

EL SISTEMA RADICAL DEL MANGLE BLANCO (*AVICENNIA GERMINANS*), UN EJEMPLO DE ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS Y ANATÓMICAS EN ESPERMATÓFITOS A CONDICIONES ECOLÓGICAS ADVERSAS

por

Marie-Luise Schnetter *

Resumen

Schnetter Marie-Luise: El sistema radical del mangle blanco (*Avicennia germinans*), un ejemplo de adaptaciones morfológicas y anatómicas en espermatófitos a condiciones ecológicas adversas. Rev Acad. Colomb. Cienc. **26**(98): 111-126, 2002. ISSN 0370-3908.

Avicennia germinans (L.) Stearn., un mangle neotropical, crece en suelos salinos y carentes de oxígeno. La arquitectura de su sistema radical hace posible que se formen raíces absorbentes en una posición que les permite crecer hacia sustratos (suelo o agua) con salinidades favorables. Neumatóforos y espacios intercelulares grandes en el interior de las raíces sirven para el suministro de oxígeno a las células. La formación del aerénquima reduce el número de células vivas consumidoras de oxígeno. La formación de capas celulares encorchadas que cubren a veces hasta los meristemas apicales, impiden la difusión de oxígeno del interior de las raíces hacia el sustrato. De esta manera, la absorción de iones se limita a las puntas de las raíces en crecimiento y a raíces muy finas sin crecimiento en grosor.

Palabras clave: *Avicennia germinans*, sistema radical, aerénquima, exodermis, endodermis.

Abstract

Avicennia germinans (L.) Stearn, a New World mangrove, grows in saline and oxygen-deficient soils. The root system architecture makes it possible to form absorbing roots in a position from which they may reach substrates, soil or water, with favourable salt concentrations. Pneumatophores and large gas spaces within the roots supply oxygen to the root cells. The formation of aerenchyma reduces considerably the number of living, oxygen-consuming cells. Oxygen loss from the root to the substrate is reduced by the formation of cork layers that also may surround the apical meristems. Thus, the absorption of ions is limited to growing root tips and rootlets without secondary thickening.

Key words: *Avicennia germinans*, root system, aerenchyma, exodermis, endodermis.

* Botanisches Institut I, Senckenbergstr. 17 – 21. 35390 Giessen, Alemania.

Introducción

Avicennia germinans, el mangle blanco, es una especie frecuente de los manglares neotropicales. Estos bosques costeros crecen en suelos caracterizados por una salinidad elevada y una concentración muy baja de oxígeno, debido al alto nivel de las aguas freáticas y las inundaciones frecuentes (Lugo & Snedaker 1974). La salinidad y la falta de oxígeno son factores que limitan o impiden el crecimiento de la mayoría de los espermatófitos (Munns & Termaat 1986). Debido a la salinidad elevada, disminuye el potencial hídrico del suelo y se dificulta la economía hídrica de las plantas. Además, la elevada concentración de NaCl puede ser directamente nociva para el metabolismo vegetal (Volkmar et al. 1998). La falta de oxígeno en el suelo restringe la respiración de las raíces, como consecuencia, el sistema radical muere y finalmente lo hace toda la planta. Adicionalmente, debido a las condiciones reductoras por la humedad elevada y la hipoxia del suelo, se acumulan iones con efectos fitotóxicos (McKee & McKevlin 1993, Drew & Stolzy 1996). En comparación con otros bosques tropicales los manglares son bosques pobres en especies. Se puede tomar esta pobreza como indicio de condiciones ambientales adversas que son soportadas solamente por especies con adaptaciones especiales.

La salinidad elevada y la falta de oxígeno son características del suelo. Las raíces de las plantas son los órganos que primero reaccionan a la calidad positiva o negativa del sustrato. Los manglares se distinguen de la mayoría de las otras plantas por poseer estructuras morfológicas llamadas en el sistema radical. Entre estas estructuras se encuentran las raíces zancos de las rizoforáceas, los neumatóforos de *Avicennia* y *Sonneratia* y las raíces en forma de rodilla de *Bruguiera* y *Ceriops* (Tomlinson 1986). Desde hace mucho tiempo estas estructuras han llamado la atención de los botánicos y son calificadas como adaptaciones a las condiciones de hipoxia de los suelos (Troll 1967). A pesar de la abundancia, a veces desconcertante, de raíces aéreas en un bosque de manglar, los sistemas radicales de los árboles son bien estructurados (Troll 1967, Tomlinson 1986). En el género *Avicennia*, varias raíces nacen de la parte subterránea del tronco y crecen poco debajo de la superficie del suelo en forma plagiogeotropa en todas las direcciones. Estas raíces, llamadas raíces cables, producen neumatóforos con crecimiento geotropo negativo y raíces anclas con crecimiento geotropo positivo. En las raíces cables, en la base de los neumatóforos y en las raíces anclas pueden nacer raíces absorbentes (Chapman 1976).

Una descripción más amplia de la anatomía y morfología del sistema radical de *A. germinans* la ha dado Chapman (1944). El sistema radical de *Avicennia marina*

(Forsk.) Vierh. ha sido estudiado por Baylis (1950). Según estas descripciones existen diferencias en la estructura anatómica de las raíces de las dos especies. Para otros autores, la relación entre estructura y función fue de interés para sus estudios de la anatomía de las raíces de *Avicennia*. Un tema de las investigaciones fue el abastecimiento de oxígeno de las raíces subterráneas y el papel que desempeñan los neumatóforos en él. Un resumen de la bibliografía sobre estos trabajos lo presentan Allaway et al. (2001). Como otro tema de estudio se trató la diferenciación de la hipodermis y endodermis. Ambos tejidos pueden ejercer un control sobre la absorción de iones (Lawton et al. 1981, Moon et al. 1986). En su mayoría, estas cuestiones se estudiaron en raíces de *A. marina* y se utilizaron raíces de plántula o un solo tipo de raíz.

El sistema radical tiene varias funciones: Da sostén al vástago, absorbe agua y nutrientes y suministra vías para el transporte de las sustancias absorbidas a las partes aéreas. A estas se pueden unir otras funciones especiales. En general, diferentes raíces de un sistema radical tienen distintas funciones, también si existen pocas diferencias anatómicas entre ellas (Eshel & Waisel 1996). En el caso del sistema radical bien estructurado de *Avicennia* es fácil reconocer que las funciones de las raíces son distintas. El objetivo de este trabajo es describir la diversidad de las estructuras de los diferentes tipos de raíz de *A. germinans* y mostrar como el conjunto morfológico del sistema radical y diferencias en la estructura de cada uno de los tipos de raíz, ayudan al mangle blanco a sobrevivir bajo condiciones ecológicas adversas.

Para los estudios anatómicos se utilizaron plantas cultivadas en el invernadero. Bajo las condiciones de cultivo aplicadas las plantas no producen raíces anclas. Debido a esto, no fue posible incluir este tipo de raíz en las investigaciones.

Material y Métodos

Las observaciones de campo se realizaron en manglares de los alrededores de Santa Marta en la costa Caribe colombiana. El clima de la región es cálido y seco (temperatura promedio anual: 28° C; precipitación promedio anual: < 1000 mm). Los manglares se encuentran en su mayoría en los bordes de lagunas costeras. Estos sitios generalmente no están expuestos a las mareas sino a cambios estacionales del nivel del agua (Perdomo et al. 1998).

Para los estudios anatómicos se utilizaron plantas cultivadas en el invernadero experimental del Instituto de Botánica I de la Universidad Justus Liebig, Giessen, Alemania. Los cultivos se iniciaron con propágulos recolectados en diferentes sitios de la costa Caribe colombiana

durante diferentes años, a partir de 1980. Para su germinación, los propágulos fueron colocados sobre arena o vermiculita cubierta con agua sin sal o con sal marina artificial en concentraciones de 10 g/l, 20 g/l o 40 g/l. Cuando se formaron las primeras raíces, el hipocótilo se había levantado y el primer par de hojas se había desplegado; en este momento las plántulas se trasladaron a vasijas de cultivo individuales. Una parte de las plantas fue mantenida en tierra, otra parte en cultivo hidropónico. La tierra utilizada para el cultivo fue una mezcla de tierra especial para plántulas, arena y barro en una relación 1:1:1. Además contenía Algomin (80 g/10 l de tierra), un producto a base de algas calcáreas (Biofa-Agrar GmbH, Münsingen, Alemania). Durante el tiempo de investigación se aplicó un abono comercial (Hakaphos N:P:K 14:10:14, Compo, Handorf, Alemania) cada seis semanas. Al mismo tiempo, una parte de las plantas recibió adicionalmente NaCl (50, 200 o 250 ml de una solución 0.2 M por vasija). Las plantas mantenidas en cultivo hidropónico crecieron en agua o en soluciones de sal marina artificial. Las concentraciones de la sal correspondieron a las respectivas concentraciones aplicadas para la germinación. Además, se añadió un abono especial para cultivo hidropónico (Lewatit® HD5, egesa-zookauf eG, Giessen, Alemania) en una cantidad usual para este tipo de cultivo. La solución fue cambiada cada tres meses. Entretanto, el agua evaporada fue reemplazada por agua potable. La temperatura en el invernadero osciló entre 23 y 28°C. De octubre hasta abril las plantas fueron alumbradas artificialmente con lámparas HQL (400 W; Osram, Berlin, Alemania) de 7 a.m. a 7 p.m.

Para los estudios microscópicos se hicieron cortes de material fresco a mano o con un criomicrotomo. Los cortes se observaron bajo un microscopio Leitz Dialux 20 (Leica Vertrieb, Bensheim, Alemania) equipado con una lámpara de vapor de mercurio a máxima presión (HBO 50 W; Osram, Berlin, Alemania) y un Leica Ploemopak para microscopía de epifluorescencia. Las fotos fueron tomadas con un fotoautomata Wild/Leica MPS 45/51 S. Coloraciones con floroglucina/HCl, Sudan III y rojo de rutenio fueron utilizadas para comprobar la presencia de lignina, sustancias lipófilas y protopectina, respectivamente (Gerlach 1977). Primulina (Becker 1983), extracto de *Chelidonium majus* L. (Peirson & Dumbroff 1969), sulfato de berberina - azul de anilina (Bundret et al. 1988) y extracto de *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (Geissler et al., en preparación) fueron los fluorocromos aplicados que permitieron identificar las sustancias presentes en las paredes celulares. Los cortes teñidos con fluorocromos fueron observados con bloques de filtros Leica. Un bloque A (excitación BP 340-380 nm, espejo dicróico 400 nm,

emisión LP 430 nm) fue usado para primulina, un bloque H2 (excitación BP 390-490 nm, espejo dicróico 510 nm, emisión LP 515 nm) para extractos de *C. majus* y sulfato de berberina - azul de anilina y un bloque K3 (excitación BP 470-490 nm, espejo dicróico 510 nm, emisión LP 515 nm) para extracto de *X. parietina*.

Para la determinación de la biomasa de los diferentes tipos de raíz fueron utilizadas plantas de nueve meses de edad, cultivadas en cultivo hidropónico sin sal y con salinidades de 20% y 40%. Cinco plantas de cada tratamiento fueron cuidadosamente retiradas de las vasijas de cultivo. Las raíces y el vástago de cada planta fueron cortados y divididos en cinco grupos: raíces de plántula, raíces cables, raíces absorbentes, hojas y tallo. Después de secar el material vegetal a 105°C se determinó el peso seco de cada porción.

El método para la determinación de cambios de pH y procesos de reducción a lo largo de raíces intactas descrito por Marschner et al. (1982), fue utilizado para reconocer los sitios de la absorción de iones en el sistema radical de una plántula. Las plántulas de dos a tres meses de edad fueron pasadas directamente de la vermiculita al agar-agar.

Resultados

La morfología del sistema radical

Durante la germinación de los propágulos de *A. germinans*, no se forma una raíz principal, sino que varias raíces adventicias nacen en la base del hipocótilo. Estas raíces se ramifican rápidamente. Se encargan de la absorción de agua y nutrientes y sirven para el soporte de la plántula. Estas primeras raíces de la plántula constituyen un sistema radical preliminar. La formación de un sistema radical perenne comienza con el nacimiento y crecimiento de las primeras raíces cables (Fig. 1 y 3). Los ensayos de cultivo indican que existe una correlación estrecha entre el nacimiento y crecimiento de las raíces cables por un lado y el crecimiento de las partes aéreas de la planta por el otro lado (correlación de rango según Spearman $r = 0.9347$, $p < 0.0001$). Además, una salinidad baja promueve el desarrollo de este tipo de raíz (Fig. 2) (correlación de rango según Spearman $r = -0.7127$, $p = 0.0029$). Las raíces cables jóvenes muestran un crecimiento en longitud marcado. Árboles jóvenes de apenas 1 m de altura ya pueden tener raíces cables de varios metros de largo (Fig. 4). Si las condiciones ecológicas en las inmediaciones del árbol joven son uniformes, las raíces cables crecen radialmente en todas las direcciones. Sin embargo, el sistema radical se extiende preferentemente hacia zonas de baja salinidad, en caso que en el lugar donde crece la

planta existan condiciones ambientales diferentes. Además, las raíces cables pueden crecer hacia los cuerpos de agua y eventualmente pueden formar densos tapices flotantes (Fig. 5). Cuando el tamaño de un árbol de *A. germinans* aumenta, la amplificación del sistema de las raíces cables se realiza mediante la formación de nuevas raíces cables en la base del tronco y la ramificación de raíces cables ya existentes.

Al principio, las raíces cables que nacen en las plantas jóvenes aumentan en longitud. Sólo poco a poco se forman raíces laterales. Estas pueden ser neumatóforos, raíces anclas o raíces absorbentes. Los neumatóforos aparecen en el lado superior de las raíces cables (Fig. 3). Ascienden hacia la atmósfera con crecimiento geotropo negativo. En el caso que un sistema radical sea compuesto por pocas raíces, es posible observar el lugar donde se

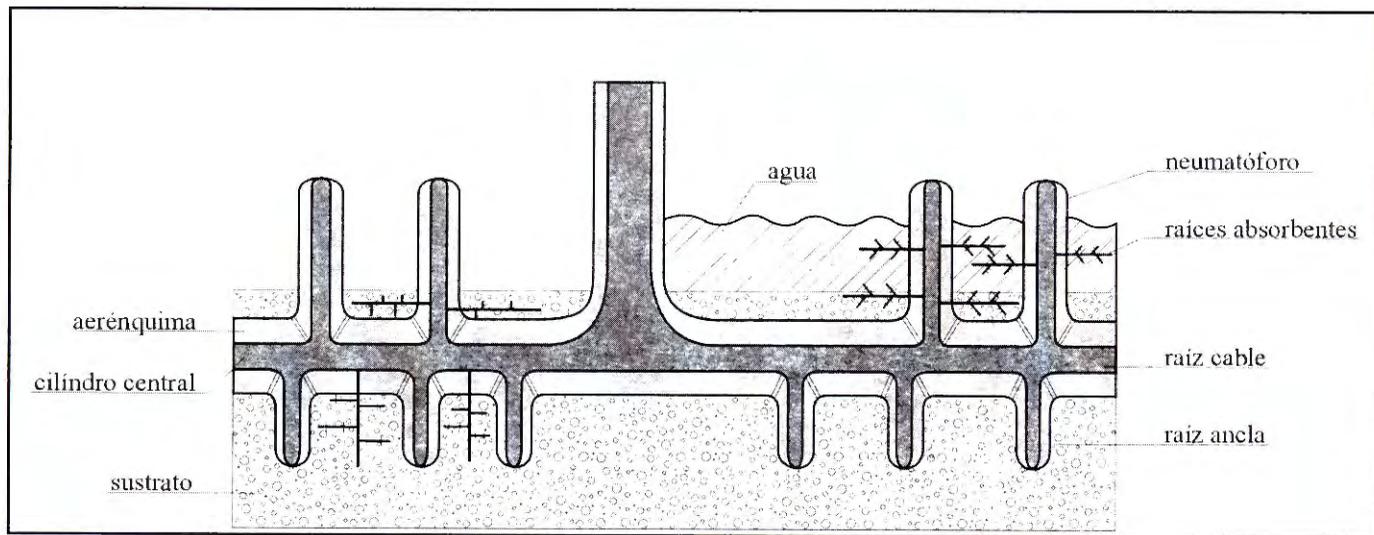


Figura 1. Representación esquemática del sistema radical en una planta adulta de *A. germinans* indicando la posición variable que las raíces absorbentes pueden tomar según las condiciones ambientales.

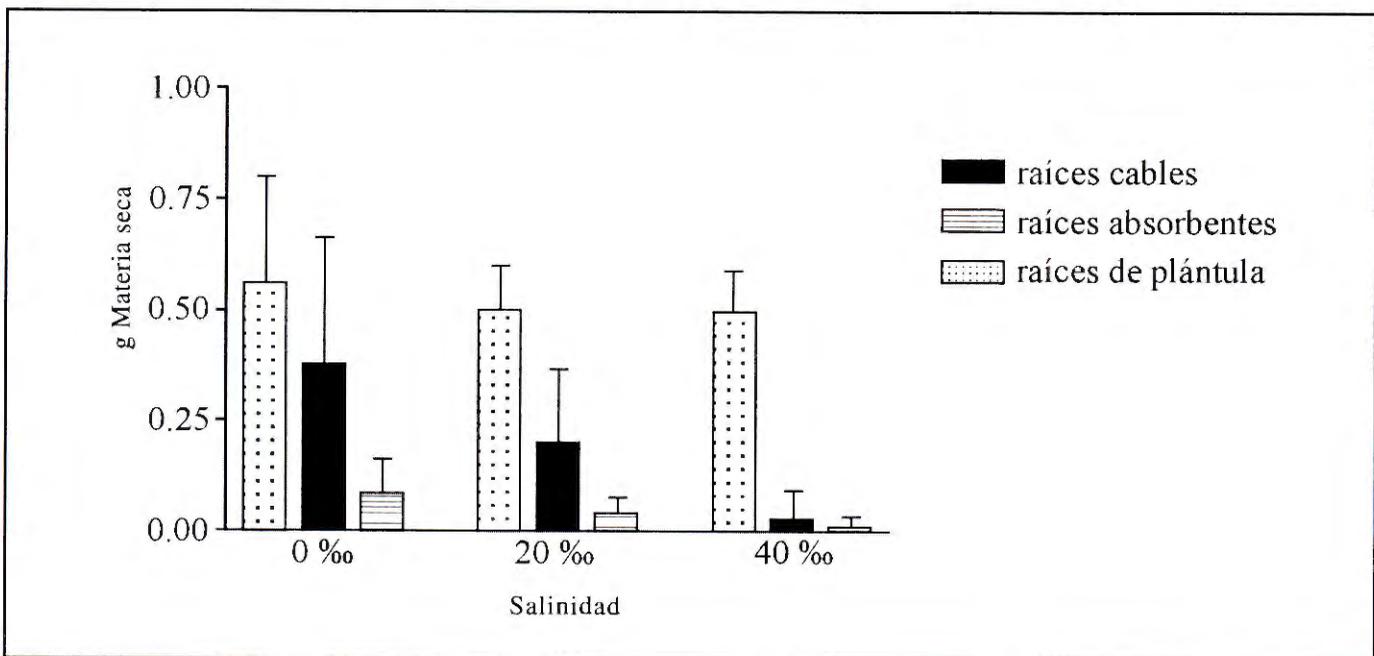


Figura 2. Peso seco de los diferentes tipos de raíz de *A. germinans* en plantas de nueve meses de edad, mantenidas en cultivo hidropónico.

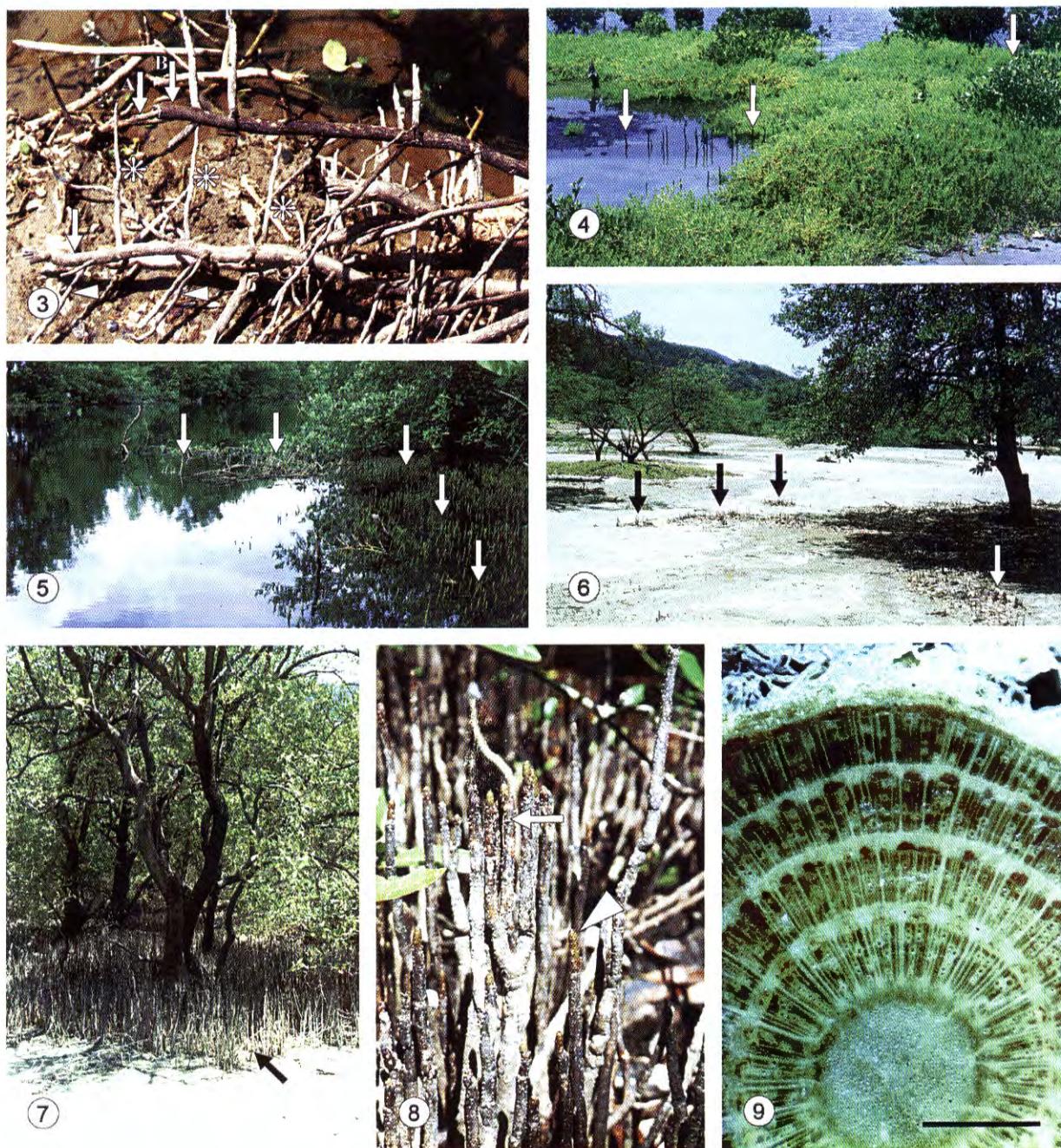


Figura 3. La parte perenne de un sistema radical de *A. germinans*, muerta y descubierta por erosión. (↓ raíz cable, * neumatóforo, ▼ raíz ancla). - **Figura 4.** Una planta joven de *A. germinans* de apenas 1 m de altura (flecha a la derecha) que tiene una raíz cable de varios metros de longitud. Se nota el lugar donde se encuentra la raíz cable por la distribución de los neumatóforos (flechas a la izquierda). Sistema lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Laguna Barra Vieja. - **Figura 5.** Raíces cables con sus neumatóforos forman tapices flotantes sobre el agua de un canal. Sistema lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Caño Dragado. - **Figura 6.** Arbol de *A. germinans* creciendo sobre un playón salino. Debido al bajo nivel del agua durante la época húmeda que se observa en este sitio, los neumatóforos son pequeños (↓). Parque Tairona, Ensenada de Neguange. - **Figura 7.** Árboles de *A. germinans* en la orilla de un playón salino. Debido al nivel alto del agua durante la época húmeda que se observa en este sitio, se forman muchos neumatóforos largos. Parque Tairona, Ensenada de Neguange, Bahía de los Pescadores. - **Figura 8.** Neumatóforos de *A. germinans* con numerosas lenticelas (↓). El color de las partes más jóvenes de los neumatóforos indica la presencia de cloroplastos en la corteza de la raíz (▼). Sistema lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, La Rinconada. - **Figura 9.** Corte transversal de una raíz cable, con cuatro anillos de engrosamiento secundario de la médula en el centro. Cada anillo se compone de xilema, cámbium y floema. Escala: 1 mm. - **Figuras 4, 8 y 9** cortesía de R. Schnetter.

encuentran las raíces cables por la distribución de los neumatóforos (Fig. 4). El número de neumatóforos que se forma y la longitud de cada uno de ellos dependen de las condiciones ambientales. La distancia entre dos neumatóforos es mayor en suelos bien ventilados y menor en suelos carentes de oxígeno. Los neumatóforos más largos se encuentran en lugares donde el nivel del agua sube mucho durante la época húmeda, mientras que en sitios con inundaciones, insignificantes los neumatóforos permanecen cortos (Fig. 6 y 7). Durante la época de inundaciones, que dura semanas enteras en los manglares de las lagunas costeras, las puntas de los neumatóforos deben salir del agua para que puedan cumplir con su función. Sólo entonces una parte de las numerosas lenticelas por donde entra el oxígeno a los espacios intercelulares en el interior de la raíz, queda expuesta al aire (Fig. 8). Debido a esto, puede ser posible que los neumatóforos reanuden el crecimiento en longitud antes suspendido, en el caso que el nivel del agua sobrepase los niveles normales en años especialmente húmedos. El crecimiento en longitud de los neumatóforos es un crecimiento limitado. En los manglares de las lagunas costeras de la costa Caribe colombiana los neumatóforos más largos superan el nivel del sustrato alrededor de 30 cm.

Las raíces anclas nacen lateralmente en las raíces cables y crecen en forma oblicua hacia el interior del suelo (Fig. 3). Tienen la función de sujetar a las raíces cables en el sustrato. Tanto las raíces cables como las raíces anclas en conjunto son responsables de que el árbol se mantenga en pie.

En las raíces cables, las raíces anclas y los neumatóforos pueden nacer raíces finas y de longitud reducida (Fig. 1). Son las raíces absorbentes. En las plantas cultivadas se ramifican dos veces. Por eso, en este trabajo se distingue entre raíces absorbentes de primer, segundo y tercer orden. Las raíces absorbentes tienen una duración de vida limitada. Las raíces absorbentes de primer orden son las más largas y las más vivaces. Bajo condiciones de cultivo llegan a varios decímetros de largo y pueden sobrevivir muchos meses. Al contrario, las raíces absorbentes de tercer orden nacen rápidamente, pero mueren después de poco tiempo y son entonces reemplazadas por otras. Raras veces llegan a una longitud de 2 cm. Típicamente, en plantas que crecen bien, raíces absorbentes de tercer orden de apenas medio centímetro de longitud son insertadas en números muy grandes en las raíces absorbentes de segundo orden. También las raíces absorbentes pueden crecer en el agua. En la naturaleza es posible observar en algunos sitios que numerosas raíces absorbentes cubren la parte inundada de los neumatóforos durante la época húmeda. Estas raíces mueren en el momento en que el nivel del agua baja y otras

raíces absorbentes dentro del sustrato deben encargarse de sus funciones. En general se puede decir que las raíces absorbentes nacen en puntos que tienen en ese momento las condiciones ambientales óptimas para el desarrollo de este tipo de raíz.

Respecto al tamaño, la ramificación y la estructura interna, las raíces de plántula corresponden a las raíces absorbentes.

El crecimiento secundario en grosor

Los diferentes tipos de raíz de *A. germinans* pueden distinguirse bien de acuerdo con las características macroscópicas como la longitud, el diámetro y la dirección del crecimiento. Sin embargo, existen también diferencias en la estructura interna. Estas diferencias se notan sobre todo al estudiar el cilindro central y al observar los cambios que se presentan durante el proceso de la diferenciación. En el cilindro central de las raíces primarias muy jóvenes se encuentran haces conductores radiales, que corresponden a los diferentes diámetros con un número diferente de cordones leñosos y liberianos. En general, en las raíces cables es posible contar 11 – 14 cordones leñosos, cada uno compuesto por 5 – 7 traqueidas de lumen pequeño que forman el protoxilema (Fig. 26). El número de cordones leñosos en los neumatóforos muy jóvenes es igual o algo mayor que en las raíces cables. Con frecuencia, las raíces absorbentes de primer orden tienen siete cordones leñosos (Fig. 12), mientras que el número de cordones leñosos de las raíces absorbentes de segundo orden oscila entre tres y seis (Fig. 15). En las raíces absorbentes de tercer orden el número de cordones leñosos varía entre dos y cuatro (Fig. 21).

Diferencias marcadas entre los diferentes tipos de raíz se observan en relación con el crecimiento secundario en grosor. En las raíces cables, el crecimiento secundario en grosor comienza 1 – 5 cm detrás de la punta de la raíz, antes de la diferenciación del metaxilema (Fig. 10). Paralelamente al comienzo del engrosamiento secundario, las células de la médula se lignifican y la endodermis pasa al estado secundario. El primer cámbium se forma de manera típica para raíces (Fig. 10). Hacia adentro produce un xilema rico en fibras leñosas. Las primeras células segregadas hacia afuera se transforman en fibras de esclerénquima y forman finalmente un cilindro alrededor del tejido conductor (Fig. 22). Entre el cámbium y el cilindro de esclerénquima se encuentran varias áreas con vasos cribosos y células acompañantes rodeadas de un tejido parenquimático. En la vecindad de los vasos cribosos se forman otras fibras adicionales de esclerénquima.

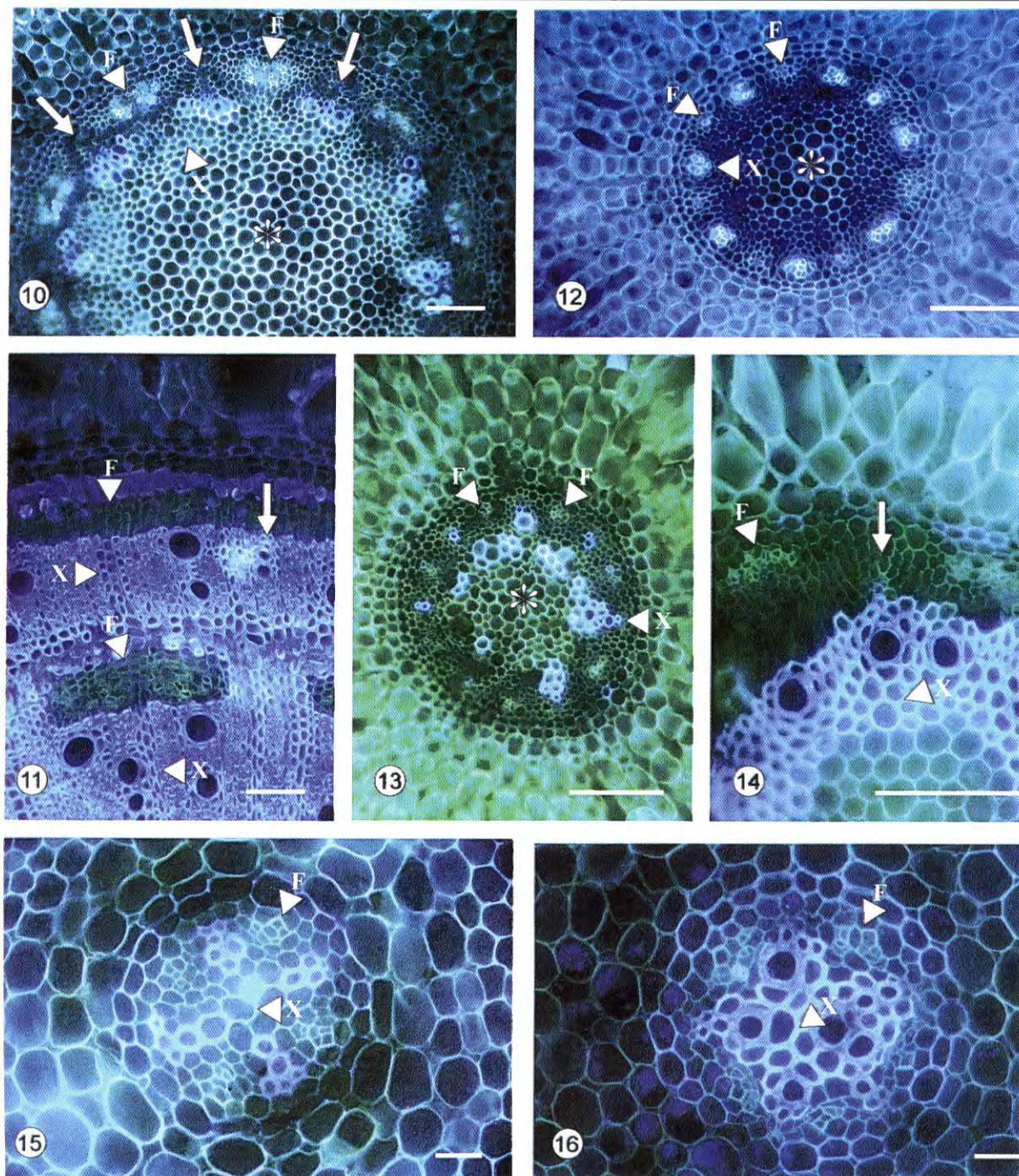


Figura 10. Sección transversal del cilindro central cerca de la punta de una raíz cable, con la médula (*), los cordones leñosos (◀X), el cámbium (↓) y los cordones liberianos (◀F). Escala: 100 μ m. – **Figura 11.** Sección transversal parcial del cilindro central de una raíz cable, con dos anillos de engrosamiento secundario, cada uno con xilema (◀X) y floema (◀F). La flecha indica la posición del cámbium del anillo más joven. Escala: 100 μ m. – **Figura 12.** Sección transversal del cilindro central de una raíz absorbente de primer orden en estado primario, con los cordones leñosos (◀X), los cordones liberianos (◀F) y la médula (*). Escala: 100 μ m. – **Figura 13.** Sección transversal del cilindro central de la misma raíz de la Fig. 12, con el comienzo de la diferenciación del metaxilema (◀X). Escala: 100 μ m. – **Figura 14.** Sección transversal del cilindro central de la misma raíz de la Fig. 12, después de la diferenciación del cámbium (↓) y el comienzo del crecimiento secundario en grosor. Escala: 100 μ m. – **Figura 15.** Sección transversal del cilindro central a 0.5 cm de la punta de una raíz absorbente de segundo orden, con cuatro cordones leñosos que se unen en el centro (◀X). Escala: 20 μ m. – **Figura 16.** Sección transversal a 1.5 cm de la punta de la misma raíz de la Fig. 15, mostrando el incremento del xilema (◀X). Escala: 20 μ m. – Coloración de todas las figuras: primulina.

El primer cámbium suspende su actividad después de algún tiempo y es reemplazado por un meristema secundario derivado del periciclo. El segundo cámbium tiene a su vez un tiempo limitado de actividad y le siguen otros, todos derivados del periciclo. De esta manera, en las raíces cables viejas se observan varios anillos de engrosamiento secundario (Fig. 9). En plantas de diez años de edad, cultivadas en tierra, el número de anillos osciló entre uno y nueve. Los anillos tuvieron un ancho entre 1078 y 500 μm . Las raíces cables de plantas del cultivo hidropónico de 3.5 años de edad tuvieron máximo cuatro anillos con un ancho entre 868 y 560 μm . Luego de que un cámbium más joven entra a funcionar, en el anillo anterior las células parenquimáticas entre las áreas con los vasos cribosos se lignifican (Fig. 11). Otra vez, un cilindro de esclerénquima limita el nuevo anillo hacia afuera. El segundo anillo y todos los anillos siguientes consisten de células pétreas (Fig. 11).

El crecimiento secundario en grosor de los neumatóforos se parece mucho al de las raíces cables. Debido al cese del crecimiento después de llegar a cierta longitud, los neumatóforos tienen generalmente un cilindro de leño inmediatamente detrás de la punta de la raíz, resultado del crecimiento secundario en grosor. La mayoría de los neumatóforos tiene solamente un anillo de tejido conductor, pero es posible observar también algunos con dos o tres anillos. Con frecuencia los anillos más jóvenes son incompletos.

Entre las raíces absorbentes, sólo las de primer orden muestran un crecimiento en grosor que viene acompañado de la formación de un cámbium (Fig. 14). El proceso de engrosamiento difiere de lo observado en las raíces cables. En las raíces absorbentes de primer orden, la diferenciación del metaxilema ocurre después de la del protoxilema, hasta que se produce un anillo completo de xilema con las áreas de floema enfrente (Fig. 12 – 14). Solo entonces el cámbium se diferencia y comienza a funcionar (Fig. 14). Todas las raíces absorbentes de primer orden tienen un solo cámbium que produce en su mayoría leño. En el borde exterior de las áreas liberianas se observan fibras de esclerénquima que nunca forman un anillo como en las raíces cables, tampoco en las partes más viejas de las raíces. Como ocurre en las raíces cables y los neumatóforos, también en el centro de las raíces absorbentes de primer orden se conserva la médula.

En las raíces absorbentes de segundo y tercer orden nunca se forma un cámbium. No obstante, puede producirse un aumento considerable de leño en las raíces absorbentes de segundo orden. Al principio, en el transcurso de

la diferenciación del metaxilema, los cordones leñosos se unen en el centro del cilindro central (Fig. 15). Luego de que las raíces absorbentes de segundo orden comienzan ramificarse y las raíces absorbentes de tercer orden nacen, las células del leño se multiplican debido a la división de células parenquimáticas entre los cordones leñosos y liberianos (Fig. 16). El número de células del floema aumenta igualmente pero a una escala mucho menor. En las raíces absorbentes de tercer orden se observa solamente la diferenciación del protoxilema y metaxilema y la unión de los cordones leñosos en el centro del cilindro central (Fig. 21). Nunca se observa un aumento adicional del número de células.

El sistema de espacios intercelulares en las raíces

Los neumatóforos tienen en su peridermis numerosas lenticelas que desembocan en los espacios intercelulares grandes de la corteza de la raíz. Lenticelas también se encuentran en las raíces cables. Se observan con frecuencia en las raíces cables de plantas cultivadas sin sal y son escasas o faltan en plantas cultivadas en un medio salino. A través de las lenticelas el aire se puede difundir al interior de la raíz y gases del interior pueden salir hacia el medio externo. Por su tamaño y orientación paralela a la dirección longitudinal de la raíz, los espacios intercelulares de la corteza radical permiten una difusión libre de los gases a lo largo de la raíz. Interrupciones de la vía se presentan solamente en los puntos donde nace la raíz respectiva (Fig. 1). El origen de los espacios intercelulares de la corteza radical es el mismo en todos los tipos de raíz. En ellos, la corteza radical consta de dos sectores: una corteza interna que puede estar compuesta de dos o hasta más de treinta estratos de células, según el tipo de raíz y una corteza externa que tiene tres o cuatro estratos de células en todas las raíces (Fig. 18). Las células de la corteza externa son relativamente pequeñas y se unen sin espacios intercelulares o tienen espacios intercelulares pequeños entre ellas. Los espacios intercelulares grandes se encuentran en la corteza interna. En raíces muy jóvenes, las células de esta parte se ordenan en filas, debido a que las células nacen en la región de la endodermis por divisiones tangenciales (Fig. 17). Los primeros espacios intercelulares se forman en la punta de la raíz, en una zona todavía rodeada por la caliptra (Fig. 17). Primero aparecen hendiduras de diferentes tamaños que resultan de la disolución de la lámina media de las paredes radiales de la corteza (Fig. 17). Este estado inicial para casi todos los tipos de raíz, es el estado final de la formación de espacios intercelulares en las raíces absorbentes de tercer orden (Fig. 21). En los demás tipos de raíz, los espacios intercelulares aumentan de tamaño y la corteza interna se transforma en aerénquima. Este proceso fue

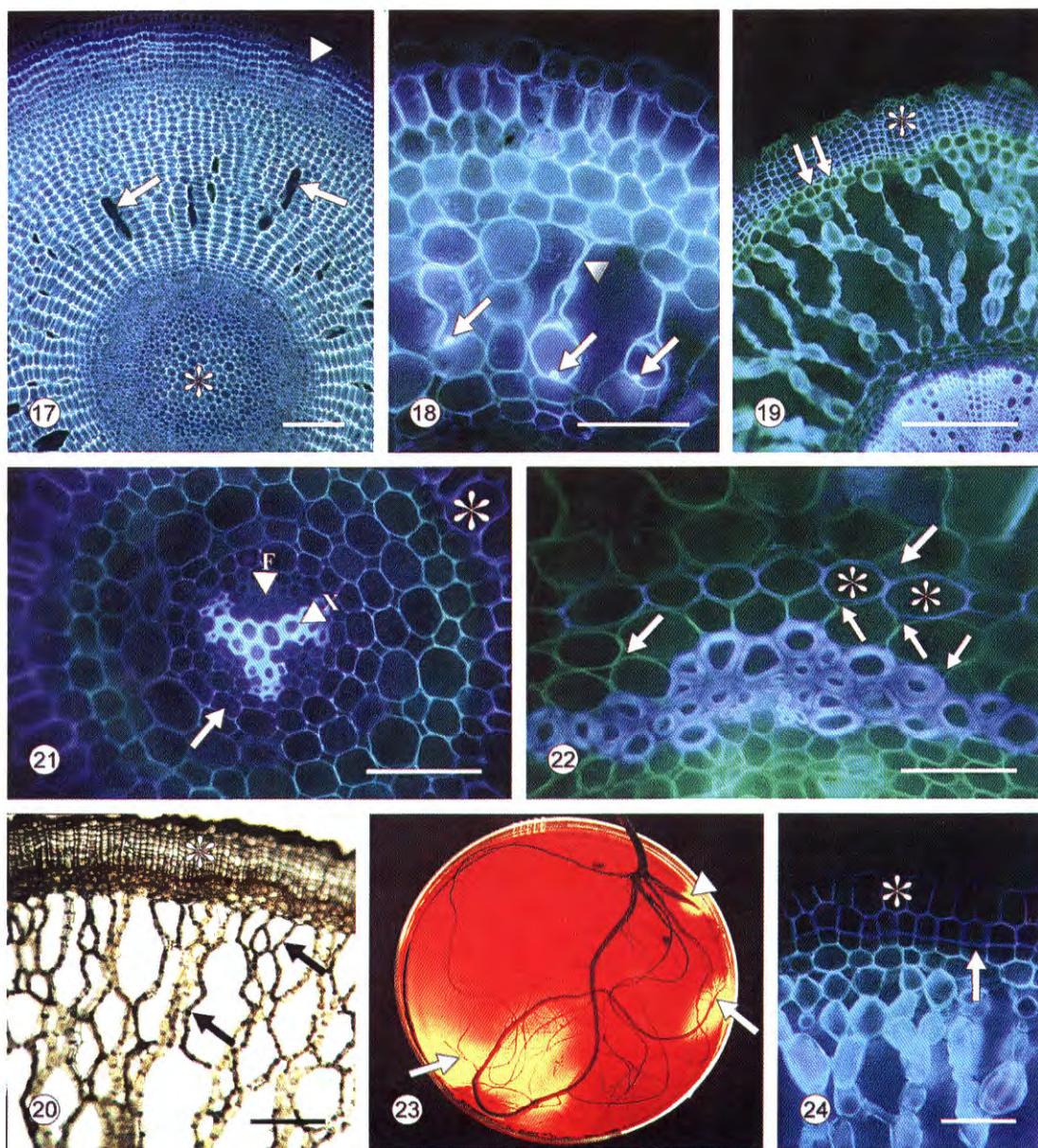


Figura 17. Sección transversal de la punta de una raíz cable, recubierta por la caliptra (↓), con el cilindro central casi sin diferenciación visible (•) y las células ordenadas en fila con espacios intercelulares entre ellas (↓). Escala: 100 μm. - **Figura 18.** Sección transversal de la corteza de una raíz absorbente de segundo orden, con rizodermis, corteza externa y corteza interna. En la corteza interna se observa en algunas células el engrosamiento de la pared debido a la formación de listones (↓) y células muertas encogidas (▼). Escala: 50 μm. - **Figura 19.** Sección transversal de una raíz absorbente de primer orden, recubierta por la peridermis, con engrosamiento secundario en el cilindro central, la corteza interna transformada en aerénquima y divisiones celulares en la corteza externa (↓). Escala: 250 μm. - **Figura 20.** Sección transversal de la corteza de una raíz cable recubierta por la peridermis, con la corteza externa y la corteza interna transformadas en aerénquima. En las células ordenadas en fila indicadas por las flechas se formaron listones lignificados. El color oscuro se debe a la coloración con floroglucina/HCl. Escala: 200 μm. - **Figura 21.** Sección transversal de una raíz absorbente de tercer orden, con tres cordones leñosos (◀X) y liberianos (◀F) en el cilindro central, la endodermis (↓), la corteza interna con espacios intercelulares y la corteza externa con la hipodermis (*). Escala: 50 μm. - **Figura 22.** Sección transversal parcial del cilindro central de una raíz cable, con la endodermis (*), fibras de esclerenquima, parte de los vasos cribosos y numerosos espacios intercelulares pequeños (↓). Escala: 50 μm. - **Figura 23.** El sistema radical de una plántula, enterrada en agar-agar al que se le añadió un indicador del valor pH. Por intercambio de iones cambia el pH a lo largo de las raíces más finas (↓). En la única raíz cable muy joven, el intercambio de iones se limita a una zona corta en la punta (▼). - **Figura 24.** Sección transversal parcial de la corteza de una raíz absorbente de primer orden, con la hipodermis (*) y el comienzo de la diferenciación de la peridermis (↓). Escala: 50 μm. - Coloración de las figuras 17 - 19, 21 y 24: primulina.

descrito detalladamente por Chapman (1944, 1976). Primero se observan engrosamientos en forma de listones en una parte de las células corticales. Estos se lignifican poco a poco. Más tarde estas células mueren y solamente quedan los listones lignificados y restos de las paredes celulares (Fig. 18). En los neumatóforos, la formación de los listones y su lignificación comienzan en la parte externa de la corteza interna. El número de células muertas puede ser especialmente alto en las raíces absorbentes de primer y segundo orden (Fig. 18 y 19). Durante el crecimiento en grosor, los espacios intercelulares aumentan adicionalmente en tamaño. Mientras las células de la endodermis y de la corteza externa siguen al crecimiento con divisiones celulares, las filas de células muertas deben separarse (Fig. 19). En las raíces que crecen rápidamente los espacios intercelulares muy grandes se encuentran un poco distantes de la punta de la raíz. Al contrario, en las raíces sin crecimiento actual se observan células muertas en la corteza radical también en las partes más jóvenes.

Los espacios intercelulares muy grandes se limitan a la corteza interna; espacios intercelulares pequeños están presentes también en otros tejidos. Entre ellos se encuentran la corteza externa, la médula y los estratos externos del cilindro central, donde los espacios intercelulares se observan con frecuencia cerca de las áreas de los vasos cribosos (Fig. 22).

Los estratos celulares con paredes suberificadas en las raíces

Al igual que los demás espermatófitos, las raíces de *A. germinans* poseen estratos celulares con paredes suberificadas. En esta especie es posible ver células con paredes suberificadas inclusive en la punta de la raíz. En la zona del meristema se observa una fluorescencia en una parte de las paredes de la caliptra después de una coloración con primulina o extracto de *C. majus*. Esta fluorescencia corresponde a la de lignina y/o suberina. En la parte coloreada la fluorescencia es uniforme en todas las paredes (Fig. 25). En la zona de la diferenciación, todavía recubierta por la caliptra, la fluorescencia aparece en estratos celulares que se transforman en rizodermis e hipodermis (Fig. 26). La fluorescencia de la rizodermis desaparece generalmente en sectores más viejos de la raíz. Una coloración intensa después de la aplicación de rojo de rutenio indica que en estos sectores las paredes de la rizodermis contienen un alto porcentaje de protopectina. Al colorear la hipodermis con los fluorocromos arriba mencionados, se observa como antes la misma fluorescencia en todas sus paredes, también a mayor distancia de la punta de la raíz. Además es posible teñirla con sudán III

y floroglucina/HCl. Una coloración con extracto de *X. parietina* comprueba que hay un revestimiento adicional de suberina en las paredes de la hipodermis en la zona donde termina la caliptra (Fig. 27). El número de células de paso que carecen del revestimiento adicional de suberina es alto al principio y disminuye rápidamente a medida que aumenta la distancia en relación a la punta de la raíz (Fig. 28 – 30). Las células de paso no son visibles después de una coloración con primulina, extracto de *C. majus* o sudán III. La forma de diferenciación de la hipodermis coincide en todos los tipos de raíz. Únicamente en algunos neumatóforos se observan excepciones del esquema descrito.

Con excepción de las raíces absorbentes de tercer orden, la rizodermis e hipodermis son reemplazadas por la peridermis durante el crecimiento posterior de las raíces. El felógeno nace hacia adentro, en el estrato celular adyacente a la hipodermis. En los neumatóforos, el felógeno entra en función en la punta de la raíz y en las raíces cables a poca distancia de la punta. En las raíces absorbentes de primer y segundo orden se observa con frecuencia un estado de transición antes de la formación definitiva de la peridermis. En el estrato celular en que nace normalmente el felógeno, cada célula se divide y se originan dos células. Las paredes de las células externas se suberifican (Fig. 24). Con frecuencia este estado se mantiene durante mucho tiempo hasta el nacimiento definitivo de la peridermis en el mismo sitio (Fig. 19).

Otro estrato celular con paredes suberificadas es la endodermis. En raíces jóvenes, la banda de Caspary se observa claramente en la zona donde termina la caliptra, después de una coloración con primulina, extracto de *C. majus* o sulfato de berberina (Fig. 26). La banda de Caspary no se tiñe con extracto de *X. parietina* (28 y 29). Con el comienzo del engrosamiento secundario de la raíz o el incremento del xilema, la endodermis entra al estado secundario. La lámina de suberina depositada en este proceso sobre las paredes de la endodermis sí se puede hacer visible con extracto de *X. parietina* (Fig. 29 y 30). Células de paso frente a los cordones leñosos se observan sobre todo en las raíces absorbentes de segundo y tercer orden (Fig. 29 y 30), mientras que en las raíces cables y las raíces absorbentes de primer orden, la lámina suberínica es depositada rápidamente en todas las células.

El inicio de la diferenciación de la peridermis y del estado secundario de la endodermis difiere no sólo entre los diferentes tipos de raíz sino que depende también de la velocidad del crecimiento de la raíz respectiva. En raíces sin crecimiento actual, todos los estados de la diferenciación siguen rápidamente el uno al otro debido a la

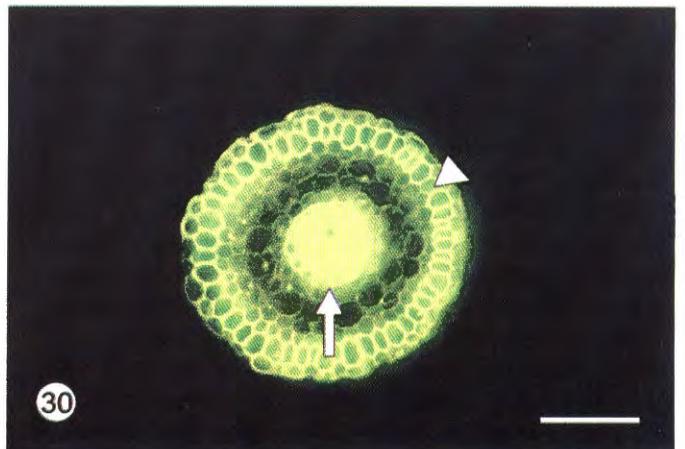
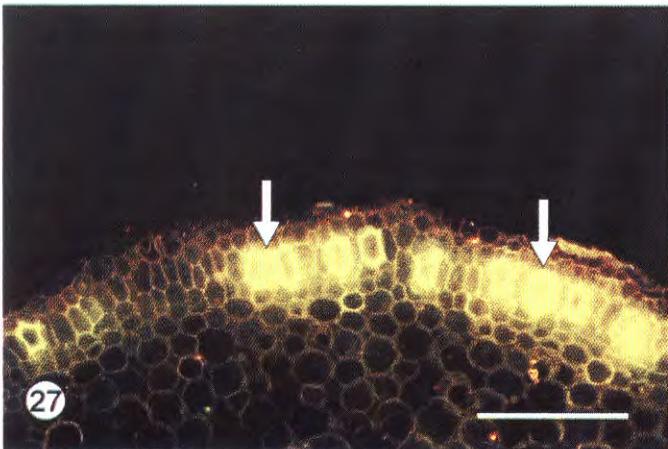
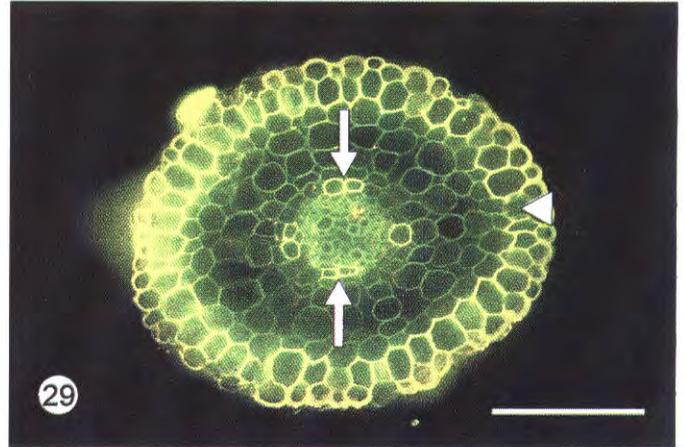
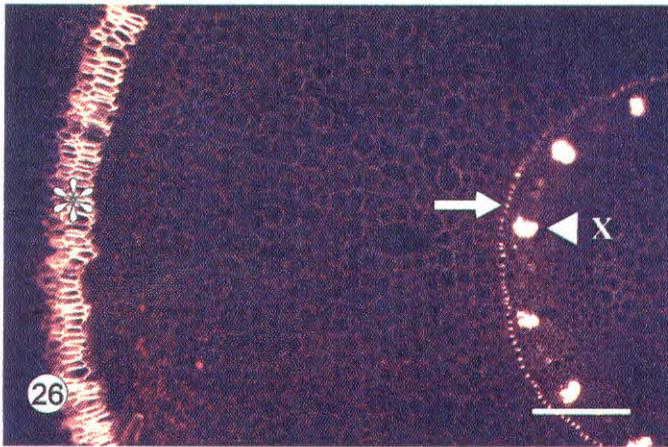
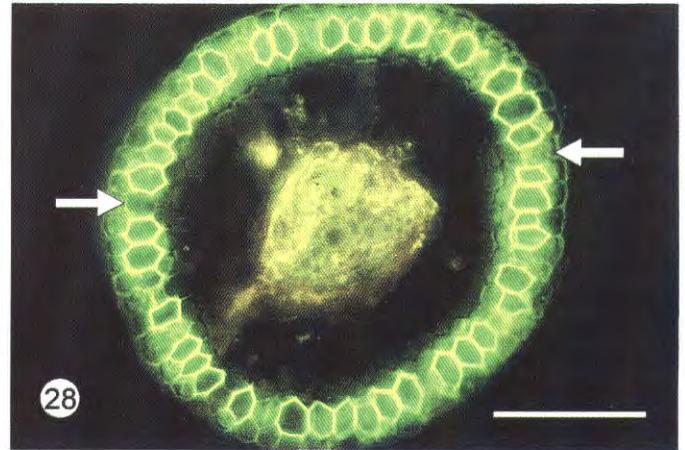
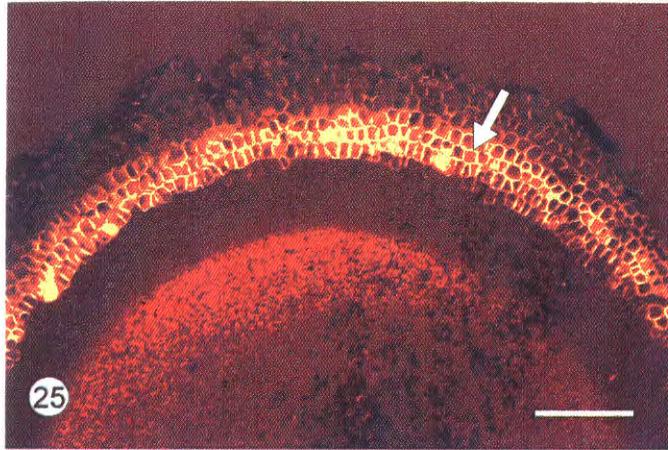


Figura 25. Sección transversal de la punta de una raíz cable en la zona del meristema, con la caliptra en parte suberificada (↓). Escala: 100 μm. **Figura 26.** Sección transversal de la punta de la misma raíz de la Fig. 25, con la rizodermis y la hipodermis suberificadas(,) la endodermis en estado primario (↓) y los cordones leñosos muy jóvenes (◀X). Escala: 100 μm. Coloración de las figuras 25 y 26: extracto de *C. majus*. - **Figura 27.** Sección transversal parcial de la corteza de una raíz absorbente de primer orden, con algunas células de la hipodermis con suberificación adicional (↓). Escala: 100 μm. - **Figura 28.** Sección transversal de una raíz absorbente de segundo orden, con la hipodermis suberificada y algunas células de paso (↓). Escala: 100 μm. Foto: Cortesía de R. Schnetter. - **Figura 29.** Sección transversal de una raíz de segundo orden en una plántula, con la hipodermis suberificada y muy pocas células de paso (▼) y algunas células de la endodermis en estado secundario (↓). Escala: 100 μm. - **Figura 30.** Sección transversal de una raíz absorbente de segundo orden, con la hipodermis y la endodermis suberificadas con excepción de muy pocas células de paso (▼ y ↓). Escala: 100 μm. - Coloración de las figuras 27 - 30: extracto de *X. parietina*.

falta del crecimiento en longitud. Bajo estas condiciones, es posible observar la peridermis y la endodermis en estado secundario a poca distancia de la zona donde termina la caliptra.

La diferenciación de la peridermis y endodermis en neumatóforos puede diferir de lo descrito anteriormente. Las diferencias se observan en las partes de los neumatóforos que se encuentran al aire y no tienen contacto con el sustrato húmedo o el agua. Bajo estas condiciones, el tejido superficial en la punta de la raíz se compone de las células suberificadas de la caliptra. En seguida, el felógeno nace en el estrato celular que corresponde a la rizodermis en las demás raíces. Hacia adentro se divisan los tres estratos celulares de la corteza externa, pero las células que corresponden a la hipodermis no tienen la forma ni la suberificación típicas para ella. Además, la banda de Caspary falta en la endodermis y tampoco se observa su estado secundario.

Los ensayos para reconocer los sitios de la absorción de iones a base de cambios del pH indican que estos se encuentran en las partes de las raíces sin peridermis. Los cambios del pH se presentan alrededor de las raíces finas y en la región más joven de las raíces. Los ensayos muestran además que la zona de la absorción de iones en las raíces cables es muy corta (Fig. 23).

Discusión

Al estudiar los diferentes tipos de raíz de *A. germinans*, es fácil reconocer que existen estructuras variables entre las distintas raíces y a lo largo de una misma raíz. La pregunta es, cuáles de las estructuras y sus variaciones se deben a las funciones normales de una raíz y cuales son adaptaciones a la salinidad elevada y la hipoxia de los suelos donde crecen los manglares. Entre las funciones normales de un sistema radical se encuentran la absorción de agua y nutrientes, el transporte de estas sustancias hacia los órganos aéreos de la planta y el sostenimiento del vástago. En condiciones normales, la rizodermis es el estrato celular que sirve para la absorción de agua y iones del suelo. En *A. germinans*, solo la superficie de las raíces absorbentes de tercer orden está enteramente cubierta con una rizodermis. Este tipo de tejido se encuentra además en las raíces absorbentes de primer y segundo orden antes del nacimiento de la peridermis. Debido a que los neumatóforos están completamente cubiertos con una peridermis y las raíces cables casi en su totalidad, estas raíces, por su anatomía, no pueden ejercer una función en la absorción de agua y sustancias disueltas. Los cambios del pH alrededor de las raíces más finas en los ensayos

para reconocer los sitios de absorción de iones concuerdan con las observaciones anatómicas. Estudios anteriores en *A. marina* han demostrado que también en esta especie la absorción de agua y iones se limita a las regiones jóvenes de las raíces más finas (Moon et al. 1986). Una superficie grande de la rizodermis ayuda a absorber las cantidades de agua y iones necesarias para un crecimiento vigoroso de la planta. Por otro lado, una superficie radical grande, apta para procesos de absorción, facilita la entrada de NaCl a concentraciones que pueden tener efectos nocivos. En las raíces absorbentes de primer y segundo orden el tamaño de la superficie apta para la absorción cambia con la velocidad de su crecimiento en longitud. La mayor superficie de la rizodermis se obtiene con un número grande de raíces absorbentes de tercer orden. Este tipo de raíz nace y muere rápidamente. La dinámica del crecimiento de las raíces absorbentes es por eso uno de los factores que más influyen en la cantidad de sal que entra a la planta.

El agua y los nutrientes son absorbidos primero en la pared de las células de la rizodermis. Para el paso posterior hacia el cilindro central a través de la corteza, pueden moverse en el apoplasto y simplasto. Adicionalmente, el agua puede pasar de célula a célula (Drew 1987). Sin embargo, el movimiento del agua y de las sustancias disueltas en el apoplasto puede dificultarse por la presencia de estratos celulares con paredes suberificadas. La endodermis con sus estados primario, secundario y eventualmente terciario y con frecuencia la hipodermis pertenecen a estos estratos celulares (Clarkson & Robards 1975, Perumalla et al. 1990, Peterson & Perumalla 1990). Los resultados de las investigaciones relativas a los efectos de la suberificación sobre el movimiento radial del agua y de los iones en las raíces indican que la sola presencia de la banda de Caspary en la endodermis y en la hipodermis tiene menos efectos sobre el movimiento en el apoplasto que la presencia de la lámina de suberina en los mismos tejidos (Stuedle & Peterson 1998, Stuedle 2000).

En muchas plantas, la banda de Caspary de la endodermis se diferencia a algunos milímetros de distancia de la punta de la raíz. A mayor distancia de la punta, la lámina de suberina es depositada poco a poco a todas las paredes de las células de la endodermis. La suberificación de la hipodermis se observa generalmente a una distancia aún mayor de la punta de la raíz (Enstone & Peterson 1992, Schreiber et al. 1999). En plantas no adaptadas a salinidades elevadas, la exposición a la sal resulta en una diferenciación de la endodermis e hipodermis suberificada más cerca de la punta de la raíz, comparado con plantas de la misma especie que crecen en un medio sin sal (Drew

1987, **Reinhardt & Rost** 1995). En algunos halófitos, la endodermis en su estado primario y la hipodermis suberificada se observan cerca de la punta de la raíz, independientemente de la salinidad del medio (**Drew** 1987). Esto es válido también para *A. marina* (**Moon et al.** 1986) y *A. germinans*, como indican los estudios presentes. En *A. germinans*, la banda de Caspary en la endodermis está presente en la región donde termina la caliptra en todos los tipos de raíz. El paso del estado primario al estado secundario se realiza en la forma típica.

La diferenciación de la hipodermis se aleja más del esquema general descrito para este tipo de tejido. Generalmente, las modificaciones en las paredes de la hipodermis se observan a cierta distancia de la punta de la raíz. En *A. germinans*, las primeras modificaciones aparecen en la punta, en una zona todavía rodeada por la caliptra. A veces, la diferenciación de la hipodermis ocurre primero que la de la endodermis. Algunas especies vegetales poseen una banda de Caspary en la hipodermis, adicionalmente a la de la endodermis (**Peterson et al.** 1982). A base de estudios con fluorocromos, **Moon et al.** (1986) suponen la presencia de una banda de Caspary en la hipodermis de las raíces de *A. marina*. En *A. germinans*, no es posible observar una estructura semejante a una banda de Caspary; en las partes más jóvenes de las raíces todas las paredes se tiñen uniformemente. Al igual que en la endodermis, una lámina de suberina se deposita después en todas las paredes de la hipodermis, en las especies vegetales que tienen una banda de Caspary en este estrato celular (**Zeier et al.** 1999 b). Al principio, algunas células quedan libres de la lámina de suberina. Ellas funcionan como células de paso (**Peterson & Enstone** 1996). En *A. germinans*, la posibilidad de colorear las paredes de la hipodermis con extracto de *X. parietina* cambia. Esto indica modificaciones adicionales en las paredes también en esta especie. Como en las demás plantas, se observan células de paso. Análisis químicos de las paredes de la endodermis e hipodermis de distintas especies vegetales muestran que existen diferencias en su composición química. Las diferencias se presentan entre la endodermis y hipodermis, distintas especies vegetales y en el trascurso del desarrollo de una raíz. Una característica en común es el aumento en la concentración de componentes de la suberina con cadenas más largas, en los estados secundarios (**Schreiber et al.** 1999, **Zeier et al.** 1999 a, **Zeier et al.** 1999 b). Hay que suponer que debido a las modificaciones químicas en las paredes de la hipodermis, las características del apoplasto cambian, resultando una permeabilidad menor. En *A. marina* y *A. germinans*, el agua del xilema del tallo contiene menos NaCl que el agua del suelo respectivo (**Scholander** 1968, **Moon et al.**

1986, **Sobrado** 2001). Para explicar este fenómeno, **Moon et al.** (1986) suponen que la hipodermis, con sus paredes suberificadas ya cerca de la punta de la raíz, impide la entrada de agua y sustancias disueltas al apoplasto, quedando como única vía el simplasto. Esto permitiría algún control sobre las sustancias que entran a la raíz. Debido a las células de paso que se encuentran presentes, la vía en el apoplasto no está cerrada por completo (**Peterson & Enstone** 1996).

Probablemente, el estado de transición que puede presentarse en el tejido superficial antes del nacimiento definitivo de la peridermis, impide el movimiento en el apoplasto más que en la hipodermis suberificada, ya que en él dos estratos celulares suberificados están dispuestos uno detrás del otro. Observaciones en las plantas cultivadas indican que raíces con este tipo de tejido superficial no son completamente impermeables para el agua. En las raíces absorbentes de primer y segundo orden, el estado de transición en el tejido superficial se presenta bajo distintas condiciones. Hasta el momento, no es posible asignarle una función especial.

Después del traspaso de la corteza, el agua y los iones llegan al cilindro central, en donde entran a los vasos conductores para subir a las partes aéreas de la planta. En *A. germinans*, se observan diferencias marcadas del crecimiento en grosor entre los diferentes tipos de raíz. Con base en estas diferencias se origina un sistema de tubos para la conducción de agua (los vasos conductores del xilema). Estos aumentan su capacidad a medida que llegan más afluentes. En este sistema las raíces absorbentes de tercer orden necesitan de menor capacidad para la conducción del agua en sus tráqueas y traqueidas. Las raíces cables necesitan de la mayor capacidad. La falta de engrosamiento en las raíces absorbentes de tercer orden y el intenso crecimiento en grosor de las raíces cables son una respuesta a la necesidad de transporte de agua de la planta. El llamativo engrosamiento secundario anómalo de las raíces cables no ha sido descrito antes para *A. germinans*, pero era conocido de *A. marina* (**Baylis** 1950). La forma del crecimiento secundario en grosor de las raíces cables de *A. germinans* corresponde al que se observa en el tronco de la misma especie (**Zamski** 1979).

Las raíces necesitan constantemente de la energía suministrada por la respiración para su mantenimiento, el crecimiento y la absorción de iones. El abundante suministro de oxígeno es un factor de gran importancia para todas las plantas que crecen en suelos regularmente inundados. El desarrollo de un aerénquima es por eso una propiedad anatómica de todas las plantas que crecen en suelos

caracterizados por hipoxia (**Jackson & Armstrong** 1999). Muchas de estas plantas son hierbas. En ellas, el oxígeno entra por los estomas de las hojas y el tallo, y se difunde a través del aerénquima hacia las raíces. Un sistema parecido es responsable del suministro de oxígeno a las raíces de las plántulas de los manglares (**Ashford & Allaway** 1995). Sin embargo este sistema no asegura una concentración adecuada de oxígeno en todas las situaciones (**McKee** 1996). No es suficiente para abastecer el sistema radical mucho más grande de los árboles adultos. Los neumatóforos característicos del género *Avicennia* constituyen un sistema que permite la entrada de oxígeno en muchos puntos a lo largo de las raíces cables (**Ish-Shalom-Gordon & Dubinsky** 1992). Ha sido posible demostrar en varios ensayos con *A. germinans* y *A. marina* que las lenticelas de los neumatóforos son los sitios de mayor importancia para la entrada del oxígeno. A través de ellas entra suficiente aire para mantener una respiración aerobia (**Scholander et al.** 1955, **Allaway et al.** 2001). De las lenticelas, el oxígeno pasa directamente al aerénquima de los neumatóforos y puede difundirse desde allí hacia otros puntos del sistema radical. La diferenciación del aerénquima es distinta en *A. germinans* y *A. marina*. En *A. marina*, la formación de los espacios intercelulares es esquizógena y su orientación no es de forma radial, con excepción de las raíces más finas en donde se observan también espacios intercelulares lisígenos (**Baylis** 1950, **Allaway et al.** 2001). Según las observaciones de **Chapman** (1944, 1976) y confirmado por los estudios presentes, en *A. germinans* todos los espacios intercelulares son orientados radialmente y su formación es lisígena, con excepción de las raíces absorbentes de tercer orden. La sobrevivencia de células en la corteza de este tipo de raíz es necesaria para el paso de los iones dentro del simplasto. Debido a la muerte de células durante la formación lisígena de los espacios intercelulares, en los otros tipos de raíz se reduce el número de células que consumen oxígeno.

No existen muchos datos de como llega el oxígeno al tejido conductor en las raíces de árboles grandes (**Armstrong et al.** 1994). Normalmente, las raíces pierden la corteza radical con los espacios intercelulares cuando comienza el engrosamiento secundario. En *A. germinans*, la corteza se conserva siempre. Además, parece posible que el crecimiento en grosor anomal tenga efectos positivos para la aireación del tejido conductor de las raíces cables. El cámbium y el floema son los tejidos con metabolismo más activo. Debido al repetido nacimiento de un cámbium nuevo, el cámbium más joven y el floema activo se encuentran separados del aerénquima por pocos estratos celulares. Las células muertas del liber inactivo no

se interponen entre el periciclo y los tejidos activos, como ocurre normalmente durante el engrosamiento secundario.

Investigaciones indican que la falta de oxígeno en el sustrato acelera la diferenciación de estratos celulares con paredes suberificadas (**Armstrong et al.** 1994). Esta observación es interpretada como una adaptación para disminuir la pérdida de oxígeno del interior de la raíz al medio externo (**Drew** 1987). Por otra parte, una difusión del oxígeno al sustrato puede iniciar la oxidación de iones tóxicos (p.e. Mn^{++} , Fe^{++} , H_2S) que abundan en suelos carentes de oxígeno (**Armstrong et al.** 1994). Estudios con *A. marina* indican que la pérdida de oxígeno de las raíces cables a través de la peridermis es mínima (**Andersen & Kristensen** 1988). En manglares de América Central se encontró un potencial redox mayor alrededor de raíces de *A. germinans* comparado con el del suelo sin raíces lo que indica una difusión de oxígeno del interior de la raíz, hacia el sustrato (**Thibodeau & Nickerson** 1986). Este trabajo no permite conclusiones sobre las partes de las raíces que liberaron el oxígeno. Un aumento leve de la oxigenación alrededor de las zonas absorbentes de las raíces evitaría el ingreso de iones tóxicos al interior de ellas. Las zonas absorbentes de las raíces son al mismo tiempo las menos suberificadas.

Además de adaptaciones a nivel anatómico relativo a la falta de oxígeno, existen también adaptaciones a nivel morfológico en el sistema radical. La presencia de numerosas raíces adventicias que se observa en *A. germinans* es una propiedad de todos los espermatófitos de habitats húmedos (**Armstrong et al.** 1994). Esta característica permite el rápido reemplazo de una raíz muerta. En sus estudios con *Sonneratia*, **Troll & Dragendorff** (1931) notaron que las raíces absorbentes de esta especie toman posiciones variables a lo largo de los neumatóforos correspondientes al nivel del agua. Ellos resaltan la importancia de este comportamiento para el suministro de oxígeno a las raíces finas. El fenómeno de la posición variable de las raíces absorbentes se observa también en *A. germinans*. Los dos géneros coinciden en la forma de los neumatóforos. En los manglares de las lagunas costeras de la costa Caribe colombiana, los efectos positivos del nacimiento de raíces absorbentes en las partes inundadas de los neumatóforos durante la época húmeda no se limitan a un mejor abastecimiento con oxígeno. En esta región tropical, el agua de las lagunas y caños es siempre menos salina que el sustrato (**Perdomo et al.** 1998). Debido a la posición variable de las raíces absorbentes, mejora no sólo el abastecimiento con oxígeno sino que se reduce también el peligro de absorber mucha sal. También las raíces cables tienen atributos que faci-

litan a *A. germinans* sobrevivir bajo condiciones adversas. Por su longitud, estas raíces atraviesan áreas con una variedad de condiciones relativa al tipo de suelo o nivel del agua. Esto permite aumentar el número de raíces absorbentes en áreas favorables y desistir de la formación de estos tipos de raíz en áreas desfavorables. La tendencia marcada de las raíces cables de crecer hacia los cuerpos de agua, tiene los mismos efectos positivos descritos para la posición variable de las raíces absorbentes. Durante los tiempos de mayor deterioro del sistema lagunar de la Ciénaga Grande de Santa Marta, los pocos árboles sobrevivientes en las áreas más afectadas eran individuos de *A. germinans* (Serrano Diaz et al. 1995, Ensminger 1997). Todos ellos crecieron en los bordes de caños. En el Caño Clarín, sus raíces formaron densos tapices flotantes en el agua del canal. La salinidad del sustrato en los sitios donde se encontraron los troncos de los árboles superó valores tolerables para cualquier espermatófito, mientras la salinidad del agua del caño no superó la salinidad del agua marina (Giraldo et al. 1995, Ensminger 1997). O'Leary (1996) señala con énfasis la importancia de conocimientos sobre la posición del sistema radical en el sustrato, cuando se estudia en el campo la resistencia de plantas a la sal.

Con respecto a la estructura anatómica, las raíces de *A. germinans* poseen todas los atributos típicos para raíces bien adaptadas a suelos salinos y pobres en oxígeno. Además, el conjunto de extensas raíces perennes que colonizan áreas con distintas características ambientales, y de raíces finas que nacen rápidamente en los sitios con las respectivas condiciones óptimas, permite a *A. germinans* perfeccionar la absorción de agua y de iones. A estas propiedades se suma la aptitud de excretar sal por glándulas en las hojas.

Agradecimientos

Agradezco al equipo del invernadero experimental del Instituto de Botánica I (Giessen, Alemania) por el apoyo en el cultivo de las plantas y al Sr. J. Döring (Giessen, Alemania) por la ayuda prestada en la elaboración de las planchas. Expreso mis agradecimientos al INVEMAR (Santa Marta, Colombia) por todas las atenciones recibidas durante mis estadías en Colombia. Doy las gracias a la bióloga S. Zamora (actualmente en Giessen, Alemania) por la revisión del texto en español y al Dr. D. Carden (actualmente en Giessen, Alemania) por la corrección del resumen en inglés. Algunas de las fotos me fueron prestadas por el Prof. Dr. R. Schnetter (Giessen, Alemania) a quien estoy muy agradecida.

Bibliografía

- Allaway, W.G., M. Curran, L.M. Hollington, M.C. Ricketts & N.J. Skelton. 2001. Gas space and oxygen exchange in roots of *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. var. *australica* (Walp.) Moldenke ex N.C.Duke, the Grey Mangrove. Wetl. Ecol. Manag. **9**, 211-218.
- Andersen, F.O. & E. Kristensen. 1988. Oxygen microgradients in the rhizosphere of the mangrove *Avicennia marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. **44**, 201-204.
- Armstrong, W., R. Brändle & M.B. Jackson. 1994. Mechanisms of flood tolerance in plants. Acta Bot. Neerl. **43**, 307-358.
- Ashford, A.E. & W.G. Allaway. 1995. There is a continuum of gas space in young plants of *Avicennia marina*. Hydrobiologia **295**, 5-11.
- Baylis, G.T.S. 1950. Root systems of the New Zealand mangrove. Trans. R. Soc. N.Z. **78**, 509-514.
- Becker, E. 1983. Fluoreszenzmikroskopie. 71 pp. Leitz, Wetzlar.
- Bundrett, M.C., D.E. Enstone & C.A. Peterson. 1988. A berberine-aniline blue fluorescent staining procedure for suberin, lignin, and callose in plant tissue. Protoplasma **146**, 133-142.
- Chapman, V.J. 1944. 1939 Cambridge University Expedition to Jamaica. III. The morphology of *Avicennia nitida* Jacq. and the function of its pneumatophores. J. Lin. Soc. Bot. (London) **52**, 487-533.
- Chapman, V.J. 1976. Mangrove vegetation. 447 pp. J. Cramer, Vaduz.
- Clarkson, D.T. & A.W. Robards. 1975. The endodermis, its structural development and physiological role. En: Torrey, J. & D.T. Clarkson (eds.). The development and function of roots. pp. 415-436. Academic Press, London.
- Drew, M.C. 1987. Function of root tissues in nutrient and water transport. En: Gregory, P.J., J.V. Lake & D.A. Rose (eds.). Root development and function. pp. 71-101. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- Drew, M.C. & L.H. Stolzey. 1996. Growth under oxygen stress. En: Waisel, Y., A. Eshel & U. Kafkafi (eds.). Plant roots. The hidden half (2a. edición) pp. 397-414. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, Hong Kong.
- Ensminger, I. 1997. Apoyo de la regeneración natural de una vegetación de manglares degradada. Repercusiones de obras hidráulicas en el Canal Clarín, Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. 47 pp. TÖB F-II/4S. GTZ, Eschborn.
- Enstone, D.E. & C.A. Peterson. 1992. The apoplastic permeability of root apices. Can. J. Bot. **70**, 1502-1512.
- Eshel, A. & Y. Waisel. 1996. Multifunction and multifunction of various constituents of one root system. En: Waisel, Y., A. Eshel & U. Kafkafi (eds.). Plant roots. The hidden half (2a. edición) pp. 175-192. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, Hong Kong.
- Gerlach, D. 1977. Botanische Mikrotechnik. Eine Einführung. 311 pp. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Geissler, N., R. Schnetter & M.L. Schnetter. The pneumathodes of *Laguncularia racemosa*: Little known rootlets with a surprising structure, and notes on a new fluorescent dye for lipophilic substances. En preparación.

- Giraldo H., R., J. Martínez C., L.H. Hurtado T., S. Zea & E.R. Madera R. 1995. Análisis de clasificación de series temporales: el caso de la salinidad en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín* **24**, 123-134.
- Ish-Shalom-Gordon, N. & Z. Dubinsky. 1992. Ultrastructure of the pneumatophores of the mangrove *Avicennia marina*. *S. Afr. J. Bot.* **58**, 358-362.
- Jackson, M.B. & W. Armstrong. 1999. Formation of aerenchyma and the processes of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. *Plant Biol.* **1**, 274-287.
- Lawton, J.R., A. Todd & D.K. Naidoo. 1981. Preliminary investigations into the structure of the roots of the mangroves, *Avicennia marina* and *Bruguiera gymnorrhiza*, in relation to ion uptake. *New Phytol* **88**, 713-722.
- Lugo, A.E. & S.C. Snedaker. 1974. The ecology of mangroves. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **5**, 39-64.
- Marschner, H., V. Römhild & H. Ossenberg-Neuhaus. 1982. Rapid method for measuring changes in pH and reducing processes along roots of intact plants. *Z. Pflanzenphysiol.* **105**, 407-416.
- McKee, K. 1996. Growth and physiological responses of neotropical mangrove seedlings to root zone hypoxia. *Tree Physiology* **16**, 883-889.
- McKee, W., JR. & M.R. McKevelin. 1993. Geochemical processes and nutrient uptake by plants in hydric soils. *Environ. Toxicol. Chem.* **12**, 2197-2207.
- Moon, G.J., B.F. Clough, C.A. Peterson & W.G. Allaway. 1986. Apoplastic and symplastic pathways in *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. roots revealed by fluorescent tracer dyes. *Aust. J. Plant Physiol.* **13**, 637-648.
- Munns, R. & A. Termaat. 1986. Whole-plant responses to salinity. *Aust. J. Plant Physiol.* **13**, 143-160.
- O'Leary, J. 1996. Ecophysiology of roots of halophytes. En: Waisel, Y., A. Eshel & U. Kafkafi (eds.). *Plant roots. The hidden half* (2a. edición) pp.845-858. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, Hong Kong.
- Peirson, D.R. & Dumbroff, E.B. 1969. Demonstration of a complete Casparian strip in *Avena* and *Ipomoea* by a fluorescent staining technique. *Can. J. Bot.* **47**, 1869-1871.
- Perdomo, L., I. Ensminger, L.F. Espinosa, C. Elster, M. Wallner-Kersanach & M.L. Schnetter. 1998. The mangrove ecosystem of the Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia): Observations on regeneration and trace metals in sediment. *Mar. Poll. Bull.* **37**, 393-403.
- Perumalla, C.J., C.A. Peterson & D.E. Enstone. 1990. A survey of angiosperm species to detect hypodermal Casparian bands. I. Roots with a uniseriate hypodermis and epidermis. *Bot. J. Lin. Soc.* **103**, 93-112.
- Peterson, C.A., M.E. Emanuel & C. Wilson. 1982. Identification of a Casparian band in the hypodermis of onion and corn roots. *Can. J. Bot.* **60**, 1529-1535.
- Peterson, C.A. & D.E. Enstone. 1996. Functions of passage cells in the endodermis and exodermis of roots. *Physiol. Plantarum* **97**, 592-598.
- Peterson, C.A. & C.J. Perumalla. 1990. A survey of angiosperm species to detect hypodermal Casparian bands. II. Roots with a multiseriate hypodermis or epidermis. *Bot. J. Lin. Soc.* **103**, 113-125.
- Reinhardt, D.H. & T.L. Rost. 1995. Salinity accelerates endodermal development and induces an exodermis in cotton seedling roots. *Eviron. Exp. Bot.* **35**, 563-574.
- Scholander, P.F. 1968. How mangroves desalinate seawater. *Physiol. Plantarum* **21**, 251-261.
- Scholander, P.F., L. van Dam & S.J. Scholander. 1955. Gas exchange in the roots of mangroves. *Am. J. Bot.* **42**, 92-98.
- Schreiber, L., K. Hartmann, M. Skrabs & J. Zeier. 1999. Apoplastic barriers in roots: chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls. *J. Exp. Bot.* **50**, 1267-1280.
- Serrano Díaz, L.A., L. Botero, P. Cardona & J.E. Mancera-Pineda. 1995. Estructura del manglar en el delta exterior del Río Magdalena-Ciénaga Grande de Santa Marta, una zona tensionada por alteraciones del equilibrio hídrico. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín* **24**, 135-164.
- Sobrado, M.A. 2001. Effect of high external NaCl concentration on the osmolality of xylem sap, leaf tissue and leaf glands secretion of the mangrove *Avicennia germinans* (L.) L. *Flora* **196**, 63-70.
- Stedle, E. 2000. Water uptake by plant roots: an integration of views. *Plant Soil* **226**, 45-56.
- Stedle, E. & C.A. Peterson. 1998. How does water get through roots? *J. Exp. Bot.* **49**, 775-788.
- Thibodeau, F.R. & Nickerson N.H. 1986. Differential oxidation of mangrove substrate by *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle*. *Am. J. Bot.* **73**, 512-516.
- Tomlinson, P.B. 1986. *The botany of mangroves*. 413 pp. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- Troll, W. 1967. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Band. 3. Teil: Wurzel und Wurzelsysteme. pp. 2007-2736. Koenigstein.
- Troll, W. & O. Dragendorff. 1931. Über die Luftwurzeln von *Sonneratia* Linn. f. und ihre biologische Bedeutung. Mit einem rechnerischen Anhang von Hans Fromherz. *Planta* **13**, 311-473.
- Volkmar, K.M., Y. Hu & H. Steppuhn. 1998. Physiological responses of plants to salinity: A review. *Can. J. Plant Sci.* **78**, 19-27.
- Zamski, E. 1979. The mode of secondary growth and the three-dimensional structure of the phloem in *Avicennia*. *Bot. Gaz.* **140**, 67-76.
- Zeier, J., A. Goll, M. Yokoyama, I. Karahara & L. Schreiber. 1999 a. Structure and chemical composition of endodermal and rhizodermal/hypodermal walls of several species. *Plant Cell Environ.* **22**, 271-279.
- Zeier, J., K. Ruel, U. Ryser & L. Schreiber. 1999 b. Chemical analysis and immunolocalisation of lignin and suberin in endodermal and hypodermal/rhizodermal cell walls of developing maize (*Zea mays* L.) primary roots. *Planta* **209**, 1-12.