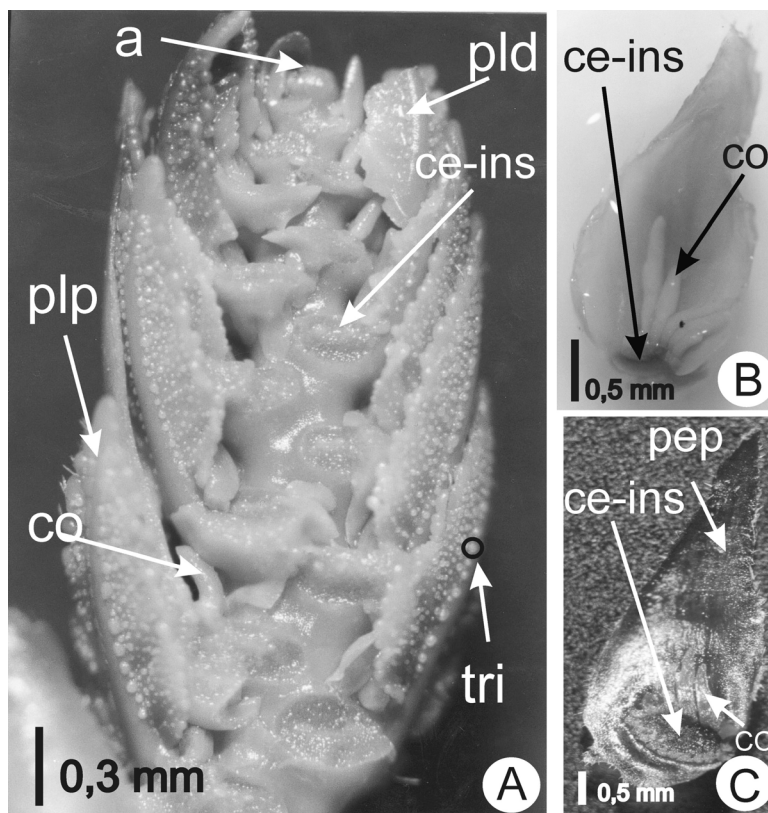


Fig. 1. A. Yema parcialmente disecada, con microscopio estereoscópico. B. Estípula de primordio foliar distal, cara adaxial. C. Estípula de primordio foliar proximal, cara adaxial. Refs: **a**, ápice caulinar; **ce-ins**, cicatriz de inserción de estípula; **co**, coléter; **pld**, primordio de lámina distal; **plp**, primordio de lámina proximal; **tri**, tricoma.

linear en las estípulas distales.

En la axila de cada estípula hay entre 5 y 20 coléteres (Fig. 1A). La disposición y número de coléteres por estípula varía dependiendo de la posición de la estípula en el brote. En las estípulas proximales los coléteres circundan el área de inserción de las mismas al brote, en número de entre 12 y 20, mientras que en las estípulas distales los coléteres solo se disponen distalmente respecto del área de inserción de la estípula y su número varía entre 5 y 10 (Fig. 1B y 1C). En el primero de estos casos, los coléteres distales son mayores que los proximales de la misma estípula. A veces es posible diferenciar en un coléter una porción proximal corta y angosta y una distal, más larga y gruesa.

Características histológicas de las yemas terminales

Ápice y eje caulinares

El ápice caulinar tiene entre 100 y 200 µm de

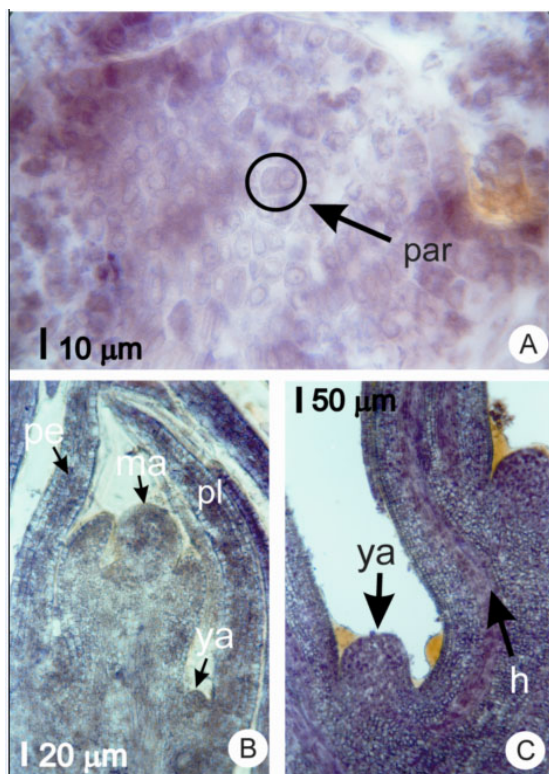


Fig. 2. A. Ápice de una yema terminal. B. Yema terminal en corte longitudinal. C. Porción de un corte longitudinal de una yema terminal. Refs: **h**, haz de procámbium; **ma**, meristema apical; **par**, células apareadas; **pl**, primordio de lámina; **pe**, primordio de estípula; **ya**, primordio de yema axilar.

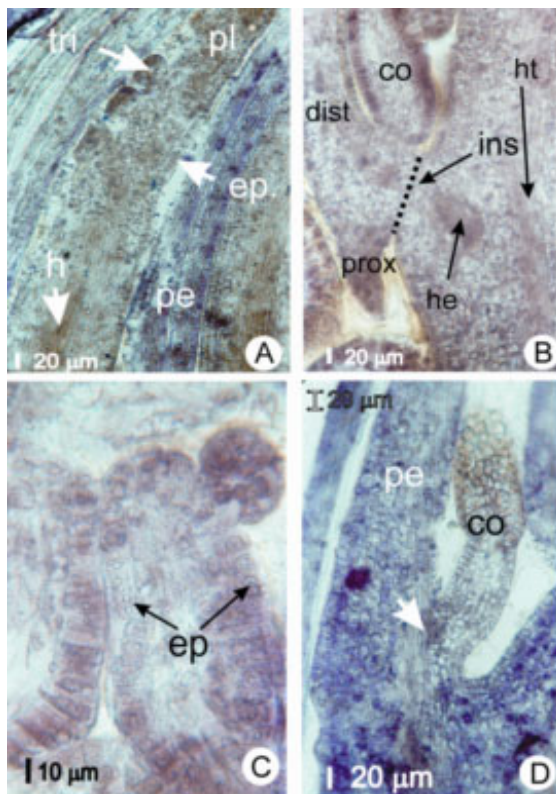


Fig. 3. A. Corte longitudinal de primordios de lámina (**pl**) y de estípula (**pe**). B. Corte longitudinal de yema terminal. C. Corte longitudinal de un coléter (**co**). D. Porción proximal de un primordio de estípula en corte longitudinal. Refs: **dist**, porción distal de una estípula; **ep**, epidermis; **ins** (línea de puntos), área de inserción de la estípula; **h**, haz de procámbium; **he**, haz de procámbium estípular; **ht**, haz vascular del tallo; **prox**, porción proximal de una estípula.

diámetro e incluye el tejido meristemático caracterizado por células isodiamétricas de pequeñas dimensiones (~4 µm), con paredes delgadas y núcleos conspicuos, ricas en plasma y con escasa vacuolización. Si bien no se identificaron divisiones celulares inequívocas (presencia de cromosomas diferenciados), en algunos cortes se observaron células apareadas, o pares de células semejantes con sus núcleos próximos entre sí, lo que se puede interpretar como indicio de la ocurrencia reciente de división celular (Fig. 2A). La túnica se compone de una o dos capas de células. El cuerpo del meristema consta de células isodiamétricas sin ordenamiento evidente. Ambas regiones son distinguibles por los planos de división sugeridos a partir de la forma y el ordenamiento de las células.

En corte longitudinal del ápice se observan, proximalmente con respecto al meristema apical,

aumento de tamaño celular y menor número de núcleos y nucléolos (Fig. 2B). Los dos haces de procámbium caulinares se comunican hacia los lados con los haces de procámbium correspondientes a los primordios foliares. Éstos, a su vez, se vinculan con los haces de la lámina y las estípulas correspondientes. El haz de procámbium de cada yema axilar no se comunica en el mismo plano longitudinal con el procámbium del primordio de la hoja tectriz correspondiente a esa yema, sino con el del primordio superior inmediato sobre el mismo ortóstico (Fig. 2C).

Solo las yemas axilares proximales presentan primordios foliares; las yemas axilares distales se distinguen como cúmulos de células isodiamétricas.

Primordios foliares

En los primordios de las láminas foliares y pecíolos se pueden observar los siguientes tejidos desde el exterior hacia el interior: epidermis, parénquima y tejidos de conducción. La epidermis presenta tricomas de forma esférica o hemisférica que degeneran y se desprenden cuando la hoja completa su desarrollo (Fig. 3A).

Por debajo de la epidermis se encuentran las células parenquimáticas que posteriormente van a conformar el mesófilo de la hoja madura. Estas células poliédricas presentan una disposición menos compacta que las epidérmicas. Las células parenquimáticas de la base de cada primordio tienen mayor tamaño, paredes más gruesas y contenido celular menos denso y más vacuolizado que las del ápice del mismo primordio (Fig. 3A). El procámbium se diferencia tempranamente en la ontogenia foliar. Se observó este tejido ya en primordios de láminas de los nudos más cercanos al ápice (en algunos casos en el primordio de lámina más distal). En algunas células de este tejido se observaron engrosamientos en forma espiral.

Los primordios de las estípulas presentan una disposición de tejidos similar a la de los primordios de las láminas. En la superficie externa se diferencia un estrato de células epidérmicas de paredes poco engrosadas, escaso citoplasma, núcleo destacado y grandes vacuolas. Entre las dos capas de células epidérmicas se encuentra tejido parenquimático de aspecto esponjoso, en algunas de cuyas células se distinguen el núcleo y el citoplasma poco denso y vacuolizado. Este parénquima pasa de tener hasta seis células de espesor alrededor de la inserción de la estípula a tener una o dos células de espesor cerca de

los extremos libres de la estípula (Fig. 3B). En cada primordio de estípula la diferenciación de las células progresa centrífugamente, como en los primordios de las láminas. Una diferencia notable entre los primordios laminares y los estipulares radica en la presencia de una expansión basal por debajo del punto de inserción de cada estípula al tallo, la cual es más notable en los primordios de estípulas más proximales; en los más distales dicha expansión es menos notable o falta por completo.

Los coléteres de menor tamaño presentan una capa externa a modo de empalizada, constituida por células poliédricas con núcleos notables, alargadas perpendicularmente con respecto a la superficie externa del coléter (Fig. 3C). Las células por debajo de esta epidermis son isodiamétricas o alargadas longitudinalmente. En los coléteres de mayor tamaño se diferencian claramente una porción basal y una distal. La primera está formada por células externas en empalizada y células internas en hileras longitudinales y de contenido celular vacuolizado, mientras que la porción distal presenta células isodiamétricas no alineadas y de contenido celular denso y no vacuolizado (Fig. 3D). En la base de algunos de estos coléteres se ha observado una conexión procambial con la estípula correspondiente (Fig. 3D, flecha).

Los primordios más distales de una yema no presentan tricomas y tienen menores tamaño y grado de diferenciación histológica que los primordios proximales.

Variaciones temporales en la composición de las yemas

A lo largo de un año de desarrollo se observaron variaciones en el número de estructuras presentes en las yemas. El número de primordios en las yemas se mantuvo constante entre los meses de abril y octubre registrándose, para ese periodo, un promedio de cuatro primordios más por yema en las observaciones con microscopio óptico (media \pm error estándar = 15,0 \pm 0,31), que en las observaciones con microscopio estereoscópico (10,8 \pm 0,43; Fig. 4). El número de hojas desplegadas aumentó entre noviembre y enero (el período de alargamiento de los brotes). Para ese período, el número de primordios por yema se redujo a alrededor de cuatro tanto para las yemas disecadas como para aquellas cortadas con micrótopo. En algunos de los brotes de enero y febrero, el número de hojas superó el número máximo de primordios por

yema observado para el período abril-octubre. Al inicio del período de reposo (marzo-mayo), fue posible

DISCUSIÓN

Las yemas terminales de Nothofagus dombeyi: funciones de catafilos y estípulas

El presente estudio provee información a nivel anatómico sobre las yemas terminales de *N. dombeyi* que concuerda, en algunos aspectos, con observaciones previas de menor magnificación (Barthélémy *et al.*, 1999; Puntieri *et al.*, 2000; Puntieri, 2005). Se encuentra entre ellas la ausencia de catafilos, con lo que se verificó el carácter desnudo de estas yemas (siguiendo la clasificación de Nitta & Ohsawa, 1998). Esta característica diferencia a esta especie de *Nothofagus* de otras pertenecientes a géneros emparentados cuyas yemas terminales son escamosas. Por ejemplo, una yema terminal presenta de 10 a 20 catafilos en *Quercus salicina* (familia Fagaceae), de 23 a 37 catafilos en *Quercus acuta*, de 3 a 9 catafilos en *Castanopsis sieboldii* (familia Fagaceae) (Nitta & Ohsawa, 1998) y 3 catafilos en *Betula papyrifera* (familia Betulaceae) (Garrison, 1949). En estas especies se observa una clara diferenciación histológica entre las hojas proximales y las hojas distales de una misma yema relacionada con el desarrollo posterior de cada tipo de hoja

(catafilo o nomofilo). En el caso de *N. dombeyi* se observa un gradiente de diferenciación acrópeto de los primordios de nomofilos.

En observación externa, la morfología de las yemas terminales desnudas de *N. dombeyi* se asemeja a la de yemas terminales escamosas de otras especies, debido al importante desarrollo, en *N. dombeyi*, de las estípulas de los primordios foliares más proximales. La ausencia de catafilos en las yemas terminales de *Nothofagus* estaría compensada por la presencia de estípulas provistas de coléteres secretores de resinas. Los coléteres cumplirían, como en el caso de otras especies, una función central en la protección de los primordios de las yemas (Lersten, 1974). A pesar de que su forma y tamaño son muy variables, los coléteres parecen conservar la misma estructura anatómica básica en diferentes especies. Se ha detectado su presencia en diferentes grupos de plantas, como por ejemplo *Syringa*, *Rosa*, *Aesculus*, *Alnus* (Fahn, 1982), *Betula* (Garrison & Wetmore, 1961), *Eucryphia* (Takhtajan, 1997) y numerosas especies de las familias Rubiaceae (Lersten, 1974) y Apocynaceae (Takhtajan, 1997). Pero llama la atención que no se encuentran en especies de Fagaceae supuestamente emparentadas con *Nothofagus*, como es el caso de *Quercus robur* (Takhtajan, 1997; S. García, obs. pers.). En el caso particular del género *Nothofagus*, cada coléter está conectado vascularmente y se diferencia simultáneamente con la estípula correspondiente. Éstos completan su

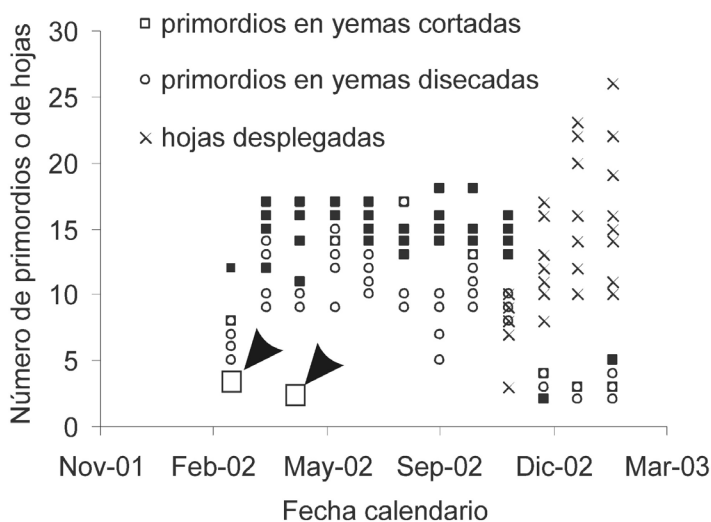


Fig. 4. Número de primordios de hojas en yemas disecadas y observadas bajo microscopio estereoscópico (círculos blancos) y en yemas cortadas con micrótopo y observadas bajo microscopio óptico (cuadrados negros) y número de hojas desplegadas de brotes en desarrollo (cruces) en un año de muestreos.

desarrollo dentro de la yema y degeneran durante la brotación, por lo que podría considerárselos órganos intra-gemarios.

Partiendo de que, dentro del complejo Fagaceae-Nothofagaceae-Betulaceae aquellas especies estudiadas carentes de coléteres poseen mayor número de catafilos en sus yemas terminales (e.g. *Quercus* spp.) que aquellas especies que desarrollan coléteres (e.g. *Betula* spp., *Alnus* spp., *Nothofagus* spp.), podría sugerirse que la protección de los primordios de nomofilos provista mediante el desarrollo de numerosos catafilos podría ser reemplazada por el desarrollo de coléteres a partir de las estípulas de esos primordios. Esta hipótesis debería evaluarse para otros conjuntos de especies emparentadas.

Composición de las yemas y su variación en el tiempo

El número de primordios foliares de las yemas terminales de coihue aumenta en el mes de marzo (luego de finalizado el alargamiento de los brotes) y alcanza su valor máximo en el mes de abril. Este número se mantiene hasta el mes de octubre, a partir del cual comienza a descender el número de primordios de la yema terminal debido a la brotación. Se destaca el hecho de que varios primordios foliares distales son visibles mediante cortes histológicos pero no en disecciones bajo lupa. Esto sugiere que estudios previos sobre *N. dombeyi* (Puntieri *et al.*, 2000, 2002), y quizás aquellos sobre otras especies de *Nothofagus* (Souza *et al.*, 2000; Puntieri *et al.*, 2002b), habrían subestimado el número de órganos preformados y, para los brotes de mayor tamaño, sobre-estimado el número de órganos neoformados.

El período de mayor despliegue de hojas comprende desde noviembre hasta enero. Para la mayoría de los brotes analizados, el número de hojas fue similar al número de primordios preformados en las yemas terminales durante el período otoño-invierno previo al alargamiento del brote (Fig. 4). Sin embargo, varios de los brotes muestreados poseían, al final de su alargamiento, más hojas que cualquiera de las yemas terminales muestreadas, lo cual indica el desarrollo de órganos neoformados en esos brotes. Si bien la presencia de neoformación había sido descrita para varias especies de *Nothofagus* (Puntieri *et al.*, 2000, 2002a, b; Souza *et al.*, 2000), este es el primer trabajo que provee evidencia anatómica sobre la neoformación en *Nothofagus*. En contraposición,

las especies emparentadas *Fagus sylvatica* y *Quercus rubra* no presentarían la posibilidad de desarrollar órganos neoformados (Collin *et al.*, 1996; Nicolini, 1997).

Al finalizar el período de mayor alargamiento de los brotes se observan yemas terminales con alto contenido de primordios (aquellas que desarrollaron nuevos primordios en primavera y verano) y yemas de bajo contenido de primordios (que tienen solo aquellos primordios no alargados en primavera). Estas últimas son de menor tamaño que las yemas de alto contenido de primordios y que las yemas axilares más próximas a ellas (Fig. 5). Las yemas de bajo contenido se secan y desprenden en el período otoño-invierno. Un fenómeno semejante se ha observado en otras especies de este género (Souza *et al.*, 2000; Puntieri *et al.*, 2002b). Hasta el momento se ignoran las razones por las cuales se produce la muerte espontánea de yemas terminales y sus primordios constituyentes en las especies de *Nothofagus*.

Diferenciación de los primordios foliares

Si bien no se observaron variaciones en cuanto al tipo de órganos componentes de las yemas a lo largo de todo un año calendario, sí se encontraron diferencias en cuanto al estado de desarrollo de los órganos de posiciones proximales y distales. En el interior de una yema los primordios de estípulas completan su desarrollo ya sea antes o durante el alargamiento de las láminas y pecíolos correspondientes, dependiendo de la posición de los primordios en la yema. Las estípulas más proximales completan su desarrollo en el verano previo al alargamiento del brote que derivará de la yema. Al producirse la brotación en la primavera siguiente, estas estípulas solo sufren cambios degenerativos en su estructura al tiempo que los primordios de las láminas y pecíolos correspondientes se expanden. Es decir que, en la porción proximal de una yema, los procesos de diferenciación y alargamiento ocurren simultáneamente para las estípulas, pero distanciados en el tiempo (diferenciación en el verano y alargamiento en la primavera siguiente) para el pecíolo y la lámina de las mismas hojas. Por otra parte, los primordios de las estípulas más distales finalizan su desarrollo mientras se alarga el brote (en la primavera siguiente a la formación de la yema), simultáneamente con el alargamiento de los pecíolos y láminas correspondientes. Los primordios de lámina decrecen en tamaño desde el extremo proximal hasta el extremo

distal de la yema. Además de las diferencias de tamaño, en el coihue se destacan otras diferencias visibles a nivel morfológico y anatómico: los primordios proximales presentan una clara diferenciación de pecíolo, tejidos y tricomas epidérmicos, mientras que los primordios distales aparecen como protuberancias sin diferenciación entre pecíolo y lámina, con células semejantes entre sí y sin tricomas. Estas diferencias se mantienen a lo largo del año. Es decir que la diferenciación de los primordios más distales, que alcanzan menor desarrollo al momento de formación de la yema, se interrumpe durante el período otoño-invierno y se completa en la primavera siguiente con la brotación. En vista de los resultados presentados, las definiciones clásicas de yema como “ápice de un tallo envuelto por primordios foliares jóvenes” (Denffer et al., 1986), “rudimento de un vástago” (Font Quer, 1953)

o “primordio de un brote en el cual las hojas no se desarrollan todavía y los entrenudos se encuentran acortados” (Wagenitz, 1996), solo describen parte de la complejidad estructural del ápice de un brote de coihue. Pese a no presentar hojas especializadas como catafilos, las yemas de *N. dombeyi* incluyen unidades morfológicas completamente desarrolladas como las estípulas de los primordios proximales, otras unidades en estado avanzado de diferenciación, como los primordios de las láminas proximales, y otras en estado temprano de diferenciación, como los primordios de las láminas distales.

AGRADECIMIENTOS

A los departamentos de Botánica y Química de la Universidad Nacional del Comahue por posibilitar el uso de la infraestructura necesaria para la realización y observación de los cortes. A la Administración del Parque Nacional Nahuel Huapi por permitirnos el acceso al sitio de muestreo.

BIBLIOGRAFÍA

- BARTHÉLÉMY, D., J. PUNTIERI, C. BRION, E. RAFFAELE, J. MARINO & P. MARTINEZ. 1999. Morfología de las unidades estructurales y modo de desarrollo básico de especies patagónicas de *Nothofagus* (Fagaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 34: 29-38.
- BROWN, C. L. & H. E. SOMMER. 1992. Shoot growth and histogenesis of tree possessing diverse patterns of shoot development. *Amer. J. Bot.* 79: 335-346.
- CARAGLIO, Y & D. BARTHÉLÉMY. 1997. Revue critique des termes relatifs a la croissance et a la ramification des tiges des végétaux vasculaires. En: J. Bouchon, J., de Reffye, P. & Barthélémy, D. (eds.), *Modélisation et simulation de l'architecture des plantes*, pp. 11-87. INRA Edition, Science Update, Paris.
- COLLIN, P., P. M. BADOT & B. MILLET. 1996. Croissance rythmique et développement du chêne rouge d'Amerique, *Quercus rubra* L., cultivé en conditions contrôlées. *Ann. Sci. For.* 53: 1059-1069.
- CRONQUIST, A. 1988. *The Evolution and Classification of Flowering Plants*, 2nd edition. The New York Botanical Garden, New York.
- D'AMBROGIO DE ARGÜESO, A. 1986. *Manual de técnicas en histología vegetal*. Editorial Hemisferio Sur S. A., Buenos Aires.
- DENFFER, D., A. BRESINSKY, F. EHRENDORFER & H. ZIEGLER. 1986. *Tratado de Botánica*. Editorial Marín, Barcelona.

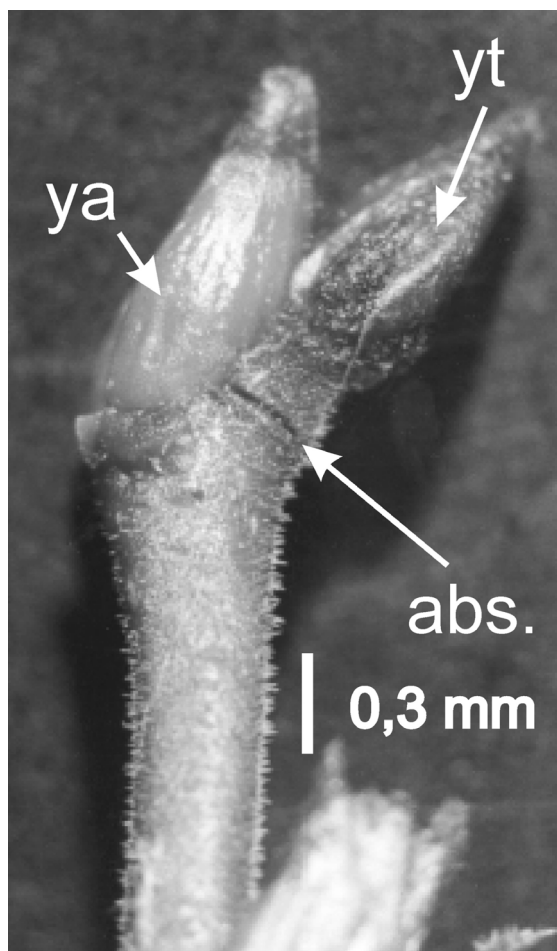


Fig. 5. Yema terminal abortiva (yt) y yema axilar más distal (ya) de un brote. abs, zona de abscisión de la yema terminal.

- DONOSO, C. 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- EVANS, M. M. S. & M. K. BARTON. 1997. Genetics of angiosperm shoot apical meristem development. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48: 673-701.
- FAHN, A. 1982. *Anatomía vegetal*. Ediciones Pirámide S. A., Madrid.
- FONT QUER, P. 1953. *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor S. A., Barcelona.
- GARRISON, R. 1949. Origin and development of axillary buds: *Betula papyrifera* Marsh. and *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. *Amer. J. Bot.* 36: 379-389.
- GARRISON, R. & R. H. WETMORE. 1961. Studies in shoot-tip abortion: *Syringa vulgaris*. *Amer. J. Bot.* 48: 789-795.
- HALLÉ, F. & R. MARTIN. 1968. Étude de la croissance rythmique chez l'Hévéa (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg. Euphorbiacées-Crotonoïdées). *Adansonia* 8: 475-503.
- HILL, R. S. 1992. *Nothofagus*: Evolution from a Southern Perspective. *Trends Ecol. Evol.* 7: 190-194.
- LERSTEN, N. R. 1974. Morphology and distribution of colleters and crystals in relation to the taxonomy and bacterial leaf nodule symbiosis of *Psychotria* (Rubiaceae). *Amer. J. Bot.* 61: 973-981.
- LYNDON, R. F. 1998. *The Shoot Apical Meristem*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MACDONALD, A. D., D. H. MOTHERSILL & J. C. CAESAR. 1983. Shoot development in *Betula papyrifera*. III. Long-shoot organogenesis. *Canad. J. Bot.* 62: 437-445.
- NICOLINI, E. 1997. *Approche morphologique du développement du hêtres (Fagus sylvatica L.)*. Tesis Doctoral, Universidad de Montpellier, Montpellier.
- NITTA, I. & M. OHSAWA. 1998. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. *Ann. Bot.* 81: 115-129.
- PUNTIERI, J. 2005. Variaciones intra-específicas en el crecimiento primario de *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 40: 73-84.
- PUNTIERI, J., D. BARTHÉLÉMY, P. MARTINEZ, E. RAFFAELE & C. BRION. 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canad. J. Bot.* 76: 673-685.
- PUNTIERI, J., M. S. SOUZA, D. BARTHÉLÉMY, C. BRION, M. NUÑEZ & C. MAZZINI. 2000. Preformation, neoformation, and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Canad. J. Bot.* 78: 1044-1054.
- PUNTIERI, J., D. BARTHÉLÉMY, C. MAZZINI & C. BRION. 2002a. Periods of organogenesis in shoots of *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oersted (Nothofagaceae). *Ann. Bot.* 89: 115-124.
- PUNTIERI, J., M. STECCONI & D. BARTHÉLÉMY. 2002b. Preformation and neoformation in shoots of *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. (Nothofagaceae) shrubs from northern Patagonia. *Ann. Bot.* 89: 665-673.
- SABATIER, S. & D. BARTHÉLÉMY. 2001. Annual shoot morphology and architecture in Persian Walnut *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Acta Hort.* 544: 255-264.
- SOUZA, M. S., J. PUNTIERI, D. BARTHÉLÉMY & C. BRION. 2000. Bud content and its relation to shoot size and structure in *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae). *Ann. Bot.* 85: 547-555.
- STECCONI, M., J. PUNTIERI & D. BARTHÉLÉMY. 2000. Annual shoot-growth in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oersted (Nothofagaceae) from northern Patagonia. *Trees* 14: 289-296.
- TAKHTAJAN, A. 1997. *Diversity and Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- TORTORELLI, L. A. 1956. *Maderas y bosques argentinos*. Editorial Acme, Buenos Aires.
- VEBLEN, T. T., R. S. HILL & J. READ. 1996. *The ecology and biogeography of Nothofagus Forest*. Yale University Press, New Haven.
- WAGENITZ, G. 1996. *Wörterbuch der Botanik*. Gustav Fisher, Jena.

Recibido el 17 de Mayo de 2005, aceptado el 20 de Marzo de 2006.

