

Morfología de Plantas Vasculares

Tema 2: Hoja

Tema 2.1: Hoja, definición, origen, función y sucesión foliar

Las hojas son órganos vegetativos, generalmente aplanados, situados lateralmente sobre el tallo, encargados de la fotosíntesis.

La morfología y anatomía de tallos y hojas están estrechamente relacionadas. Un órgano no puede existir sin el otro, en conjunto constituyen el **vástago**.

SUCESIÓN FOLIAR

En numerosas especies de dicotiledóneas la forma de la hoja se modifica en el curso del desarrollo del individuo.

Se distinguen los siguientes tipos de hojas

1. Hojas embrionales o cotiledones

Son las primeras hojas que nacen sobre el eje.

Generalmente su número es característico para cada grupo de plantas: **un cotiledón** en monocotiledóneas, **dos** en dicotiledóneas y **dos a varios** en gimnospermas. En algunos casos no emergen a la superficie y sólo sirven para absorber (gramíneas) o ceder sustancias alimenticias a la plantita en desarrollo (*Pisum*, *Quercus*). En otros casos son órganos fotosintetizadores, verdes. En general tienen vida breve, y su forma es diferente a la de los nomófilos, como en el palo borracho rosado (*Ceiba*), en el fresno, etc.

En algunas Gesneriaceae tropicales como *Monophyllea* y *Streptocarpus*, son las únicas hojas que se forman. Una se agranda considerablemente y constituye una hoja vegetativa de larga duración. En su axila se desarrolla la inflorescencia.

2. Hojas primordiales

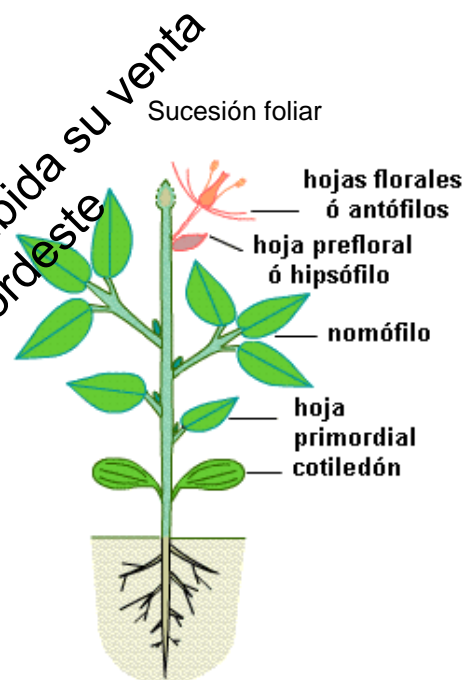
Son las primeras hojas que nacen por encima de los cotiledones de la planta joven. En plantas con hojas compuestas como el fresno, el poroto y el chivato, las hojas primordiales son simples o con menor número de folíolos, mientras en otras plantas como la arveja son más reducidas

3. Hojas vegetativas o nomófilos

Aparecen después de las hojas primordiales y son las que se forman durante toda la vida de la planta. Son morfológicamente más complejas, y son las hojas características de cada especie.

En ciertas plantas hay hojas de tamaño y forma diferentes: el fenómeno se llama **heterofilia**.

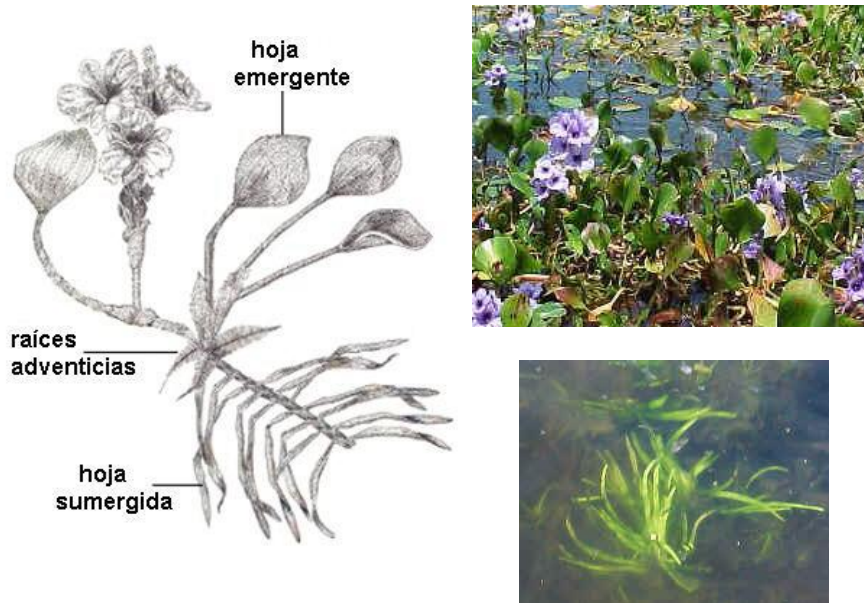
Por ejemplo en el *Eichhornia azurea*, camalote las hojas sumergidas son acintadas y las hojas emergentes tienen la lámina elíptica o romboidal.



Sucesión foliar en *Delonix regia*, chivato



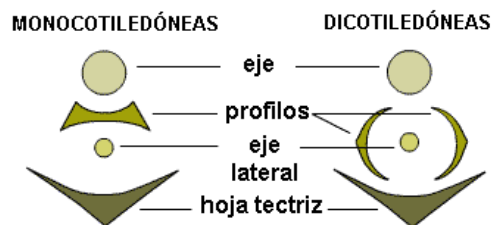
Heterofilia en *Eichornia azurea*



4. Profilos

Son las primeras hojas sobre un eje lateral. Tienen una posición característica, lateral en dicotiledóneas y dorsal y soldados entre sí en monocotiledóneas. Sobre el eje lateral después de los profilos pueden desarrollarse nomófilos u otras hojas como brácteas o antófilos.

Disposición de los profilos en monocotiledóneas y eudicotiledóneas



5. Hojas preflorales

Cuando la planta pasa del estado vegetativo al estado floral, a menudo el cambio es anunciado por una modificación en la forma de las hojas. El limbo se reduce, la hoja a menudo se vuelve sésil, y la coloración puede ser diferente (*Euphorbia pulcherrima*, estrella federal; *Bougainvillea spectabilis*, Santa Rita). Cuando se encuentran sobre el eje principal se llaman **brácteas o hipsófilos**, y cuando se encuentran sobre un eje lateral reciben el nombre de **bractéolas**.

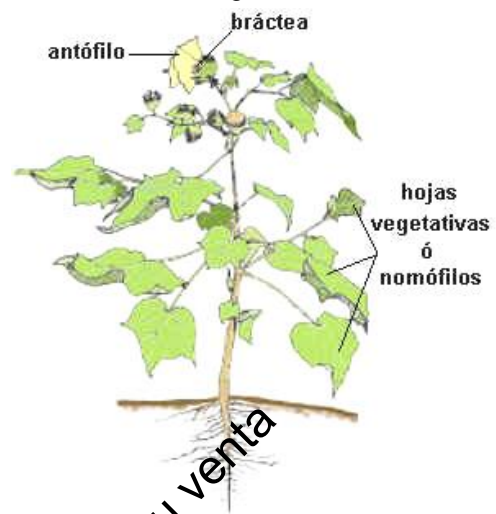
6. Antófilos u hojas florales

Son las hojas modificadas que constituyen los órganos florales.

Brácteas o hipsófilos en *Euphorbia pulcherrima*



Diferentes tipos de hojas en *Gossypium hirsutum*, algodón



Tema 2.2: Hoja de Dicotiledóneas

Las partes de una hoja de dicotiledónea son:

Limbo o lámina: porción verde, aplanada, delgada, con dos caras: la **adaxial**, superior, ventral, haz o epifilo dirigida hacia el ápice, y la cara **abaxial**, inferior, dorsal, envés o hipofilo dirigida hacia la base del tallo.

Cuando ambas caras son del mismo color, la hoja se llama concolora; cuando son de distinto color, generalmente la adaxial es de color verde más oscuro, se llama discolora.

Pecíolo: une la lámina con el tallo, es generalmente cilíndrico, estrecho. Se denomina **sésil** a la hoja que carece de pecíolo.

- **Base foliar:** algunas veces llamada **vaina**, es la porción ensanchada donde el pecíolo se inserta en el tallo.
- **Estípulas:** están situadas sobre la base foliar, a ambos lados del pecíolo, son apéndices de forma diversa, a veces foliáceos. Las diversas partes de la hoja pueden presentar desarrollo y forma muy variables, explicándose así la gran variabilidad morfológica de las hojas en este grupo vegetal.

Hoja de dicotiledónea *Hibiscus rosa-sinensis*, rosa china, sinensia



LÁMINA o LIMBO

El aspecto de la lámina foliar depende de su forma, del grado de división de la misma, del dibujo del margen y del tipo de venación.

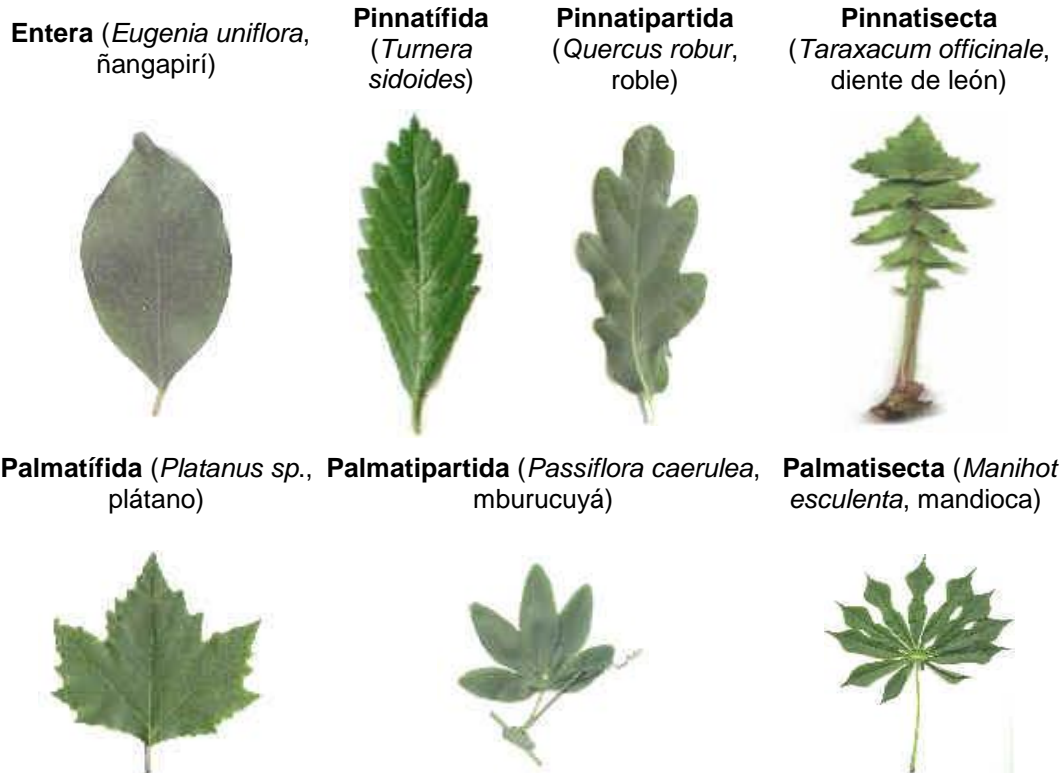
Organización: Hoja Simple

Cuando la hoja es simple, consta de una sola lámina foliar. Ésta puede ser:

- **entera**
- **hendida** (fida o lobada): la incisión es menor que el 50%.,
- **partida**, cuando la incisión es mayor que el 50%.,

■ **sectada**, cuando la incisión llega casi hasta el nervio o hasta el nervio mismo, con porciones de base ancha, no articuladas sobre la vena (*Myriophyllum*, *Dahlia*, *Petroselinum*, *Foeniculum*).

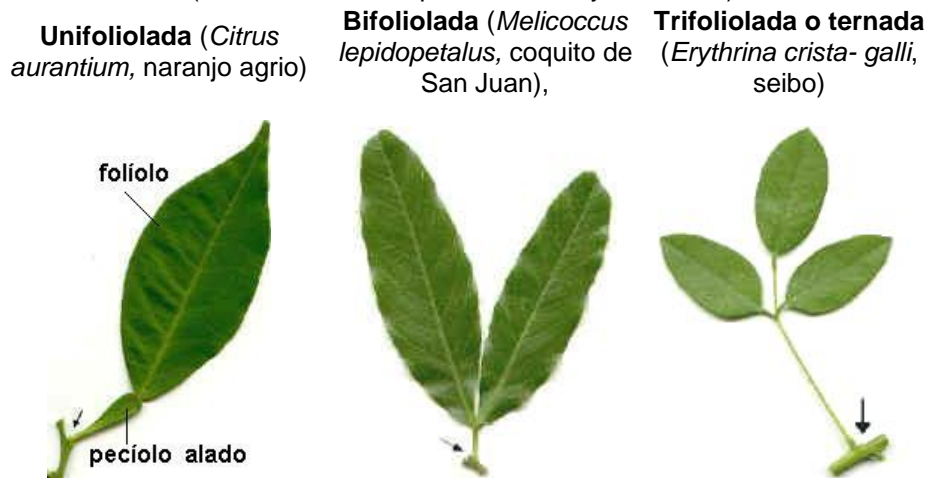
Organización de la lámina foliar: hoja simple



Hoja Compuesta

La lámina foliar está dividida en varias subunidades llamadas **folíolos**, articuladas sobre el **raquis** de una hoja o sobre las divisiones del mismo. Pueden tener **peciólulos** o ser sésiles. Según el número de folíolos la hoja puede ser:

Organización de la lámina foliar: hoja compuesta
(la flecha señala la posición de la yema axilar)

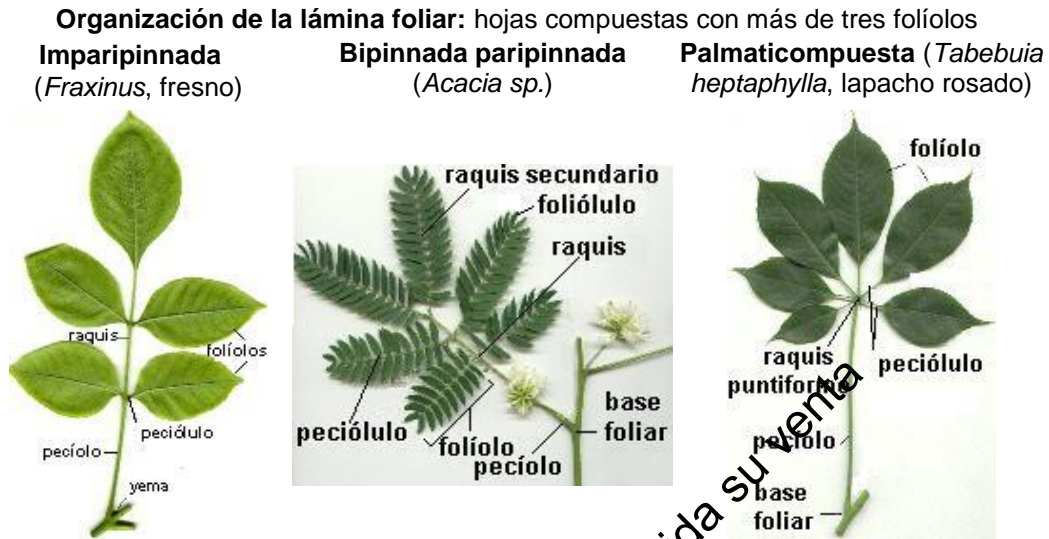


Cuando hay más de tres folíolos, según su disposición la hoja puede ser:

■ **Pinnada**: subunidades o pinnas dispuestas a lo largo de un eje o **raquis**. Puede ser paripinnada o imparipinnada.

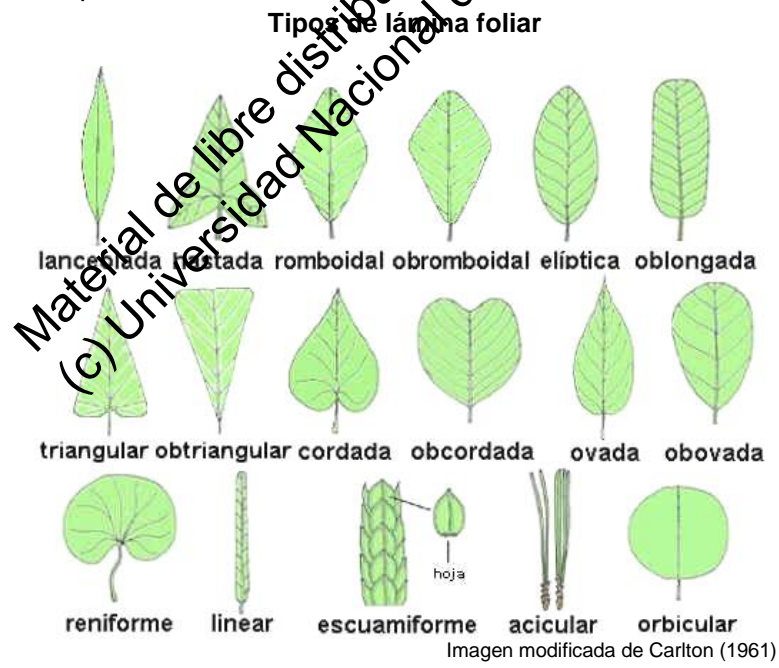
Según el grado de división la lámina puede ser: **bipinnada**, **tripinnada**, **cuadripinnada**. En dichos casos hay ráquices secundarios, terciarios, etc, y las porciones de lámina se llaman **pínulas**.

■ **Palmaticompuesta**: subunidades o folíolos insertos en el extremo del raquis, (lapacho, palo borracho). Si los folíolos están divididos, la disposición de los foliólulos será pinnada. No se conocen hojas bipalmadas o bipalmaticompuestas.



Forma

■ **Lámina:** lanceolada, hastada, romboidal, obromboidal, elíptica, oblonga, triangular, obtriangular, cordada, obcordada, ovada, obovada, reniforme, etc. También hay términos especiales como: escuamiforme, acicular, panduriforme, orbicular, etc.



■ **Base de la lámina:** cuneada, aguda, redondeada, cordada, truncada, hastada, sagitada, peltada.

Variación de la base de la lámina foliar

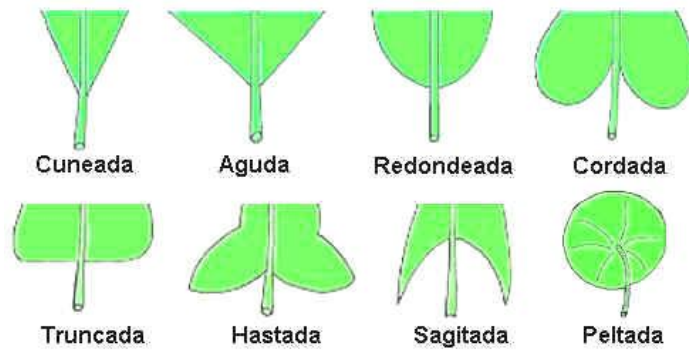


Imagen modificada de Carlton (1961)

- **Ápice:** acuminado, agudo, redondeado, obtuso, retuso, obcordado, cuspidado, mucronado, truncado, emarginado, atenuado, etc.

Variación del ápice de la lámina foliar



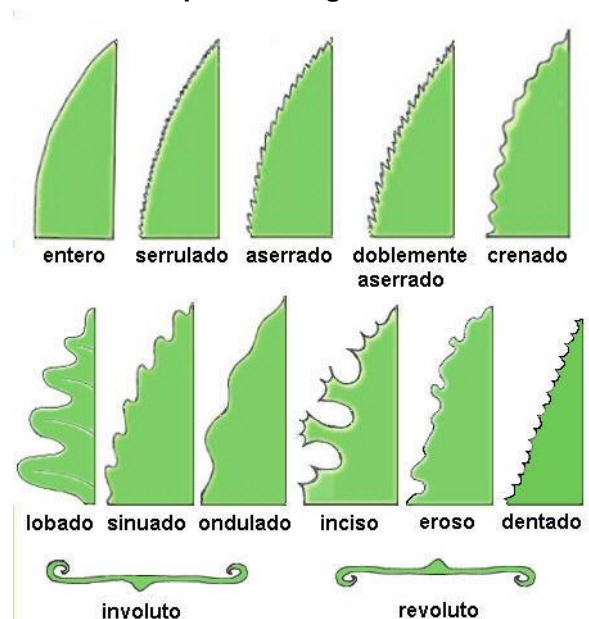
Imagen modificada de Carlton

Margen

- **Entero** (*Erythrina crista-galli*, seibo).
- **Serrulado, aserrado** (*Mespilus germanica*, níspero).
- **Doblemente aserrado** (*Turnera orientalis*).
- **Crenado** (*Pelargonium hortorum*, malvón).
- **Lobado** (*Quercus robur*, roble).
- **Sinuado, ondulado, inciso, eroso, dentado** (*Macfadyena dentata*, uña de gato).
- **Revoluto** (*Rosmarinus officinalis*, romero).
- **Involuto.**
- **Plano.**

También tienen importancia la espaciación de las proyecciones y su tamaño (igual o desigual, o doble).

Tipos de margen foliar



Tema 2.3: Venación foliar

A la hoja entran uno o más rastros foliares. Pueden continuar en igual número a lo largo de toda la hoja o pueden dividirse, fusionarse y volverse a ramificar.

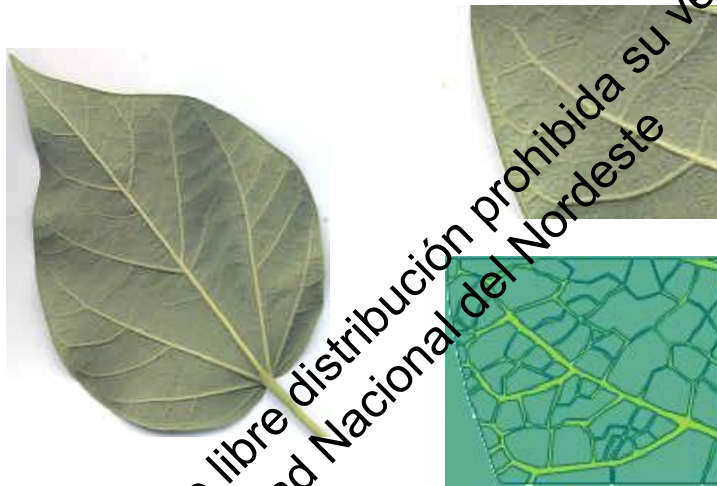
Las **venas primarias** son haces vasculares sencillos o varios haces asociados. La disposición de las venas se llama **venación o nervadura**.

Generalmente las venas más gruesas son salientes en la haz y poco salientes o hundidas en el envés.

La venación puede ser:

- **Venación abierta:** todas las venas acaban libremente en el interior de las hojas o en sus márgenes. No hay anastomosis entre las venas. Rara en dicotiledóneas (*Circaea*, *Kingdonia uniflora*).
- **Venación cerrada:** Las venas se ramifican y se anastomosan unas con otras formando una red que facilita la difusión de líquidos. Es más avanzada, y asegura la nutrición a las porciones rasgadas o heridas. La venación presenta dos niveles de organización, la **venación mayor** y la **venación menor**.

Venación cerrada en *Talipariti elatus* (Malvaceae)



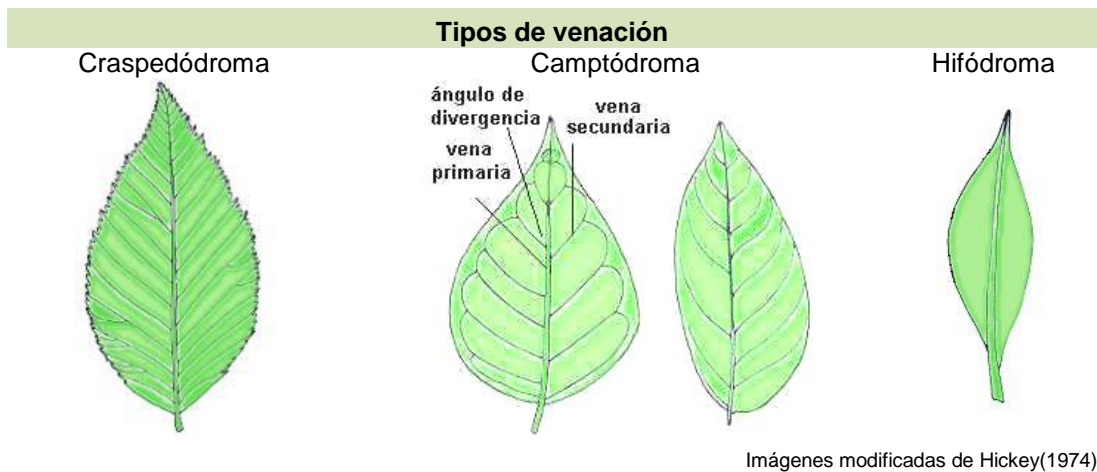
Tipos de venación mayor

Los tipos de venación mayor se establecen teniendo en cuenta las **venas primarias** o venas más gruesas de la hoja (Hickey, 1974). Una hoja puede tener una vena primaria, en ese caso llamada vena media, o varias. Las **venas secundarias** parten de las venas primarias. El ángulo que determinan en su unión con ellas recibe el nombre de **ángulo de divergencia**.

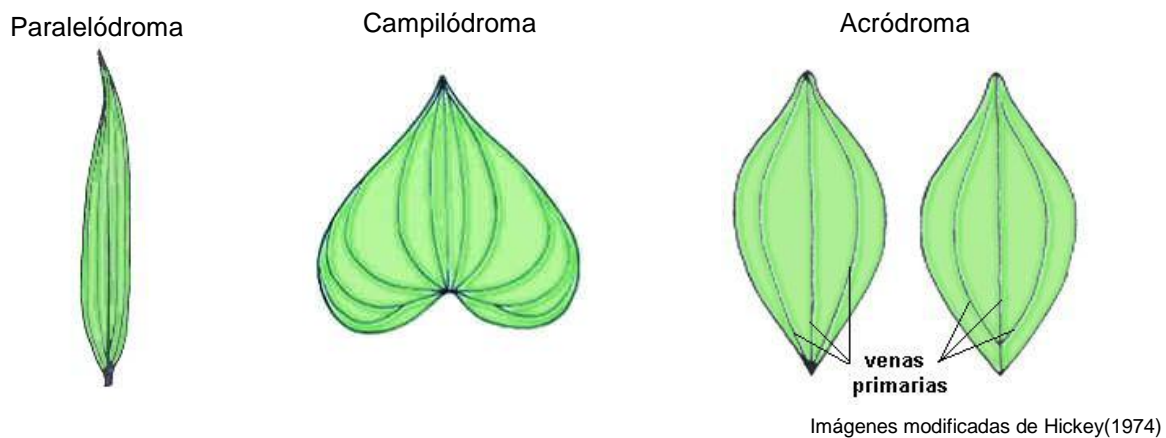
De las venas secundarias divergen las venas terciarias, y así sucesivamente.

La venación puede ser:

- **Pinnada.** Las hojas con este tipo de venación tienen una vena principal con venas secundarias escalonadas a lo largo de la misma. Presenta tres variantes:
 - **Craspedódroma:** venas secundarias terminando en el margen.
 - **Camptódroma:** venas secundarias terminando antes del margen.
 - **Hifódroma:** venas secundarias y menores ausentes, rudimentarias o escondidas en el mesófilo carnoso o coriáceo.

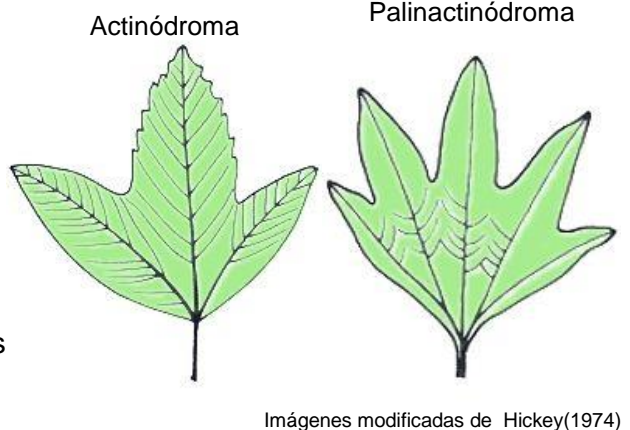


- **Paralelódroma:** 2 o más venas primarias originándose a cada lado de la base foliar y corriendo paralelas hasta el ápice donde convergen (*Plantago sp.*).
- **Campilódroma:** varias venas o ramas primarias nacen en un mismo punto, formando arcos recurvos que convergen hacia el ápice. Se da también en monocotiledóneas.
- **Acródroma:** dos o más venas primarias o venas secundarias fuertemente desarrolladas formando arcos no recurvos que convergen hacia el ápice (*Saponaria sp.*, *Bupleurum sp.*)



■ **Actinódroma:** tres o más venas basales que divergen radialmente desde un punto (Malvaceae, Tiliaceae)

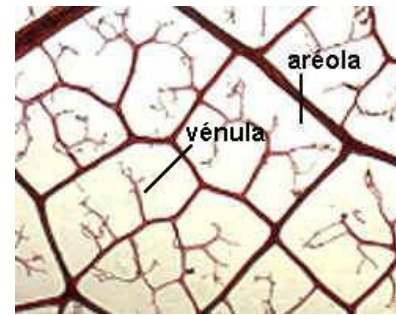
■ **Palinactinódroma** (pedada): venas primarias divergiendo en una serie de ramificaciones dicotómicas, más o menos distanciadas (*Platanus*); las dos venas laterales más inferiores se ramifican formando ángulos muy abiertos con la vena media



Hay otros caracteres que también determinan variantes en la venación, como el curso de las venas, recto o sinuoso, si forman o no arcos cerca del borde para anastomosarse, o si forman una vena intramarginal, etc.

Las últimas venas configuran la **venación menor**, y al unirse entre sí determinan áreas de mesófilo que se llaman **aréolas**. Cuando la venación es dicotómica abierta (*Circaeaster*) no hay aréolas. Las aréolas pueden tener forma y tamaño variables, y pueden tener o no terminaciones libres llamadas **vénulas** en su interior. Las vénulas pueden ser simples o ramificadas.

Venación menor en hoja transparentada de dicotiledónea



Tema 2.4.: Pecíolo y base foliar

Pecíolo

Generalmente es estrecho, puede ser cilíndrico o deprimido en la cara superior. Puede ser aplanado y ancho como en *Citrus*

Puede estar ausente, el limbo se une directamente al tallo y la hoja se llama **sésil**.

El limbo de las hojas sésiles puede abrazar al tallo (*Bupleurum*).

Cuando hay dos hojas sésiles insertas en cada nudo, a veces ellas se unen entre sí rodeando completamente el tallo (*Lonicera implexa*, *Dianthus*, *Deianira pubescens*).

Hoja peciolada de *Broussonetia papyrifera*



a. Hojas sésiles soldadas entre sí (*Deianira pubescens*)



Hojas sésiles

b. Hojas sésiles en *Dianthus caryophyllus*, clavel



Ciertas plantas tienen engrosamientos con aspecto de articulaciones, **pulvinos**, situados en la base o el ápice del pecíolo, o **pulvínulos** situados en los peciólulos de las hojas compuestas. Ambos son hinchados, con superficie arrugada, y se relacionan con las nastias: movimientos reversibles de las hojas que ocurren como respuesta a estímulos. Los pulvínulos de *Mimosa paupera* mueven las hojas en respuesta al estímulo por contacto.

Folíolos extendidos



Folíolos plegados



Base foliar y estípulas

El desarrollo de la base foliar es muy variable. Puede ser muy marcado como en las especies de la familia Umbelliferae constituyendo una **vaina**. Las bases foliares amplias, envainadoras, son típicas de nudos multilacunares. La base foliar puede estar reducida o faltar, insertándose el pecíolo sobre el tallo.

Las **estípulas** son dos apéndices asociados a la base foliar, a uno y otro lado del pecíolo, presentes a menudo en hojas con nudos trilacunares. Pueden ser libres, de posición lateral, simples (*Gossypium hirsutum*, algodón), o compuestas (pinnadas en *Delonix regia*, chivato y *Peltophorum dubium*, ivirá pitä), pequeñas o con dimensiones comparables a las del limbo como sucede en la arveja, *Pisum sativum*. En *Lathyrus aphaca* cada hoja comprende 2 grandes estípulas y el limbo foliar está representado sólo por un zarcillo. En otras especies, las estípulas están ausentes. En *Ficus religiosa* (gomero), y otras especies de *Ficus*, las estípulas (e) se sueldan entre sí formando un capuchón que protege el meristema apical.

Ficus religiosa



Ficus benamina



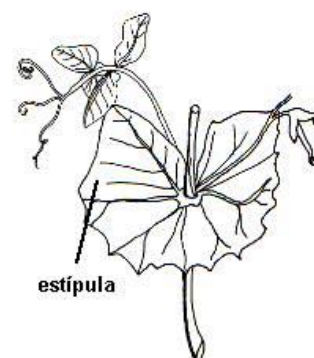
a, *Apium graveolens*, apio



b, *Gossypium hirsutum* c, *Delonix regia*



d, *Pisum sativum*, arveja

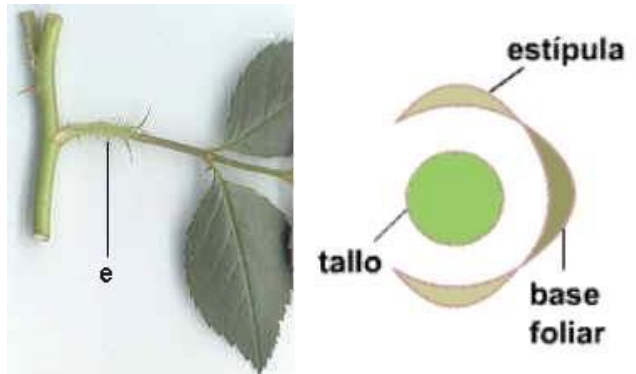


En algunas especies las estípulas pueden ser:

- **adnatas** al pecíolo, como sucede en *Rosa*.
- **coherentes** entre sí, las de la misma hoja, con las siguientes variantes:
 - a) axilares o intrapeciolares, entre la hoja y el tallo;
 - b) opositifolias, soldadas abrazando el tallo;

Estípulas

a. Estípulas (e) adnatas al pecíolo, *Rosa* sp.

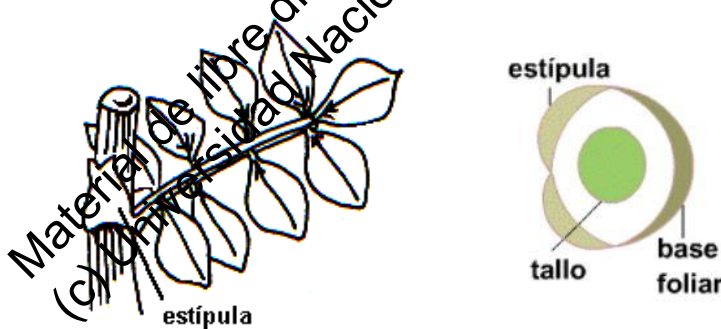


b. Estípulas (e) coherentes entre sí, *Platanus* sp.



c) **ócrea**, formando un tubo que encierra el tallo;

c. Estípulas concrecentes, y opositifolias en *Coronilla minima*

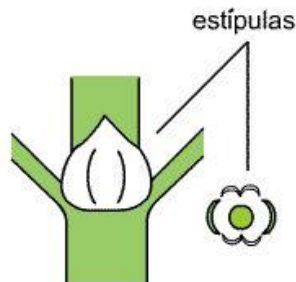


d. Ócrea en *Polygonum*

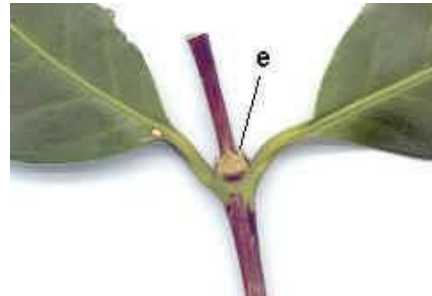


■ **interpeciolares**: cuando se sueldan las estípulas de distintas hojas insertas en el mismo nudo, como ocurre en muchas especies de la familia Rubiaceae.

e. Esquema de estípulas interpeciolares en Rubiaceae



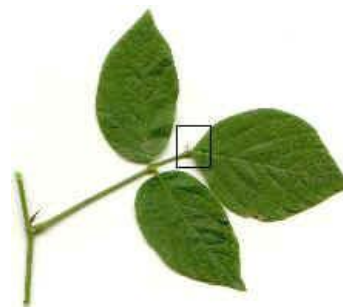
f. Estípulas interpeciolares en *Coffea arabica*, café



Su duración es variable: pueden ser **caducas**, caer mucho tiempo antes que el resto de la hoja (*Delonix*) o ser **persistentes**, cuando permanecen aún después de la caída de la hoja.

Las **estipelas** son análogas a las estípulas y se encuentran en la base de los folíolos en hojas compuestas, como sucede en *Desmodium affine* (pega-pega).

Estipelas en las hojas compuestas de *Desmodium affine*



Tema 2.5: Hoja de Monocotiledóneas

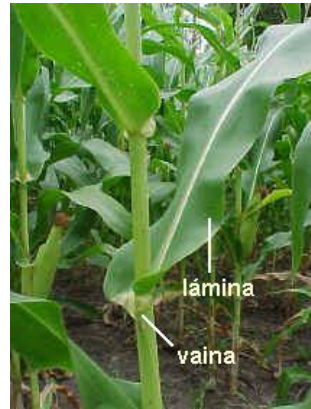
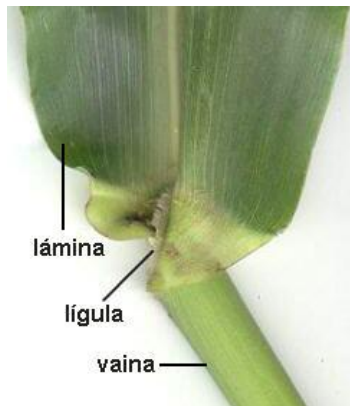
Las hojas de monocotiledóneas presentan una diversidad morfológica casi tan grande como las de dicotiledóneas. A pesar de su diversidad, la mayoría de las hojas tienen un aspecto común, característico.

Son generalmente enteras, con venación paralela, y la vaina está siempre bien desarrollada.

Veremos los tipos más importantes:

■ **1º tipo**: presenta **limbo** entero, alargado, con venación paralela, y se fija al tallo por medio de una **vaina** que lo abraza más o menos completamente. La vaina puede cubrir varios entrenudos. En la unión de lámina y vaina puede haber un apéndice laminar, la **lígula**, en posición vertical. La lámina presenta dos caras bien definidas, homólogas de las caras del limbo de hojas de dicotiledóneas. El haz mediano puede ser más grande y estar asociado a una costilla prominente. Las venas laterales pueden o no formar costillas. Ej: *Zea mays*, *Tulipa*, *Convallaria*.

Hoja de *Zea mays*, maíz



2º tipo: algunas hojas presentan un **peciolo** entre la vaina y la lámina, como en las Araceae. En *Victoria cruziana* (irupé, incluida entre las Angiospermas basales) el peciolo es muy largo, puede alcanzar 2 metros, y además se inserta en el centro de la lámina (hoja peltada). En *Eichhornia crassipes*, camalote, el peciolo está inflado, y cada hoja presenta una única estípula intrapeciolar, membranácea, situada entre la hoja y el tallo, terminada en un lóbulo estipular (Bell, 1993). En *Potamogeton* las hojas presentan un par de estípulas, una a cada lado, que pueden estar parcialmente soldadas a la hoja. Las hojas de las Marantaceae presentan **pulvinos** entre el peciolo y la lámina, que les permiten cambiar la posición de la lámina foliar de horizontal (diurna) a vertical (nocturna).

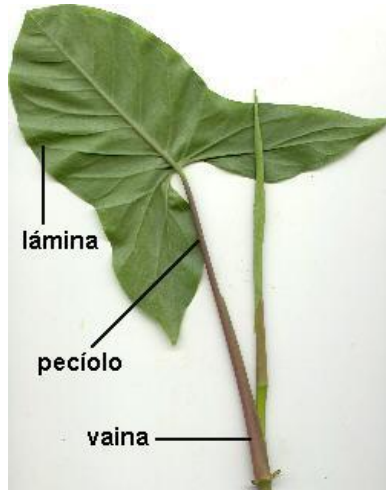
Estípula intrapeciolar membranácea de *Eichhornia crassipes*



Peciolo inflado en *Eichhornia crassipes*, camalote



Syngonium podophyllum (Araceae)



Calathea makoyana (Marantaceae)



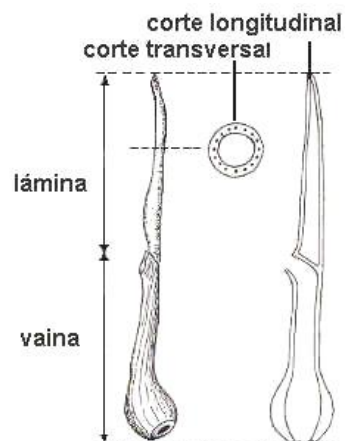
3º tipo: hojas ensiformes o equitantes, se encuentran en Iridaceae. Las hojas presentan una vaina que lleva sobre su cara dorsal el limbo, dispuesto en un plano perpendicular a la superficie del tallo. Las primeras hojas presentan solamente vaina, y las subsiguientes poseen cada vez el limbo más desarrollado. El limbo es aplanado, pero ambas caras son verticales. En otros casos la porción basal de la hoja es envainadora, y la porción apical constituye el limbo, sin haber una diferencia morfológica entre ambas porciones, como ocurre en *Belamcanda chinensis*.

Una organización del mismo tipo muestran las hojas de *Allium cepa* (cebolla) y *Juncus microcephalus*, pero con vaina cilíndrica, totalmente cerrada, y lámina cilíndrica cerrada en el ápice, fijada dorsalmente sobre la vaina; la cavidad de la lámina no tiene comunicación con la cavidad de la vaina. Las primeras hojas de la cebolla son como las de *Iris*, casi sin lámina, reducida ésta a una masa de tejido clorofiliano.

Belamcanda chinensis,
hojas ensiformes con vaina



Hoja de *Allium cepa*, cebolla



4º tipo. En las palmeras pueden haber hojas sectadas. La venación puede ser pinnada: *Acrocomia totai*, (mbocayá), *Arecastrum romanzoffianum*, (pindó), *Butia yatay*, (yataí); o palmada: *Copernicia alba* (carandá), *Trithrinax campestris*, (caranda-i), no es paralela. En *Caryota* la hoja es doblemente sectada. El limbo es entero en su origen, plegado, se divide tardíamente.

Hojas de palmeras

a. *Butia yatay*, yataí



b. *Arecastrum romanzoffianum*, pindó



c. *Caryota* sp.



d. *Copernicia alba*



5º tipo. En *Canna* spp. (achira) y *Musa* (plátano) las hojas son pinnati-paralelinervadas. La línea media de la hoja está ocupada por un conjunto de venas paralelas, muy juntas entre sí, y las venas periféricas se van desviando en ángulo recto, a lo largo de la lámina, recorriéndola como venas secundarias paralelas, independientes. La hoja tiende a desgarrarse por la falta de refuerzos marginales (Lindorf, 1993).

Planta de *Canna indica*



Venación de hoja de *Canna*



Tema 2.6: Hojas de Gimnospermas

HOJAS DE GIMNOSPERMAS

Hay una forma foliar típica de gimnospermas, la **hoja acicular**, presente en *Pinus*, *Abies*, *Larix* y *Picea*. Cada hoja tiene dos partes, la lámina que es una aguja verde, recorrida por una sola vena y terminada en una punta aguda, y la base concretescente con el eje al que envuelven constituyendo el cojinete foliar. Sobre cada una de sus caras hay dos líneas longitudinales que indican la ubicación de los estomas. En *Sequoia* las hojas presentan un ligero aplastamiento dorsiventral. Los pinos tienen un follaje particular, pues presentan dos clases de hojas: las ramas largas presentan solamente hojas reducidas o escamas, aplicadas contra el tallo.

En la axila de estas escamas se insertan ramas cortas, que llevan en su base algunas escamas y terminan en 1-5 hojas aciculares. En Taxodiáceas, Cupresáceas y Podocarpáceas las hojas son uninervadas y escuamiformes, mientras en algunas especies de Araucariáceas son anchamente ovadas, con varias venas.

En Ginkgoáceas la hoja tiene forma de abanico, con limbo expandido, con venación dicotómica abierta.

En *Cycas* las hojas son pinnaticompuestas.

En los cipreses y en *Thuja* las hojas son reducidas y concrecentes, parcialmente soldadas al tallo.

Por fin en *Gnetum* las hojas son pecioladas, similares a las de dicotiledóneas.

Hojas aciculares de *Pinus*



Hoja reducida en *Thuja*



Hoja pinnaticompuesta de *Cycas revoluta*



El follaje primordial de muchas gimnospermas es bien diferente: en los cipreses las hojas primordiales son aciculares, y los nomófilos son reducidos. En los pinos, las hojas primordiales son aciculares pero se insertan en ramas largas. Recién después aparecen las hojas escamosas y las ramas cortas.

Hojas de *Araucaria angustifolia*, "pino Paraná" Hoja de *Ginkgo biloba* con venación dicotómica abierta



Tema 2.7: Hojas de Pteridófitas

Microfilos:

Son hojas reducidas, de pocos milímetros, enteras, desprovistas de peciolo, sin vascularización o con venación reducida a una vena que en algunas especies no sobrepasa la base. Se encuentran por ejemplo en *Selaginella* y *Lycopodium*.

En algunos vástagos dorsiventrales hay **anisofilia**, o sea que en el mismo sector del tallo, se forman hojas diferentes en forma y tamaño en el lado superior y a los lados del mismo.

Megafilos:

Reciben el nombre de **frondes** (Filicales). Son hojas de gran tamaño, a menudo compuestas, con venación muy desarrollada. El crecimiento de los megafilos se debe a la actividad de un meristema apical persistente, cuya actividad se prolonga bastante tiempo después que la hoja se ha desplegado, contrariamente a lo que ocurre en las espermatófitas.

Anisofilia en *Selaginella sellowii*



Microfilos en *Lycopodium* sp.



Megafilos pinnados en *Nephrolepis cordifolia*



Fronde bipinnada de
Macrothelypteris torresiana



FORMA: presentan un pecíolo, con escamas pardas y una lámina.

1) **Fronde simple:** la lámina es alargada, entera (*Ophioglossum*). Puede ser pinnatífida o pinnatisecta

2) **Fronde dividida:** la lámina es pinnada con raquis simple como en *Polypodium vulgare*, o bi- o tripinnada con raquis primario y ráquises secundarios o terciarios como en *Polystichum filix-mas* y *Pteris aquilina* respectivamente.

VENACIÓN: la más frecuente es la venación dicotómica abierta, aunque puede ser reticulada, comparable a la de las espermatófitas (*Ophioglossum*).

Venación dicotómica abierta en
Adiantum sp., culantrillo



Venación cerrada en
Phlebodium decumarum
Helecho macho, cola de mono



Tema 2.8. Filotaxis y vernación

FILOTAXIS

Es la disposición de las hojas sobre el tallo. Está íntimamente ligada a la estructura primaria del tallo: el número de haces vasculares del tallo queda determinado por la filotaxis, cuanto más densa es la misma, mayor será el número de haces caulinares. El estudio de la filotaxis puede hacerse de dos maneras: estudiando el arreglo de las hojas a lo largo del tallo ya desarrollado, o estudiando un corte transversal de una yema, donde se puede analizar la situación respectiva de varias hojas jóvenes.

Las relaciones de las hojas entre sí se representan en los diagramas foliares: el centro es el ápice caulinar, los primordios dibujados más cerca son los más jóvenes, los más lejanos son las hojas más desarrolladas.

Cada nudo es una circunferencia, las hojas de un verticilo se representan en la misma circunferencia. La mediana de cada hoja es un plano imaginario determinado por el eje caulinar y la línea media de cada hoja.

Hay 2 grandes grupos de disposición foliar: verticilada y alterna.

El conjunto de hojas inserto en cada nudo constituye un **verticilo foliar**.

- **DISPOSICIÓN ALTERNA:** En esta disposición, en cada nudo se inserta 1 hoja. Hay dos tipos principales:
 1. **dística:** las hojas se insertan sobre el tallo, a largo de dos líneas opuestas.
 2. **helicoidal:** las hojas están esparcidas sobre el tallo, ordenadas regularmente sobre una espiral dextrorsa o sinistrorsa: la **espira generatriz**
- **DISPOSICIÓN VERTICILADA:** en esta disposición, 2 o más hojas se insertan simultáneamente en cada nudo del tallo. De acuerdo al número de hojas por nudo:
 3. **decusada:** 2 hojas por nudo.
 4. **verticilada:** 3 hojas o más en cada nudo o verticilo.

■ DISPOSICIÓN ALTERNA:

En esta disposición, en cada nudo se inserta 1 hoja. Hay dos tipos principales:

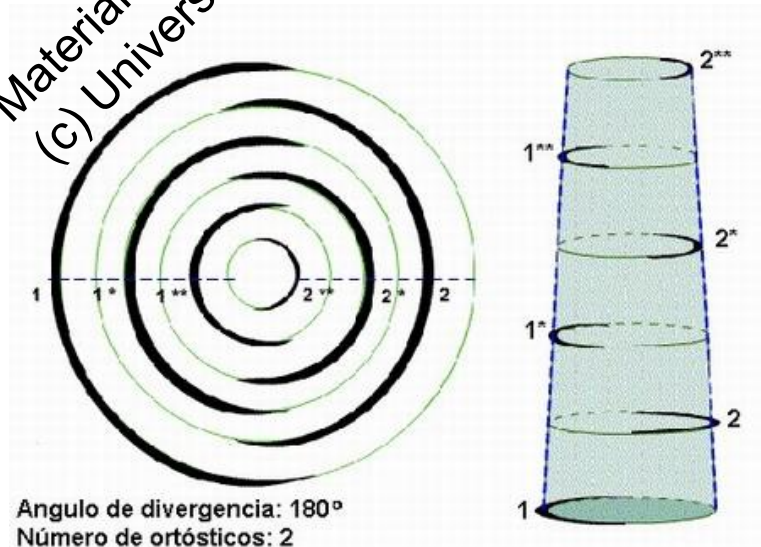
1. **Filotaxis dística:** las hojas se insertan a lo largo de dos líneas opuestas en el tallo, llamadas **ortósticos**, alternativamente sobre una y otra en cada nudo.

Esta disposición es frecuente en monocotiledóneas, y rara en dicotiledóneas.

Filotaxis dística en *Blamcanda chinensis*



Filotaxis dística



Angulo de divergencia: 180°
Número de ortósticos: 2

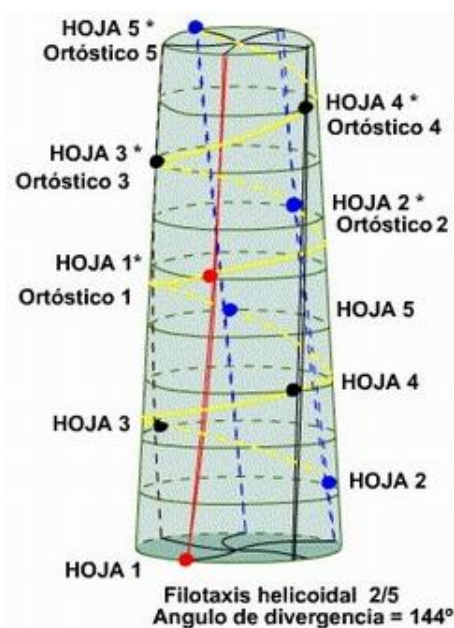
Filotaxis helicoidal en *Boehmeria nivea*

2. **Filotaxis helicoidal:** Las hojas están esparcidas sobre el tallo, ordenadas regularmente sobre una espiral dextrorsa o sinistrorsa: la **espira generatriz**. Las hojas se disponen sobre líneas longitudinales que se llaman **espirósticos**, porque a diferencia de

los ortósticos, no son exactamente verticales. Todas las hojas que se encuentran situadas sobre un mismo espiróstico son inervadas por trazas foliares que nacen sobre un mismo simpodio vascular. Mirando desde el ápice, cuando las hojas son numerosas y los entrenudos son muy cortos, como ocurre en las Crasuláceas o en las piñas de las Coníferas, se observan alineaciones secundarias denominadas **parásticos**, que marcan las líneas de contacto de cada hoja con las anteriores o sucesivas.



Filotaxis helicoidal



El **ángulo de divergencia** se determina trazando los lados sobre los ejes de 2 hojas sucesivas y obteniendo el valor de ese ángulo; comúnmente es constante para todas las hojas de una misma rama. La medición del ángulo de divergencia puede hacerse de dos maneras:

- Siguiendo la espira generatriz, se buscan 2 hojas situadas sobre el mismo espiróstico; se cuentan los giros efectuados por la espira generatriz sobre el tallo (por ejemplo 2) y el número de intervalos hallados entre las hojas consideradas, es decir el número de espirósticos (por ejemplo 5). El valor del ángulo será $2/5$ de la circunferencia: 144° .
- Se mide directamente el ángulo sobre un corte transversal practicado en una yema, definiendo el centro del tallo sobre el ápice del meristema apical. La mayor parte de los vegetales con filotaxis helicoidal tienen un ángulo de divergencia de 137° - 140° . Más raramente, el ángulo mide entre 98° y 100° .

- **DISPOSICIÓN VERTICILADA:** en esta disposición, 2 o más hojas se insertan simultáneamente en cada nudo del tallo.

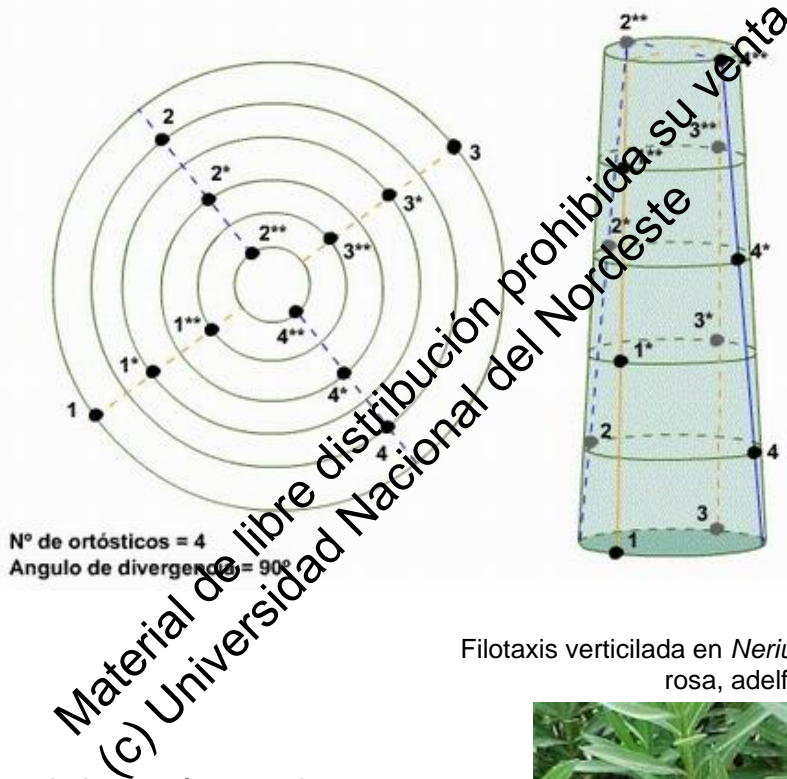
Filotaxis decusada en Amaranthaceae

Si se estudian 2 verticilos sucesivos se constata que cada hoja se inserta en un lugar tal que corresponde al espacio que separa las hojas del verticilo siguiente, es decir que las hojas de los verticilos sucesivos alternan.

El número de hojas en cada verticilo varía. El caso más frecuente es dos, y en este caso se trata de filotaxis **decusada** (Amaranthaceae, Labiatae)



Filotaxis decusada

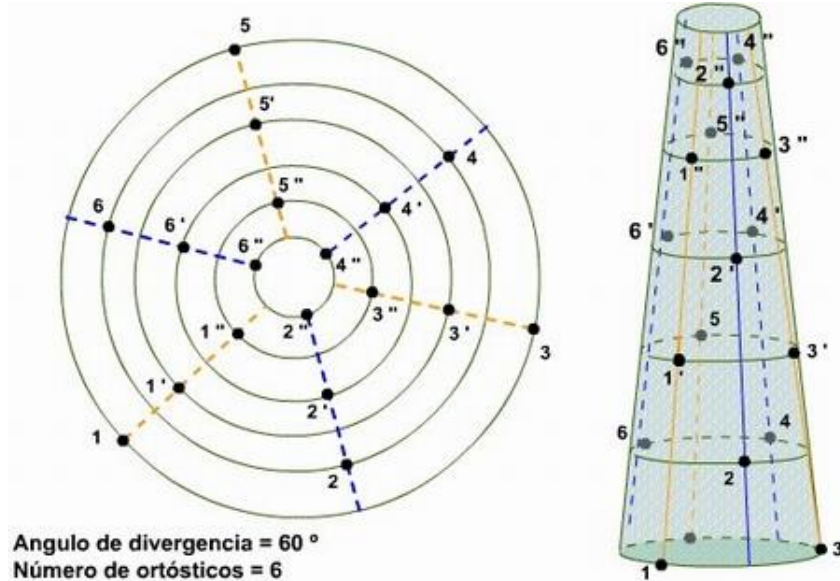


Filotaxis verticilada en *Nerium oleander*, laurel rosa, adelfa

Cuando hay 3 hojas o más en cada verticilo, la filotaxis es **verticilada** (Apocynaceae). El número de ortósticos es 6 o más. Es excepcional la presencia de 4 hojas en un verticilo.



Filotaxis verticilada

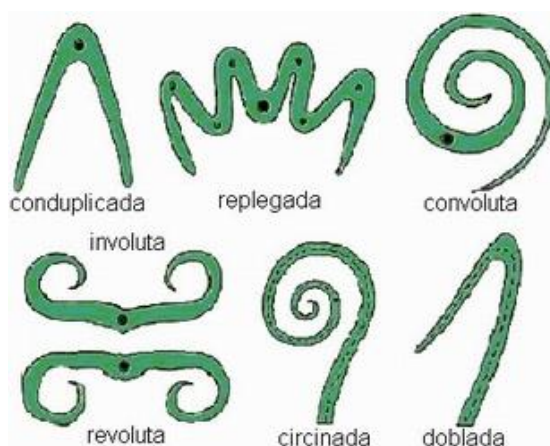


PREFOLIACIÓN O VERNACIÓN

En la yema, las jóvenes hojas se disponen sobre un corto tallo embrionario siguiendo el orden de su formación. El limbo de las hojitas presenta en las yemas una disposición característica en cada especie, llamada **prefoliación** o **vernación**. Se distinguen varios tipos:

- **plana**, limbo extendido;
- **conduplicada**, limbo plegado en dos a lo largo de la vena media (*Petunia thymifolia*);
- **replegada**, limbo plegado como un abanico (vid);
- **convoluta**, limbo enrollado paralelamente a la vena media (lechuga);
- **involuta**, limbo con sus márgenes arrollados hacia el haz (álamo, peral);
- **revoluta**, limbo con márgenes arrollados hacia el envés (sauce; *Muehlenbeckia sagittifolia*).
- **circinada**, las hojas se enrollan sobre sí mismas desde el ápice hacia la base. Lo mismo ocurre en las pinas, que lo hacen desde el extremo hacia su inserción sobre el raquis. Esta prefoliación es característica de las pteridófitas, y se presenta raramente en espermatófitas (Ejs.: *Utricularia foliosa* y *U. gibba*).

Tipos de prefoliación



Prefoliación circinada en pteridófitas

Glosario

- Adnata/o:** estructuras que siendo diferentes, se encuentran fusionadas, como por ej.: estambres y pétalos.
- Anastomosis:** que se unen o juntan, ya sea directamente o por medio de un tercero, como por ejemplo las venas en la hoja.
- Diedro:** ángulo formado al cortarse dos planos.
- Epicótilo:** parte superior del eje de un embrión o plántula, por encima de los cotiledones y por debajo de la siguiente hoja u hojas.
- Haz vascular:** cordón de tejido que contiene xilema primario y floema primario (y procámbium si todavía existe), frecuentemente rodeado por una vaina de parénquima o fibras.
- Homólogo:** órgano que tiene el mismo origen que otro.
- Mesófilo:** tejido fundamental (parénquima) de una hoja, situado entre las capas de la epidermis y entre los nervios de la misma.
- Multilacunar:** nudos con más de tres trazas foliares que determinan igual número de lagunas foliares.
- Raquis:** eje de una hoja de helecho (fronde) desde donde surgen las pinnas; en las hojas compuestas, extensión del pecíolo correspondiente al nervio medio de una hoja entera.
- Rastro foliar o traza foliar:** la extensión de un haz vascular que parte del sistema vascular del tallo para ingresar en la hoja.
- Recurvo:** curvado hacia la base o hacia abajo.

Bibliografía

- Bell, Adrian D.** 1991. Plant Form. Oxford University Press.
- Camefort, M.** 1972. Morphologie des végétaux Vasculaires. 2^{da} ed. Doin, Éditeurs.
- Carlton, W. M.** 1961. Laboratory Studies in General Botany. John Wiley & Sons.
- Font Quer, P.** 1993. Diccionario de Botánica. Ed. Labor.S.A.
- Hickey, L. J.** 1974. Clasificación de la arquitectura de las hojas de dicotiledóneas. Bol. Soc. Argent. Bot. 16(1-2): 1-26.
- Kirchoff, B.K.&** 1984. On the relationship between phyllotaxy and vasculature: a synthesis. Bot. J. Linn. Soc. 89: 37-51.
- Lindorf H., L. de Parisca & P. Rodriguez.** 1991. Botánica. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. Caracas.
- Lee, D. W.** 1977. On Iridescent Plants. Garden's Bull. 30: 21-29.
- Lee, D. W & J. B. Lowry.** 1979. Abaxial antocianin layer in leaves of tropical rain forest plants: enhancer of light capture in deep shade. Biotropica 11: 70-77
- Metcalf, C. R.** 1979. Anatomy of the Dicotyledons. Vol.I: Systematic anatomy of the leaf and stem, with a brief history of the subject. 2nd. ed. Oxford University Press.
- Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern.** 1995. Botany. Wm. C. Brown Publishers.
- Schluter, U.** 1993. Physiological and anatomical adaptations by young *Astrocaryum januari* Mart. (Arecaceae) in periodically inundated biotopes of central Amazonia. Biotropica 25: 384-396