

5/93



UNIVERSIDAD DE GRANADA
FACULTAD DE CIENCIAS

ANADA
AS
990...

DON JUAN DE DIOS PEREZ JIMENEZ; PROFESOR Y SECRETARIO DE LA FACULTAD DE CIENCIAS DE LA UNIVERSIDAD DE GRANADA.-

Núm. 58

C E R T I F I C O: Que la presente Tesis Doctoral corresponde a la presentada en ésta Facultad por D^a Esperanza Lopez Garrido y que fue calificada con Apto "Cum Laude" el día 28 de Junio de 1.989 por el Tribunal correspondiente, y que fue aprobado en Comisión de Doctorado celebrada el día 21 de Junio de 1.989, siendo el Título de la Tesis: "El modelo celular-morfológico formador de primordios laterales en raíces adventicias de Allium cepa L.".

CIENCIAS

Y para que conste expido la presente certificación con el V^o.B^o. del Il^{mo}. Sr. Decano en Granada a diez y nueve de Enero de mil novecientos noventa.

V^o.B^o.
EL DECANO,

J. O. Pérez

DIOS

[Handwritten signature]



ESPERANZA LOPEZ GARRIDO

TESIS DOCTORAL

1989

S/93

UNIVERSIDAD DE GRANADA
Facultad de Ciencias
Fecha 25 ENE 1990
SALIDA NUM. 88

UNIVERSIDAD DE GRANADA

FACULTAD DE CIENCIAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA CELULAR

BIBLIOTECA UNIVERSITARIA	
GRANADA	
Nº Documento	<u>613562447</u>
Nº Copia	<u>15561999</u>

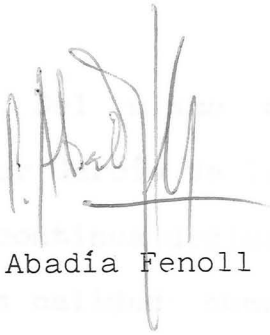
EL MODELO CELULAR - MORFOLOGICO FORMADOR DE PRIMORDIOS
LATERALES EN RAICES ADVENTICIAS DE
Allium cepa L.

ESPERANZA LOPEZ GARRIDO

TESIS DOCTORAL

1989

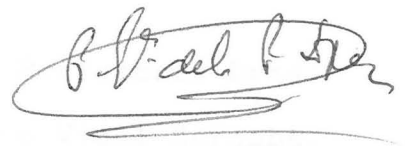
Memoria presentada para aspirar al Grado de Doctor en Ciencias por la Licenciada Dña. Esperanza López Garrido, dirigida por los Dres. D. Francisco Abadía Fenoll, Dña. María del Remedio Vidal Bernabé y Dña. María del Pilar García de la Puerta López.



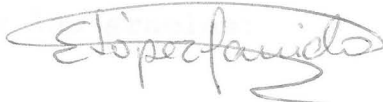
Fdo.: F. Abadía Fenoll



Fdo.: M.ª R. Vidal Bernabé



Fdo: M.ª P. G.ª de la Puerta López



Fdo.: Esperanza López Garrido

Licenciada Dña. Esperanza López Garrido, aspirante al Grado de Doctor en Ciencias.

Es difícil plasmar en unas pocas líneas la expresión de profundo agradecimiento y la no menos intensa admiración que el Profesor Dr. D. Francisco Abadía Fenoll ha despertado en mi, porque su estímulo, consejo y dirección han constituido una auténtica lección magistral de lo que es ser un maestro.

Del mismo modo deseo agradecer a las Profesoras Dras. Pilar García de la Puerta y María del Remedio Vidal Bernabé, su continua dedicación y ayuda. Quisiera además resaltar la gran calidad humana de estas dos personas que se han convertido en dos entrañables amigas por las que siento el más profundo respeto y cariño.

No puedo olvidar a otras personas que me han ayudado y a las que quiero dar las gracias:

A la Profesora Dra. Ruth Calvente Iglesias por sus consejos y colaboración que nunca faltaron.

A mis compañeros del antiguo Departamento de Biología General por tener siempre unas palabras animosas y su incondicional apoyo.

A tantos otros compañeros y amigos que me han alentado en todo momento.

Por último no puedo dejar de mencionar en este apartado a mi familia:

A mis padres y hermanas sin cuya ayuda moral y, con demasiada frecuencia, física no hubiera tenido el tiempo necesario para la realización de este trabajo.

A mi marido y mis hijas por su enorme comprensión y paciencia y, sobre todo, porque su cariño ha supuesto para mi un constante estímulo.

Quiero hacer una mención muy especial a mi cuñado, Dr. Manuel López Moratalla, porque con su continua colaboración y entusiasmo me ha ayudado a superar las crisis de desánimo y, gracias a sus conocimientos en el campo de la informática, ha hecho posible el superar los numerosos escollos de esta ciencia, nueva para mi, que se me hacían insalvables.

- A mis hijos

RELACION DE ABREVIATURAS UTILIZADAS EN ESTE TRABAJO.

=====

Al	=	Altura	
Ar	=	Area	
VI	=	Volúmenes	
h	=	Horas	
Mit	=	Mitosis	
R.P.	=	Raíz principal	
R.L.	=	Raíz lateral	
PRL	=	Primordios de raíz lateral	
R.A.	=	Raíz adventicia	
N° PR	=	Número de primor	- A mis padres
Exp	=	Experiencias	- A Gabriel
			- A mis hijas

I N D I C E

INTRODUCCION RELACION DE ABREVIATURAS UTILIZADAS EN ESTE TRABAJO. 1
=====

SITUACION BIBLIOGRAFICA 6

MATERIAL Y METODO 55

Al = Altura

Ar = Area

Vl = Volumen

OBSERVACIONES Y RESULTADOS 86

h = Horas

Mit = Mitosis

1. Descripción de los 10 tipos de primordios catalogados. 91

R.P. = Raíz principal

2. Morfometría de las alturas, áreas y volúmenes de desarrollo en cada tipo de primordio. 157

R.L. = Raíz lateral

PRL = Primordios de raíz lateral

2.a Morfometría de las alturas 158

R.A. = Raíz adventicia

2.b Morfometría del área del corte central del primordio 200

N° PR = Número de primordios

Exp = Experiencias

2.c Morfometría de los volúmenes 234

3. Catalogación de las características evolutivas en relación con los datos morfométricos. 286

4. Frecuencia de primordios emergidos según el tipo de experiencia. 306

5. Citometría y proliferación celular 324

6. Cuadros de test de comparación de los valores más significativos sobre los que versa el presente estudio. 343

I N D I C E

=====

COMENTARIO		355
INTRODUCCION descripción morfológica		35 1
2. Estudio sobre las alturas, áreas y volúmenes de		
SITUACION BIBLIOGRAFICA primordios		36 6
3. Consideraciones sobre la catalogación de estos		
MATERIAL Y METODO recidivantes		37 55
4. Sobre la frecuencia de primordios emergidos a lo		
OBSERVACIONES Y RESULTADOS		38 86
5. Valores citométricos y de proliferación celular		39 86
1. Descripción de los 10 tipos de primordios catalogados.		91
2. Morfometría de las alturas, áreas y volúmenes de		411
desarrollo en cada tipo de primordio.		157
2.a Morfometría de las alturas		158
2.b Morfometría del área del corte central del		
primordio		200
2.c Morfometría de los volúmenes		234
3. Catalogación de las características evolutivas en		
relación con los datos morfométricos.		266
4. Frecuencia de primordios emergidos según el		
tipo de experiencia.		306
5. Citometría y proliferación celular		324
6. Cuadros de test de comparación de los valores		
más significativos sobre los que versa el presente		
estudio.		343

COMENTARIO	355
1. Sobre la descripción morfológica	358
2. Estudio sobre las alturas, áreas y volúmenes de los diferentes primordios	369
3. Consideraciones sobre la catalogación de estos valores de crecimiento	380
4. Sobre la frecuencia de primordios emergidos a lo largo de la experiencia	386
5. Valores citométricos y de proliferación celular	398
CONCLUSIONES	411
BIBLIOGRAFIA	418

INTRODUCCION

Las raíces laterales tienen su origen en los tejidos internos de la raíz madre: desde ellos (periciclo y/o endodermis), se desarrollan a partir de un conjunto de células meristemáticas que constituyen el primordio de raíz lateral (PRL), siendo éstos, estructuras tridimensionales formadas por poblaciones celulares que van creciendo en volumen y número de células.

Según Karas y McCully (1973), los primordios de raíz lateral se inician sobre tejidos al menos parcialmente diferenciados, por lo que deben sufrir un proceso de detención o de dediferenciación para, posteriormente, dar lugar a las células meristemáticas del primordio, opinión que es compartida por la mayor parte de los investigadores. Sin embargo, Chiang (1981), observa que alguna de las plantas vasculares, inician sus raíces laterales muy cerca del meristemo apical, de ===== elementos vasculares pueden ser reconocidos ===== concretamente en A. cepe, los primordios surgen, como mínimo, a partir de células del periciclo que, enfrentadas a un polo de protoxilema, no ofrecen una diferenciación específica. (Vidal, 1980).

Las raíces laterales tienen su origen en los tejidos internos de la raíz madre; desde ellos (periciclo y/o endodermis), se desarrollan a partir de un conjunto de células meristemáticas que constituyen el primordio de raíz lateral (PRL), siendo éstos, estructuras tridimensionales formadas por poblaciones celulares que van creciendo en volumen y número de células.

Según Karas y McCully (1973), los primordios de raíz lateral se inician sobre tejidos al menos parcialmente diferenciados, por lo que deben sufrir un proceso de detención o de desdiferenciación para, posteriormente, dar lugar a las células meristemáticas del primordio, opinión que es compartida por la mayor parte de los investigadores. Sin embargo, Chiang (1981), observa que alguna de las plantas vasculares, inician sus raíces laterales muy cerca del meristemo apical, donde sólo muy pocos elementos vasculares pueden ser reconocidos como tales. Concretamente en *A. cepa*, los primordios surgen, como mínimo, a partir de células del periciclo que, enfrentadas a un polo de protoxilema, no ofrecen una diferenciación específica. (Vidal, 1980).

Posteriormente, estos primordios van a dar lugar a raíces laterales ya en vías de desarrollo y, en este proceso, vienen a intervenir dos mecanismos: por una parte, la formación de nuevas células mediante ciclos de división celular que tienen lugar en el meristemo de la raíz lateral y, por otra, la elongación celular que es consecuencia del proceso de diferenciación que sufren estas células.

La aparición de raíces laterales a lo largo de la raíz principal parece seguir, en la mayoría de los casos, una secuencia acrópeta, es decir, desde la base de la raíz madre hasta el ápice de la misma, aunque también se encuentran citas de algunos autores que indican que, bajo determinadas condiciones, la secuencia de aparición puede ser basípeta (Dyanat-Nejad y Neville, 1972).

Otros aspectos acerca de las raíces laterales han sido descritos por numerosos autores como: la iniciación, el modelo de distribución y localización de la raíz madre, el desarrollo de los primordios, la influencia de factores exógenos y endógenos que pueden afectar su evolución, etc. En este sentido, uno de los factores que inciden sobre la iniciación y/o el desarrollo de los primordios laterales es el de la influencia del ápice de la raíz

principal. Estudios realizados al respecto muestran que la eliminación del ápice de la raíz madre favorece la producción de primordios de raíces laterales en una gran variedad de especies (Vidal Bernabé, 1980; Wightman y Thimann, 1980; Lloret y cols., 1984) y ello, no sólo en cuanto al número de los mismos, sino también en lo relativo al tiempo de formación de dichos primordios, adelantando el momento de su iniciación cuando el ápice es eliminado (Lloret, 1983).

Por nuestra parte, y en el deseo de confeccionar el modelo de formación de los primordios de raíz lateral, hemos analizado los acontecimientos que tienen lugar durante el período de tiempo transcurrido desde que el primordio surge en el interior de la raíz madre, hasta que contacta con la epidermis de esa raíz materna. En el transcurso de este proceso hemos observado y estudiado la iniciación, evolución y características proliferativas de dichas estructuras primordiales, ocupándonos de aquellos aspectos que no han sido atendidos en la investigación realizada hasta el presente.

Concretamente, hemos tratado de analizar la velocidad de crecimiento lineal y volumétrico y relacionarlo con el momento en que ambos cambios ocurren; estudiar las posibilidades de que los factores de crecimiento se cimenten sobre auxesis o merisis; determinar la formación y etapas del desarrollo en las que van apareciendo los distintos grupos constitutivos del primordio en crecimiento y poder catalogar la edad aproximada de un primordio a partir de su tamaño.

El interés de los estudios antedichos estriba en que, aparte de conocer la evolución global del conjunto y los momentos de aparición de las distintas poblaciones, podremos, entendiendo el modelo completo, analizar otros aspectos del desarrollo y proceso de diferenciación. Un modelo que hasta el momento sólo ha sido analizado de forma global y sin una específica relación en los aspectos arriba indicados.

=====

SITUACION BIBLIOGRAFICA

=====

La iniciación y desarrollo de las raíces laterales, ha sido ampliamente estudiada por numerosos investigadores, que contratan su atención en diversos aspectos del tema.

Por nuestra parte, consideramos que este estudio puede englobarse en cuatro grandes apartados:

- I. Iniciación del primordio.
- II. Desarrollo del primordio y su emergencia como raíz lateral.
- III. Factores que regulan o influyen sobre la formación de la raíz lateral.
- IV. Características morfológicas del primordio y diferenciación

=====

SITUACION BIBLIOGRAFICA

=====

La iniciación y desarrollo de las raíces laterales, ha sido ampliamente estudiada por numerosos investigadores, que centran su atención en diversos aspectos del tema.

Por nuestra parte, consideramos que este estudio puede englobarse en cuatro grandes apartados:

- I. Iniciación del primordio.
- II. Desarrollo del primordio y su emergencia como raíz lateral.
- III. Factores que regulan o influyen sobre la formación de la raíz lateral.
- IV. Características morfológicas del primordio y diferenciación celular.

I. INICIACION DE LOS PRIMORDIOS.

1. - ORIGEN.

En la actualidad, es asumido que los primordios de raíz lateral (PRL), tienen su origen en los tejidos internos de la raíz madre, hecho que ya era conocido desde antiguo, ya que Dodel en 1872 y Janczewski en 1874 así lo hicieron constar. Este último observó que los PRL surgían, en el caso de algunas fanerógamas, concretamente, desde el periciclo y la endodermis de la raíz madre. Posteriormente numerosos estudios han avalado la veracidad de esta observación y, en este sentido, están los trabajos de Von Guttenberg (1940, 1968), Popham (1955), Esau (1965), Fahn (1967), Karas y MacCully (1965), Clowes (1978) y Danilova y Serdyuk (1982).

Según las especies vegetales estudiadas, hay autores que defienden que los PRL surgen, exclusivamente, a partir de las células del periciclo (Van Tieghem y Douliot, 1888 en convolvuláceas); por su parte, Priestley y Swingle (1929) aseguran, además, que los primordios surgen desde células del periciclo opuestas a un polo de protoxilema; Steffen (1952) también lo observa en otras dicotiledóneas; Seago (1973), en *Ipomoea purpúrea*, refiere que las células del

periciclo, se dividen periclinalmente dando lugar a dos estratos que, a su vez, vuelven a dividirse, produciendo cuatro estratos de células perfectamente delimitadas que son el inicio de la raíz lateral. Blakely y cols. (1982), en secciones longitudinales de raíz de *Raphanus*, observan la formación de paredes oblicuas y transversales en el periciclo durante la primera etapa de la ontogenia del PRL.

Otros investigadores aseguran que las primeras divisiones precursoras de la formación de PRL, se producen en la endodermis. En este sentido, podemos citar a Chiang (1967) y Mallory y cols. (1970) que lo han podido detectar en helechos, y a Bonett y Torrey (1965) en *Convolvulus*, indicando estos últimos que la endodermis es la responsable de la epidermis y cofia de la raíz lateral. En cuanto a Karas y McCully (1973), estudian los cambios que se producen en las células endodérmicas antes de su división, y Byrne (1973) constata que los derivados de la endodermis forman un manto monoestratificado de células que rodea al PRL, lo que está de acuerdo con lo observado anteriormente por Bell y McCully (1970).

Vidal (1980), estudiando raíces adventicias de *Allium cepa*, observa que los PRL se inician, fundamentalmente, a partir de unas cuantas células del periciclo enfrentadas a un polo de protoxilema, indicando también la existencia de una temprana contribución por parte de la endodermis.

Danilova y Seryuk (1982) detectan que las primeras divisiones celulares sobresalientes en la formación de PRL en cebada (*Hordeum vulgare*), ocurren en el periciclo y endodermis a una distancia de un centímetro del ápice de la raíz madre y, en esta zona, observan que sólo los elementos conductores del protofloema y protoxilema están completamente diferenciados. La endodermis dará lugar a la epidermis de PRL y las células de la epidermis embrionaria están conectadas por plasmodesmos con las derivadas del periciclo adyacente, constituyendo un primordio de raíz lateral.

En época más reciente, Torrey (1986) concreta que en las especies estudiadas, el sitio de iniciación del primordio está relacionado con el modelo vascular de la raíz. Finalmente, Barlow y Adams (1988) proponen un modelo para la iniciación de los primordios, en el cual, éstos surgirían a partir de un linaje de células marcadas que, a

su vez, estaría influenciado por el sistema vascular.

Un último punto a tocar, en este apartado, es el número de células iniciales a partir de las cuales surge el primordio; en este sentido, Bonnet y Torrey (1966) apuntan que en *Convolvulus*, el número es reducido (5 ó 6 células). Por su parte, Davidson (1959, 1960), en sus estudios sobre *Vicia faba*, encuentra que el PRL surge a partir de un grupo de células que oscila de 20 a 24.

2. - MADUREZ DE LA RAIZ MADRE.

Por regla general, los tejidos de la raíz madre a partir de los cuales surge el primordio, suelen tener un cierto grado de diferenciación; Esau (1965) y Fahn (1967) así lo observan y Karas y McCully (1973) en *Zea mays*, indican que las células de los tejidos que dan origen a PRL (periciclo y endodermis), deben sufrir un proceso de desdiferenciación para, posteriormente, dar lugar a las células meristemáticas del primordio, observando como en estas células, se produce una serie de cambios tales como deslignificación y adelgazamiento de sus paredes, así como

aumento de la basofilia citoplasmática. Así mismo, Sutherland y McCully (1976), en trigo, comprueban que las células del periciclo en las que se ha iniciado un primordio, sufren extensiones y también cambios en su polaridad, aún cuando estas células inicialmente tienen paredes secundarias gruesas.

Por otro lado, la raíz madre debe tener una cierta edad, o grado de madurez, antes de poder producir PRL. Vidal (1980) estableció que, para A. cepa, la raíz principal debería tener una edad mínima de entre 5 y 7 días. No obstante, Blakely y cols. (1982) en los estudios realizados sobre *Raphanus sativus*, indican que ya son observados primordios, por transparencia, en las raíces de tres días de crecimiento.

3.- SITUACION Y DISTRIBUCION A LO LARGO DE LA RAIZ

MADRE.

La posición que ocupan los PRL en la raíz madre ha sido ampliamente estudiada por numerosos autores, la mayoría de los cuales coinciden en que, tales primordios, surgen enfrentados a un polo de protoxilema (Priestley y Swingle, 1929; Esau, 1965, lo observa tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas; Riopel, 1966, Bell y McCully, 1970, Vidal, 1980; Chiang S.H.T., 1981; Pulgarin y cols. 1988). Sin embargo, también se citan numerosas excepciones; así, Fahn (1967) encuentra que en las raíces diarcas de algunas especies, los PRL se enfrentan al floema y, esta observación también es válida para el caso de algunas gramíneas, ciperáceas y juncáceas, en las que las raíces laterales se forman frente a los cordones de floema.

En cuanto a la distribución de raíces laterales a lo largo de la principal, no parece aleatoria, sino que se cree sigue un patrón determinado. Así, Mallory y cols. (1970) en helechos, observan que las raíces laterales se disponen, a lo largo de la principal, en forma de hélice que sigue el sentido de las agujas del reloj. Casero y cols. (1981) y

Abadía-Fenoll y cols. (1982), en *Allium cepa*, concluyen que, efectivamente, la distribución de raíces laterales a lo largo de la raíz madre no se produce al azar, sino que sigue un modelo determinado. Abadía-Fenoll y cols. (1982), estudian la distribución de los PRL en las raíces adventicias decapitadas de *Allium cepa*, y observan que el número de raíces laterales es mayor en la zona más apical de la raíz y que gradualmente disminuyen hacia la zona basal de la misma.

Charlton (1983), por su parte, afirma que el modo general de aparición de raíces laterales para *Pistia*, *Polentilla* y *Pontederia* es similar en todas ellas y también es semejante al que estudió este mismo autor en bananas en 1982; sin embargo, opina que a la hora de establecer un patrón general de aparición de raíces laterales, éste se ve afectado por la inconstancia de la posición de las raíces laterales dentro de cada hilera de protoxilema. Pulgarin y cols. (1988) encuentran, que dos de las líneas de protoxilema dan soporte a un gran número de PRL, mientras que las otras líneas tienen una proliferación considerablemente más baja.

En el modelo general de distribución, parecen cumplirse una serie de premisas; así, los primordios enfrentados al

mismo polo de protoxilema suelen guardar cierta distancia entre ellos, mientras que los que aparecen enfrentados a distinto haz de protoxilema pueden estar distanciados entre ellos o, por el contrario, aparecer bastante próximos, como han observado Lamont (1972) en Proteáceas, y Yorke y Sagar (1970) en Pisum.

Por otra parte, Noll (1900), Haan (1936) y Torrey (1965) observaron que la curvatura de la raíz hace que un grupo de primordios converja en ese sitio. Barlow y Adams (1988), en un estudio sobre la posición circunferencial y longitudinal de los primordios y emergencias laterales en la raíz de tomate, que es diarca, indican que, observando secciones transversales, los primordios se originan en dos claras situaciones. Considerando el sistema vascular como una esfera de reloj, los polos de protoxilema indicarían las horas 12 y 6 y los primordios estarían en la posición 12 y 6 o a unos 20 grados a uno y otro lado de los polos de xilema, es decir, en las posiciones de las 11 y 1 horas, o de las 5 y 7 horas, encontrando que un 30% de ellos ocupaban la posición 12 o 6 y el resto, un 70%, se disponen en un ángulo de 20 grados con respecto a los polos de xilema. Sin embargo, cuando dos primordios se inician simultáneamente en

posiciones muy cercanas, siempre se sitúan a las 12 y 6 horas.

En cuanto al esparcimiento longitudinal de los primordios, en el modelo estudiado por estos autores, indican que la distancia existente entre ellos es similar, tanto si éstos son considerados separadamente, de acuerdo a sus respectivas sublíneas (11,12,1 o bien 5,6,7), como cuando consideran las tres sublíneas como una sola.

Estudiando la distancia entre primordios de líneas opuestas, concluyen que la iniciación de PRL en una línea, es independiente de lo que ocurre en la línea opuesta, lo que está de acuerdo con los estudios de Mallory y cols. (1970) en otras especies distintas al tomate, pero que tienen también una distancia relativamente grande entre sus polos de xilema.

Estos mismos autores, midieron así mismo la distancia entre las sucesivas raíces laterales emergidas, para ver si había signos de periodicidad en la formación de primordios a lo largo de cada línea, encontrando que había una unidad básica de repetición que refleja algún proceso rítmico concerniente a la iniciación del primordio.

Otro hecho observado es que hay dos zonas en la raíz madre que tienen menos posibilidades de que aparezcan primordios. Estas son la próxima al bulbo y la adyacente al ápice. En ambas, la iniciación de PRL es prácticamente inexistente y así lo afirman Mallory y cols. (1970), McCully (1975), Vidal (1980), Casero y cols. (1981) y Abadía-Fenoll y cols. (1982). No obstante, cuando la raíz madre es decapitada, se ha observado que precisamente en la zona de decapitación es donde se produce una mayor proliferación de raíces laterales; así lo han comprobado Pecket (1957) y Wightman y Thimann (1980) en *Pisum* y Vidal (1980) en *Allium cepa*.

4. - ORDEN DE SALIDA DE LAS RAICES LATERALES

Parece generalmente aceptado que el orden de aparición de las raíces laterales ocurre según una secuencia acrópeta, es decir, los primordios van surgiendo desde la base de la raíz hacia el ápice. En este sentido, Charlton (1983), sugiere que la disposición de las series acrópetas de PRL, puede no ser específicamente sensible a reguladores del crecimiento.

Abadía-Fenoll y cols. (1982) observan en raíces adventicias decapitadas que la alineación de las laterales muestra un modelo de distribución, a lo largo de la raíz adventicia, en el cual el número de laterales disminuye desde el ápice hacia el bulbo, indicando que el orden de aparición de los primordios es acrópeto. En este mismo estudio, encuentran que la cuarta parte de la raíz adventicia más cercana al ápice, contiene el 39.89 % del total de raíces laterales formado por raíz adventicia, mientras que los otros tres cuartos de raíz, observados en dirección hacia el bulbo, contienen el 31.46 %, el 24.46 % y el 4.23 % del total de los PRL formados, siendo en todos los casos las diferencias entre estos porcentajes estadísticamente significativas.

Barlow y Adams (1988), para establecer si la secuencia de aparición de raíces era acrópeta, midieron la altura de los primordios en sentido longitudinal, utilizando secciones seriadas transversales a la raíz principal y, anotaron la posición que ocupaban los primordios a lo largo de la raíz madre. Estas medidas fueron practicadas en numerosos primordios sugiriendo un modelo secuencial de crecimiento exponencial; sin embargo, el hecho de encontrar primordios muy pequeños (de unas 20µm) junto a los más desarrollados,

parece romper el esquema de este modelo, si bien, es difícil comprobar, si los primordios pequeños han parado su crecimiento después de su iniciación o por el contrario, se han iniciado en una segunda oleada entre los primordios previamente formados. Concluyen que, asumiendo que los primordios se inician en sucesiones acrópetas, la presencia de primordios aparentemente "parados", indica que el crecimiento y emergencia de los primordios no es una secuencia automática a la iniciación de éstos, sino que las dos secuencias de procesos están bajo controles distintos.

II. DESARROLLO Y EMERGENCIA DEL PRL.

1.- PASO DEL PRIMORDIO DE RAIZ LATERAL A TRAVES DE LOS TEJIDOS DE LA RAIZ PRINCIPAL.

Una vez iniciado el primordio en el interior de la raíz madre, éste, en su desarrollo, ha de abrirse camino a través de los tejidos de la raíz que lo alberga, hasta poder emerger al exterior como una nueva raíz lateral. Tal proceso ha sido objeto de estudio de considerable interés para numerosos investigadores, los cuales presentan distintas opiniones a la hora de explicar este mecanismo.

Así, en la bibliografía hemos podido observar, que hay tres teorías principales en cuanto a la forma de realizarse dicho proceso: Una primera hipótesis, considera que el primordio atraviesa la raíz madre por simple acción mecánica, es decir, por el empuje o presión del primordio en desarrollo sobre los tejidos de la raíz principal; así lo afirma Poud en 1908, que en sus experiencias sobre raíces de Vicia faba, consideraba que la acción de presión ejercida por el primordio sobre la corteza materna era comparable con la producida por un símil de vidrio que atravesara la raíz. Otros autores como Rywosch (1909) y Von Guttenberg (1940),

corroboran esta opinión.

Otra teoría, considera que este proceso se debe a un mecanismo de hidrólisis enzimática, e indica que el primordio debe segregar al exterior algún tipo de sustancia lítica que actúe sobre las células de la raíz materna adyacentes al mismo, de forma que las degrade, lo cual, favorecería su paso a través de estos tejidos. De acuerdo con esta hipótesis, están los trabajos de Eames y Mac Daniels (1947), Bonnett y Torrey (1966) y Clowes y Juniper (1968).

Por último, un tercer grupo de autores, creen que este proceso se debe a un mecanismo mixto de las dos teorías anteriores. Por tanto, consideran que hay una acción enzimática, pero no descartan, a su vez, la posibilidad de una acción mecánica. Así lo afirman, Bonnett (1969) en *Convolvulus* y Bell y Mac Cully (1970) en *Zea mays*.

En favor de este mecanismo ha sido descrita la formación de una cavidad junto al PRL en algunas especies de angiospermas, incluyendo: *Pisum sativum* (Sutcliffe y Sexton, 1968), *Convolvulus arvensis* (Bonnett y Torrey, 1966;

Bonnett, 1969), *Zea mays* (Ashford y McCully, 1970; Bell y McCully, 1970), *Vicia faba* (Friedberg y Davidson, 1971; MacLeod y Francis, 1976). En estos casos la cavidad se ha desarrollado como resultado de la ruptura de las células corticales adyacentes al primordio, proceso que comienza con el aplastamiento de estas células, por la expansión del primordio y que, posteriormente, es ayudado por un mecanismo de actividad enzimática lítica. MacLeod y Thompson (1981), en *Vicia Faba*, describen que esta cavidad se inicia cuando el primordio cuenta con, aproximadamente, 1.490 células y que alcanza su tamaño máximo cuando éste presenta alrededor de las 10.800 células.

Por otra parte, se ha encontrado en el interior de esta cavidad, un fluido rico en sustancias orgánicas, que parece ser el resultado de la secreción de polisacáridos por las células epidérmicas del primordio (Bell y McCully, 1970; Karas y McCully, 1973). A su vez, MacLeod y Francis (1976) en *Vicia faba*, analizan los carbohidratos presentes en esta cavidad y su influencia sobre el primordio, concluyendo que el desarrollo de esta estructura, al menos durante un cierto intervalo de tiempo (aproximadamente 48 horas antes de que emerja como lateral), está sustentado por las sustancias orgánicas que han sido acumuladas en la cavidad adyacente

que se forma como resultado de la ruptura de las células corticales.

2.-CONTRIBUCION DE LOS TEJIDOS DE LA RAIZ MADRE A LA FORMACION DEL PRIMORDIO.

Como ya se ha indicado anteriormente, el primordio de raíz lateral, tiene su origen generalmente en el periciclo y/o la endodermis de la raíz principal; son, por tanto, estos tejidos maternos los primeros en participar en la formación del primordio.

Parece demostrado que las células del periciclo presentan unas características diferentes a las de los otros tejidos radiculares y esto puede ser la causa de que el primordio se inicie precisamente en esta zona. Así, se ha observado que estas células permanecen diploides aún cuando las células de los otros tejidos circundantes ya han sufrido endoduplicaciones (D'Amato y Avanzi, 1948). Por otra parte, se han hecho estudios en los que se indica que las células del periciclo parecen estar detenidas en la fase G₂ de su ciclo celular, lo cual podría explicar que estas células estén preparadas para iniciar la proliferación celular

inmediatamente, cuando les llega la orden de iniciar un PRL (Blakely y Evans, 1979; Blakely y cols, 1982).

La contribución del periciclo al posterior desarrollo del primordio es discutida según los diferentes autores. Así, Janczewski (1874) considera que las células derivadas del periciclo materno forman el cilindro central de la lateral; Seago (1973) piensa que la participación de este tejido es mayor y que los derivados del periciclo darán lugar en el primordio a las iniciales vasculares, las iniciales de la corteza y a las iniciales de la cofia, mientras que otros autores consideran que los derivados del periciclo sólo contribuyen a la formación del cilindro vascular y de la corteza de las raíces laterales (Bonnett y Torrey, 1966; Karas y McCully, 1973; Clowes, 1978 a).

El grado de contribución de la endodermis a la formación del primordio es variable en opinión de los distintos autores, coincidiendo la mayor parte de ellos en describir cambios en las células endodérmicas adyacentes a las del periciclo donde va a surgir el primordio (Bonnett y Torrey, 1966; Bell y McCully, 1970; Karas y McCully, 1973). Sin embargo, mientras que para algunos autores la endodermis se limita a formar una capa estratificada de células que

rodea al primordio (Hayward, 1932; Byrne, 1973), otros le atribuyen un papel mayor. Así Janczewski (1874) considera que aquellas células derivadas de la endodermis darán lugar a la corteza, epidermis y cofia de la joven raíz; Popham (1955) y Mallory y cols. (1970), indican además que la endodermis influye también en el desarrollo del tejido estelar de la raíz lateral.

Por su parte, Bell y McCully (1970) exponen que los derivados de la endodermis darán en primer lugar una sola capa de células que se dispone rodeando al primordio y, a partir de este estrato, y por sucesivas divisiones en él, se formará la cofia y la epidermis del PRL; posteriormente, Karas y McCully (1973) describen cómo se rompe la continuidad entre la endodermis materna y las células epidérmicas del primordio, fenómeno que ocurre justo en el momento, en que éste va a emerger de la raíz principal.

No obstante, se ha visto que periciclo y endodermis no son los únicos tejidos que colaboran en este proceso, si bien, la contribución de los otros grupos de células de la raíz materna en la formación del PRL parece ser más escasa.

Así, en cuanto a la participación del parénquima de la estela, Fourcroy (1942) observa que éste interviene en la conexión vascular entre la raíz lateral y la raíz principal, y Foard (1965) indica la contribución del parénquima del cilindro central a la formación del primordio. Por su parte, Bell y McCully (1970) describen variaciones en las células del parénquima vascular materno, momentos antes de que se produzca la conexión entre los elementos vasculares; esta observación fue confirmada, más tarde, por Seago (1973), así como Ashford y McCully (1973) que también se decantan en este sentido.

El parénquima estelar materno, en algunos casos, parece intervenir en la iniciación del primordio junto con el periciclo y la endodermis, (Byrne, Pesacreta y Fox, 1977). Posteriormente, Blakely y cols. (1982) consideran que las células del parénquima estelar de la principal probablemente participa en el desarrollo de la raíz lateral en las etapas de vascularización y elongación de ésta.

No es frecuente encontrar muchos autores que afirmen la participación de la corteza materna en la formación del primordio, no obstante, así lo indican Janczewski (1874), Yarbrough (1949), Popham (1955) y Mallory y cols. (1970). Más

recientemente, Dubrovskii (1986) apunta que, en Cucumber, el primordio de raíz lateral está constituido por células de origen procambial y cortical, sugiriendo que las células de origen procambial liberan un principio morfogénico que se dirige hacia la corteza e induce cambios en la determinación de las células corticales y su participación en la formación del primordio.

3.- CONEXION VASCULAR ENTRE LA RAIZ PRIMARIA Y LA LATERAL.

El mecanismo de unión entre el sistema vascular materno y el primordio de raíz lateral fué estudiado ya por Dodel (1872), y posteriormente ha interesado a otros investigadores que ofrecen distintas opiniones en cuanto a qué tejidos son los implicados en este proceso.

Como ya se ha indicado anteriormente, el parénquima estelar materno parece estar relacionado con la conexión vascular entre la raíz principal y la lateral (Fourcroy, 1942; Bell y McCully, 1970; Seago, 1973; Ashford y McCully, 1973). En este sentido, Rywosch (1909) y Bunning (1952) afirman que algunas células del parénquima estelar se

desdiferencian para formar puentes de unión entre el xilema de la raíz lateral y el protoxilema o metaxilema de la raíz madre.

Otros autores consideran que son los derivados del periciclo los que forman los puentes de unión entre ambos sistemas vasculares (Esau, 1965 y Fahn, 1967). Bell y McCully (1970) indican, que tanto parénquima vascular como periciclo maternos están implicados en este proceso. De esta misma opinión son Byrne y cols. (1977), que describen cómo las células del parénquima vascular se van diferenciando en protoxilema de conexión entre los tejidos vasculares de la raíz principal y el PRL, en tanto que, derivados del periciclo adyacentes a los polos de floema materno, junto a células del parénquima estelar inmediatos al periciclo, son los responsables de que se inicie la conexión floemática. En un trabajo posterior, Byrne y cols. (1982) confirman estas observaciones y añaden que la maduración del xilema en la raíz lateral, ocurre después de la emergencia de ésta, empezando por los elementos conectores de la estela y siguiendo una secuencia acrópeta dentro de la raíz lateral, en tanto que la maduración del floema ocurre antes de que la raíz emerja.

4. - PROLIFERACION CELULAR DEL PRIMORDIO.

El primordio de raíz lateral se inicia por la división de un pequeño número de células, generalmente en el periciclo de la raíz materna (Bonnet y Torrey, 1966; Davidson, 1959, 1960, 1965; Lloret, 1983 T.d. no publicada). Posteriormente, en su desarrollo, aumentará en tamaño y número de células.

Hay numerosos trabajos que estudian la cinética de la población celular en los PRL desde su iniciación hasta su emergencia como laterales. En este sentido MacLeod (1976 a), en *Vicia faba*, indica que el número de células, la longitud y el volumen del primordio aumentan de forma exponencial durante este periodo. Este autor calcula la correspondiente velocidad de crecimiento durante las diferentes etapas del desarrollo del primordio, viendo que ésta fluctúa enormemente; observa que la velocidad de proliferación es alta 10 horas después de la iniciación del primordio, pero que disminuye posteriormente. Asimismo encuentra que el incremento en volumen y longitud de este meristemo es mayor en las primeras etapas de desarrollo (de 28 a 45 horas), aunque luego decrece, alcanzando un valor mínimo entre las

62 y 78 horas, para volver a incrementarse más tarde. MacLeod (1976 d) considera que estos cambios están relacionados con la formación de una cavidad entre las células corticales de la raíz principal adyacentes al primordio; esta cavidad surge como consecuencia de la actividad mecánica y lítica del primordio en su paso a través de la raíz madre.

Por su parte, Thompson y MacLeod (1981 a y b) trabajando con *Pisum sativum* y *Vicia faba*, comprueban también la existencia de fluctuaciones en la velocidad de crecimiento del primordio durante el desarrollo del mismo.

Del mismo modo, Abadía-Fenoll y cols. (1984) en *Allium cepa*, observan que la velocidad de crecimiento de la raíz es exponencial en las primeras 120 horas, sin embargo, en este periodo la velocidad sufre una ligera caída entre las 72 y 96 horas y experimenta un incremento muy importante entre las 96 y 120 horas.

A su vez Casero (1984 T.D. no publicada) en *Allium cepa*, indica que el incremento del tamaño de los primordios es debido, hasta las 72 horas, únicamente a la multiplicación celular y a partir de ese momento también

interviene como factor importante, el aumento del tamaño de las células.

El crecimiento del primordio puede ser observado por los cambios que experimentan los parámetros que miden la proliferación celular; éstos son : el índice mitótico, la duración del ciclo celular y el tamaño del centro quiescente. Así, por ejemplo, en *Vicia faba*, Davidson (1969) y MacLeod (1972) describen que el índice mitótico disminuye, la duración del ciclo celular aumenta (MacLeod y Davidson, 1968 b; MacLeod, 1972) y la proporción de células quiescentes también aumenta (MacLeod, 1971 a, 1972) conforme se van determinando estos parámetros en las diferentes etapas de desarrollo de los primordios.

El tiempo que el primordio permanece en la raíz madre, desde que se inicia hasta que emerge como raíz lateral, es variable según las especies estudiadas; para *Vicia faba*, MacLeod (1976) lo establece entre 5'17 y 6'35 días. Posteriormente, MacLeod y Thompson (1982) indican que es de 3'03 a 6'38 días en raíces excindidas de *Zea mays* cultivadas en un medio de White a distintas concentraciones de sucrosa, y de 3'34 a 4'26 días en raíces de *Phaseolus*, que crecen en

las mismas condiciones anteriores.

Las variaciones en el intervalo de tiempo transcurrido desde la iniciación del primordio hasta su emergencia como raíz lateral reflejan, probablemente, el número de células conseguidas por esta estructura en el momento de su salida al exterior (MacLeod, 1976 a).

El rápido desarrollo del primordio en el interior de la raíz madre, indica que las células que lo constituyen, deben de tener un ciclo celular muy breve. En este sentido, MacLeod (1976 b) estima, en *Vicia faba*, que el tiempo de duplicación celular en las primeras 24 horas de vida de un primordio es de 6 a 7 horas. Por su parte, Blakely y Evans (1979), consideran que, en *Raphanus*, el tiempo de duplicación del número de células es menor de 8 horas. A su vez, MacLeod y Thompson (1979) establecen que la media de duración del ciclo celular durante el tiempo en el que el primordio permanece en el interior de la raíz madre es de 12'67, 13'33, 12'16 y 9'63 horas para *Vicia faba*, *Pisum sativum*, *Zea mays* y *Phaseolus vulgaris*, respectivamente. Pero estos mismos autores consideran que estos valores medios no son constantes durante toda la fase de permanencia del primordio en el interior de la raíz madre, sino que la

duración del ciclo celular va aumentando conforme el primordio se desarrolla.

Más recientemente, Dubrovskii (1987) encuentra en Cucumber que el tiempo medio del ciclo celular es de aproximadamente 6 horas, pero indica que no todas las células del primordio proliferan al mismo tiempo. En este sentido, Friedberg y Davidson (1971), en Vicia faba, describen que hay dos poblaciones celulares que constituyen el primordio y que difieren en su ciclo celular medio (Davidson y MacLeod, 1968); incluso se ha sugerido que estas dos poblaciones surgen de diferentes células en el periciclo (Socher y Davidson, 1970). Estas poblaciones ocuparían diferente situación en el primordio: una se establece en el centro y está formada por células de una actividad mitótica alta, pero que detienen su ciclo celular en la fase G₁, justo antes de que el primordio emerja como raíz lateral, renovando su proliferación celular una vez que esto ocurre; la otra población estaría formando la periferia del primordio y tiene un ciclo celular más lento que el anterior. En los primordios que se encuentran a punto de emerger, la proliferación celular estaría confinada a estas células periféricas.

Se han estudiado también los valores del índice mitótico en las diferentes fases de desarrollo del primordio. MacLeod (1972) indica que dicho índice va disminuyendo conforme aumenta el número de células del PRL y alcanza un valor mínimo momentos antes de la emergencia de éste. Dicho autor relaciona los cambios en el índice mitótico con la acumulación de células en la fase G1, 24 horas antes de que el primordio emerja como raíz lateral.

Como es sabido, en el meristemo apical de la raíz, fue descubierta por Clowes en 1954 una nueva zona en la que el ciclo celular era mucho más largo y el porcentaje de células que se dividen bajo, en relación con las células que le rodean (Clowes, 1961). Esta región es la que constituye el denominado centro quiescente.

Las células que componen el centro quiescente, debido a su mínima actividad mitótica, no se marcan con $^3\text{H-TdR}$, lo cual permite identificarlas en el interior del meristemo cuando se utiliza esta técnica de estudio (Clowes, 1956, 1959; Jensen, Kavaljian y Martinot, 1960; Byrne y Heimsch, 1970; Phillips y Torrey, 1970; MacLeod, 1976).

Las células quiescentes se caracterizan porque se

encuentran en la fase G0 o G1 del ciclo celular, lo cual explica su baja velocidad de división; su situación en el meristemo la localiza Clowes (1956) adyacente a las células iniciales de la cofia.

El momento en el que el centro quiescente se establece, durante el desarrollo de la raíz lateral, es difícil de demostrar. No obstante, numerosos autores consideran que esto ocurre cuando el primordio ya ha emergido (Clowes, 1958; Byrne, 1973; MacLeod y McLachlan, 1974). Sin embargo, Clowes (1978 b) piensa que el centro quiescente está presente en primordios de *Zea mays*, antes de que éstos salgan al exterior (justo cuando las primeras iniciales de la cofia se están dividiendo), pero que después desaparece y no se vuelve a instaurar hasta que la raíz ya ha emergido. Asimismo, MacLeod (1976) indica que la velocidad de proliferación de las células iniciales de la cofia es máxima en la raíz recién emergida y que muestra una gradual disminución con la posterior elongación de la misma, opinando que los cambios en la actividad mitótica de las células iniciales de la cofia parecen estar relacionados con la iniciación del centro quiescente.

La función del centro quiescente no está totalmente aclarada, aunque bien puede tratarse de una reserva de células que se mantienen inalterables (Clowes, 1959), pudiendo volver a entrar en acción si el meristemo lo requiere. Así lo demuestran Clowes (1972) y Barlow (1971, 1974), que indican que uno de los caminos más efectivos para inducir síntesis de DNA y mitosis en el centro quiescente es eliminar, total o parcialmente, la cofia de la raíz, y concluyen que, la relativa inactividad del centro quiescente, puede deberse a una restricción impuesta en el crecimiento de sus células por la cofia. Por su parte, Deysson (1980), además de la función de reserva ya indicada, considera al centro quiescente como el responsable de la organización del ápice.

La cuestión referente al mecanismo por el cual se forma y mantiene el centro quiescente se discute aún. Al respecto, Clowes (1958), Torrey (1963, 1972) y González-Fernández y cols. (1968) sugieren que el centro quiescente es una fuente o un almacén de hormonas, es decir, que se mantiene por influencia hormonal. No obstante, otras teorías suponen que se debe a una deficiencia nutritiva que actúa sobre estas células, al sustraer las células que circundan al centro quiescente, parte de los nutrientes destinados a ellas.

III. FACTORES QUE REGULAN O INFLUYEN SOBRE LA FORMACION DE LA RAIZ LATERAL.

Sobre el modelo de iniciación y desarrollo de raíces laterales pueden incidir, en términos generales dos tipos de factores: intrínsecos y extrínsecos.

En los intrínsecos o endógenos de la planta se incluyen, entre otros, la condición génica más directamente implicada en la formación de PRL, estos genes son, presumiblemente, activados en las células del periciclo ; las condiciones nutricionales y hormonales que afectan a estas células y que juegan un papel importante en el desarrollo del primordio y, por último, la influencia que ejercen sobre este mecanismo los primordios ya existentes en la raíz madre. Por su parte los factores exógenos incluyen estímulos tales como la luz, la temperatura, la concentración de oxígeno y la decapitación, etc.; en este sentido también se puede considerar el influjo del medio externo en el que se desenvuelve la raíz.

Pasamos a continuación a comentar algunas de estas influencias (endógenas y exógenas) que regulan la iniciación

y desarrollo de la raíz lateral.

1.- INFLUENCIA GENETICA.

El control génico es, naturalmente, una parte importante del mecanismo de iniciación de los primordios; sin embargo, no hay muchos trabajos sobre este tema en la bibliografía. Zobel (1973, 1974) consiguió un mutante de tomate que no producía raíces laterales. Para la formación de raíces laterales es necesario el etileno y, este mutante, carecía de un enzima que interviene en la síntesis del mismo. Este autor trató con etileno la planta mutante y observó que se producía ramificación en el sistema radical, pero si trataba raíces excindidas, ésto no ocurría, lo que puede indicar que el etileno activa, en el tallo, alguna sustancia que, al trasladarse a la raíz, inicie la formación de PRL.

2.- INFLUENCIA HORMONAL.

Distintas hormonas pueden actuar sobre el proceso de formación de laterales, bien estimulando o, por el contrario, inhibiendo determinadas fases del modelo de desarrollo.

Entre las hormonas que favorecen la iniciación y emergencia de laterales, se encuentran las auxinas (Thimann, 1936; Pecket, 1957; Torrey, 1962; Wightman y cols. 1980; Charlton, 1983; Blakely y cols. 1986) y, entre ellas, la mejor estudiada y conocida es el ácido indol-acético (IAA).

El lugar de síntesis de auxinas en la planta no está totalmente localizado, pero se cree que está relacionado con las zonas maduras de la raíz o incluso con el tallo, por lo cual, el transporte de las auxinas en la raíz es generalmente acrópeto.

Wightman y cols. (1980), estudiando los efectos de distintos tipos de auxinas, encuentran que todas ellas inducen la formación de raíces laterales; sin embargo, Charlton (1983) observa que en las raíces de la monocotiledónea *Pontederia cordata*, no se forman laterales en respuesta a tratamientos con auxina exógena. No obstante, Blakely y Evans (1979) exponen que las células del periciclo se encuentran en la fase G2 de su ciclo celular y pueden ser estimuladas por auxinas exógenas provocando la iniciación del PRL.

Para Zeadan y MacLeod (1984), la exposición continua de IAA sobre raíces de *Pisum sativum* estimula el número de PRL por centímetro de raíz e, igualmente, promueve la emergencia de raíces laterales en términos de raíz emergida por centímetro de raíz primaria.

Ultimamente, Blakely y cols. (1986) observan, en *Raphanus sativus*, que el IAA exógeno aumenta la frecuencia de formación de PRL, que puede variar de cinco por centímetro (en ausencia de IAA), a cerca de 60 por centímetro, bajo las condiciones óptimas, si bien, niveles excesivos de IAA, inhiben la formación de PRL. Estos autores sugieren la existencia de una barrera penetrable, entre el medio externo y la hormona, en los correspondientes lugares, dentro de la raíz de *Raphanus*.

Las auxinas no sólo estimulan la formación de laterales, sino que también parecen provocar el aumento del número de células del primordio; Blakely y cols. (1982) comprueban que el número de células es mayor en aquellos primordios que habían sido tratados con auxinas, que en los que crecían espontáneamente, encontrando que el número de células del primordio estaba en función del tiempo expuesto al IAA.

Otras hormonas actúan como inhibidores de la formación de laterales y, en este grupo, se incluyen las citokininas y el ácido abscísico.

El ápice de la raíz es el lugar de síntesis de las citokininas (Short y Torrey, 1972; van Staden y Davey, 1979), por lo tanto, el transporte de estas sustancias en la raíz, ocurre en dirección basípeta.

La influencia negativa de estas sustancias sobre la iniciación de laterales parece confirmada y, en este sentido, se encuentran los trabajos de Torrey (1962), Blakely y cols. (1972), Bottger (1974) y Wightman y cols. (1980). Así, Torrey (1962) sugiere que la iniciación de raíces laterales está controlada, particularmente, por un gradiente endógeno de citokinina, que es alto en el ápice y disminuye hacia la base de la raíz. Esta observación fue confirmada más tarde por Wightman y cols. (1980). En favor de esta hipótesis está el hecho de que la eliminación del ápice de la raíz principal aumenta la formación de raíces laterales en cuanto al número. Pero si se aplican citokininas exógenas, éstas sustituyen la acción del ápice y se inhibe la iniciación de PRL (Bottger, 1974; Eriksen,

1974; Wightman y cols., 1980).

En otro sentido están los estudios de Forsyth y Staden (1981) realizados en raíces de *Pisum sativum*. Estos autores observan que la formación de primordios va acompañada por un aumento en los niveles endógenos de citokininas, lo que les lleva a sugerir que los nuevos primordios formados comienzan a producir citokininas muy tempranamente tras su iniciación.

El ácido abscísico ha sido también aislado en el ápice de la raíz (Kundu y Audus, 1974; Rivier y cols. 1977), desde donde se transporta a través del xilema y en dirección hacia el tallo (basípeta). El mecanismo de acción de esta hormona parece ser el de inhibir la formación de PRL y así lo afirman en *Pisum sativum* Bottger (1974) y Wightman y cols. (1980).

Por otra parte, el papel de otra hormona, el ácido giberélico, en el mecanismo de iniciación de laterales, no está claro; algunos autores han encontrado que esta sustancia es inhibidora (Street, 1969) y otros investigadores observan que es estimulante (Collet, 1970) mientras que un tercer grupo, no observa efecto alguno del ácido giberélico sobre la iniciación de laterales (Bottger,

1974; Wightman y cols. 1980). En cuanto a la situación de esta hormona en la raíz, el trabajo de Sebanek y cols. (1978) en el guisante, indica que el mayor contenido de ácido giberélico se encontró en el ápice de la raíz de plantas que estuvieron creciendo durante tres días; sin embargo, en las raíces de plantas de seis días de edad, la actividad de las giberelinas era mayor en la zona basal de la raíz, comparativamente con las porciones apical y central de la misma, siendo especialmente la zona basal donde estaban presentes los primordios.

3.- INFLUENCIA DE OTRAS PARTES DE LA PLANTA.

Ha sido demostrado que los cotiledones tienen un efecto estimulador en la iniciación y desarrollo de PRL (Dyanat-Nejad y Neville, 1972; Wightman y Thimann, 1980). La eliminación de los cotiledones provoca disminución del número de laterales en *Pisum sativum* (Torrey, 1950), así como un aumento del tiempo que transcurre entre la iniciación y emergencia de las mismas (Rippel, 1937) en *Vicia faba*. Más recientemente, Wightman y Thimann (1980) indican que la eliminación de los cotiledones disminuye el número de raíces laterales, seguramente porque se produce

una disminución en la concentración de nutrientes.

Por otra parte, los tejidos maduros de la raíz favorecen la formación de laterales; Wightman (1954), en *Pisum sativum*, sugiere que hay un factor que se mueve acrópetamente desde los tejidos maduros y que promueve la iniciación y evolución de las laterales. Pecket (1957), confirma, asimismo, esta observación.

Vidal-Bernabé (1980) estima que la raíz adventicia, en *Allium cepa*, ha de tener una edad o grado de madurez comprendida entre 5-6 días, siendo éste el momento en el que se produce un mayor número de primordios laterales. A su vez, Lloret (1983, tesis doctoral no publicada) indica que para la iniciación del PRL a partir de los tejidos de la adventicia, las células han de tener una edad de al menos 2 días.

Sobre el patrón de iniciación y desarrollo de los primordios en la raíz principal parece influir, en cierto grado, la presencia de otros primordios. En relación a esto, Bunning (1953) observó que, en la raíz principal, había más primordios en fases iniciales de los que luego emergían como raíces laterales. Este hecho fue corroborado más tarde, por

otros autores (Riopel, 1966, 1969; Mallory y cols., 1970), que sugieren la posibilidad de una inhibición entre primordios cercanos en la raíz madre.

4.- INFLUENCIA DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ PRINCIPAL SOBRE LA INICIACION Y DESARROLLO DEL PRL.

Es un hecho comprobado que la eliminación del ápice de la raíz principal altera la iniciación y el desarrollo de los primordios de raíz lateral, así como su frecuencia de aparición.

Los primeros autores que se expresan en este sentido son Thimann (1936), Van Overbeek (1939) y Nagao (1942), los cuales indican que la excisión del ápice de la raíz primaria produce un incremento en el número de PRL. Más tarde Torrey (1950) y Pecket (1957) también opinan que la ausencia del ápice parece fomentar la aparición de nuevos primordios, aunque posteriormente Torrey (1956) observa que, transcurridos cinco días desde la decapitación, el número de primordios disminuye, sobre todo, en las zonas basales de la raíz. Dyanat-Nejad y Neville (1972), describen también que la eliminación del ápice favorece la iniciación de PRL,

incluso al nivel donde se produjo la excisión de la raíz madre. Este hecho ha sido corroborado, asimismo, por Vidal y cols. (1984) y Lloret y cols. (1984, 1985). Bottger (1974) en trabajos sobre *Pisum sativum*, expone que las raíces decapitadas poseen, a las 24 horas de la misma un 50 % más de primordios que las raíces sin decapitar, y este mismo autor (1978) señala que el número de primordios surgidos en las raíces de guisantes aumenta significativamente 8 horas después de la decapitación. Sin embargo, Wightman y Thimann (1980) consideran que eliminando el ápice de la raíz principal se causa un rápido, pero transitorio, aumento en el número de primordios de laterales, lo cual coincide con lo expuesto por Torrey en 1956. Wightmann y Thimann (1980) indican además que el mayor número de primordios aparece en el segmento más apical de la raíz decapitada, lo que está de acuerdo con lo observado por Vidal-Bernabé (1980).

Forsyth y Staden (1981) confirman también que la decapitación de la raíz primaria en *Pisum sativum* incrementa la iniciación de laterales, sobre todo, 12 horas después de la excisión y que, este aumento, es más rápido cuando las raíces se cultivan en la oscuridad.

A su vez, Lloret y cols. (1984) en *Allium cepa* indican que la decapitación aumenta el número de PRL por unidad de longitud de la raíz adventicia y además adelanta el momento de iniciación de estos primordios.

Con respecto a este tema, Golaz y Pilet (1985) en *Zea mays*, señalan el hecho de que la decapitación afecta tanto al lugar de iniciación de primordios (que se desplaza hacia la zona apical de la raíz madre), como a la distribución axial del volumen del primordio observando que, mientras en segmentos de raíces intactas, el volumen del primordio va aumentando a lo largo del eje de la raíz madre, en los segmentos de raíz decapitada el volumen del primordio aumenta en la mitad apical pero disminuye en la mitad basal del segmento. Sin embargo, indican que la decapitación no afecta al número medio de primordios por centímetro de raíz.

Ultimamente, Lloret y cols. (1988), han analizado los efectos que la eliminación del ápice produce sobre las raíces adventicias de *Allium cepa*, comparándolas con raíces intactas que utilizan como control. Observan que la decapitación causa cuatro efectos principales: el cese de la elongación de la raíz adventicia; produce cambios en la

distribución de los PRL a lo largo de la raíz madre, así como, cambios en la frecuencia y localización de los grupos de PRL, que son más numerosos en las raíces decapitadas que en las intactas. Por último, indican que la decapitación produce un incremento en el número de PRL por centímetro de raíz adventicia.

5.- INFLUENCIA DE FACTORES AMBIENTALES.

Se han realizado diversos estudios para conocer los efectos que, sobre la iniciación y desarrollo de los PRL, puede producir la variación de las concentraciones de sucrosa. La sucrosa es usada como suplemento del medio de cultivo en el que se depositan las raíces excindidas (separadas de la planta).

Así, MacLeod y Thompson (1982), trabajando con cuatro especies (*Pisum sativum*, *Vicia faba*, *Zea mays* y *Phaseolus*), indican que la variación en las concentraciones de sucrosa exógena (de 0'5 % a 8 %) no aumenta la iniciación de primordios en *Pisum sativum* y *Vicia faba*; que la velocidad de crecimiento del primordio no alcanza nunca a la de los primordios de las plantas intactas de control y que, después de seis días de cultivo, no se observa emergencia de

laterales en ninguna de estas dos especies. En contraste, en Zea mays y Phaseolus, la adición de un 6 % de sucrosa al medio de cultivo, hacía que el desarrollo del primordio fuese similar al de las correspondientes plantas intactas. Estos autores concluyen que algunos de los factores necesarios para el desarrollo del primordio deben estar presentes en la cantidad adecuada en raíces excindidas de Zea mays y Phaseolus, pero no en las de Pisum sativum y Vicia faba, o bien, que los factores que controlan el desarrollo, son diferentes en estas dos últimas especies.

Recientemente Barlow y Adam (1988), en tomate, opinan que la elongación de las raíces laterales se ve afectada por las distintas concentraciones de sucrosa suministrada al medio de cultivo de la raíz.

Otro factor que ha sido estudiado es la luz. Forsyth y Staden (1981) indican que la iniciación de primordios es más rápida cuando las raíces se cultivan en la oscuridad. Golaz y Pilet (1985) analizan los efectos de la luz blanca sobre la iniciación y desarrollo de PRL. En sus observaciones encuentran que la luz blanca afecta, retardando, la formación de raíces laterales a dos niveles: en la

iniciación del primordio y en la elongación de la raíz lateral. Sin embargo, las fases de desarrollo comprendidas entre la iniciación del primordio y su emergencia como lateral no parecen ser inhibidas por la luz.

La temperatura es, a su vez, un factor importante en el crecimiento de las raíces. La mayor parte de los estudios acerca de la influencia de la temperatura se han realizado sobre el meristemo apical de la raíz principal. Así, Brown (1951), en *Pisum sativum* estudia los efectos de la temperatura en las diferentes etapas del ciclo celular, concluyendo que todas las fases del ciclo son aceleradas al aumentar la temperatura desde 15 a 20 grados centígrados. Evans y Savage (1959), en *Vicia faba*, indican que la proporción de células en mitosis se incrementa linealmente con el aumento de la temperatura para un rango comprendido entre 3 y 25 grados centígrados. Posteriormente, López-Sáez y cols. (1969), en raíces adventicias de *Allium cepa*, encuentra que la velocidad de crecimiento de la raíz se incrementa con la temperatura hasta alcanzar un máximo entre los 25 y 30 grados centígrados, mientras que el ciclo de división celular presenta una duración mínima entre los 30 y 35 grados.

Stone y Taylor (1983) estudian la influencia de la temperatura sobre la elongación de la raíz principal y de las raíces laterales. Experimentan con cuatro temperaturas distintas (17, 21, 25 y 29 grados), encontrando que la velocidad de elongación de la raíz principal es mayor al aumentar la temperatura (21, 25 y 29 grados), pero luego disminuye conforme transcurre el tiempo desde la iniciación de la raíz. En las raíces laterales, la velocidad de elongación aumenta al subir la temperatura a 17, 21 y 25 grados, según pasa el tiempo desde que la raíz emerge, sin embargo esto no ocurre en la experiencia a 29 grados centígrados.

Se ha visto que la tensión de oxígeno muestra un marcado efecto condicionando el crecimiento de la raíz; en relación a esto, López-Sáez y cols. (1969) indican que la velocidad de crecimiento era máxima cuando se le suministraba al medio de cultivo de la raíz, un burbujeo que contenía un 20% de oxígeno (similar a la concentración del mismo en el aire).

IV. CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS DEL PRIMORDIO Y DIFERENCIACION CELULAR.

Las células constituyentes del primordio no son todas iguales; aún en estadios muy iniciales, puede observarse una diversidad morfológica, que más tarde se traducirá en un camino que conducirá a la diferenciación celular.

En *Zea mays*, Karas y McCully (1973) describen que las células epidérmicas del primordio se caracterizan por tener un gran número de pequeñas vacuolas, citoplasma muy basófilo debido a la gran cantidad de ribosomas, y por ser células alargadas. No obstante, en las células epidérmicas más distales a la base del primordio, que son precisamente aquellas que darán lugar a la formación de la cofia, observa que el número de ribosomas es menor, la vacuolización aumenta y el complejo de Golgi aparece más desarrollado que en el resto de las células epidérmicas.

Vidal (1980), en *Allium cepa*, distingue en los PRL de una cierta entidad, una disposición celular distribuida en varias áreas. Así, en la parte central del primordio se encuentran células cuyos núcleos son alargados y contienen 1 o 2 nucléolos; en las zonas laterales las células presentan

núcleos redondeados y el citoplasma es más claro. En la base del primordio las células aparecen muy vacuolizadas y elongadas, mientras que en la zona distal, las células contienen un citoplasma denso. Por último, la capa de células más externa que rodea a este conjunto celular, se observa más diferenciada y constituida por células redondeadas que poseen un núcleo esférico y voluminoso. Observa también figuras mitóticas, fundamentalmente, a nivel subapical del primordio.

La distribución y orientación de las figuras mitóticas, así como su frecuencia en los distintos tipos celulares constituyentes de los primordios, nos podrían indicar el curso del desarrollo de los mismos. En relación con esto, MacLeod (1976) realizó un estudio sobre la frecuencia de husos mitóticos y la orientación que presentaban según las diferentes regiones celulares del primordio, llegando a la conclusión de que las frecuencias son diferentes para cada tipo de tejido.

Cremonini (1974), en el helecho *Marsilea strigosa* (que presenta una célula inicial apical), estudia la frecuencia y localización de mitosis en los primordios de raíz lateral.

Este autor pone en evidencia el hecho de que la actividad mitótica tiende a desplazarse, desde el interior hacia la periferia del primordio, al ir aumentando el número de células del mismo, lo que está de acuerdo con los trabajos de D'Amato y Avanzi (1965) y Avanzi y D'Amato (1967, 1970).

Más recientemente, Garcia de la Puerta y cols. (1987) en *Allium cepa*, realizaron otros estudios preliminares sobre la distribución de las mitosis en los primordios de raíces laterales .

MATERIAL Y METODO

En este capítulo vamos a establecer los siguientes apartados:

- 1.- Material utilizado.
- 2.- Obtención y procesamiento del material.
- 3.- Técnicas utilizadas en este proceso.
- 4.- Análisis a microscopía óptica:
 - 4.1 Dibujos con la cámara clara.
 - 4.2 Parámetros medidos:
 - 4.2.a. Altura del corte central del primordio.
 - 4.2.b. Área del corte central.
 - 4.2.c. Volumen del primordio.
 - 4.2.d. Estudio de las mitosis hasta la emergencia del primordio.
 - 4.2.e. Sobre el número de células por el primordio.
 - 4.2.f. Medida de las células.
- 5.- Tratamiento estadístico.

=====

M A T E R I A L Y M E T O D O

=====

En este capítulo vamos a establecer los siguientes apartados:

- 1.- Material utilizado.
- 2.- Obtención y procesamiento del material.
- 3.- Técnicas utilizadas en este proceso.
- 4.- Análisis a microscopía óptica:
 - 4.1 Dibujos con la cámara clara.
 - 4.2 Parámetros medidos:
 - 4.2.a. Altura del corte central del primordio.
 - 4.2.b. Área del corte central.
 - 4.2.c. Volumen del primordio.
 - 4.2.d. Estudio de las mitosis hasta la emergencia del primordio.
 - 4.2.e. Sobre el número de ciclos celulares sufridos por el primordio.
 - 4.2.f. Medida de las células.
- 5.- Tratamiento estadístico.

En este capítulo vamos a establecer los siguientes apartados:

El presente trabajo se ha realizado sobre 30 tubos de Aitén.

- 1.- Material utilizado.
- 2.- Obtención y procesamiento del material.
- 3.- Técnicas utilizadas en este proceso.

4.- Análisis a microscopía óptica:

4.1 Dibujos con la cámara clara.

4.2 Parámetros medidos:

4.2.a. Altura del corte central del primordio.
4.2.b. Área del corte central.
4.2.c. Volumen del primordio.
4.2.d. Estudio de las mitosis hasta la emergencia del primordio.

4.2.e. Sobre el número de ciclos celulares sufridos por el primordio.

4.2.f. Medida de las células.

5.- Tratamiento estadístico.

1.- Material utilizado.

El presente trabajo se ha realizado sobre 30 bulbos de *Allium cepa*, variedad Francesa, en los cuales estudiamos 168 raíces adventicias y 842 primordios de raíces laterales. Concretamente los primordios estudiados son los pertenecientes a la zona media de las raíces adventicias que habían sido decapitadas.

2.- Obtención y procesamiento del material.

Se tomaron bulbos de *Allium cepa*, variedad Francesa y, tras limpiar sus coronillas de algunas raíces secas, fueron puestos en un cultivo hidropónico donde se mantuvieron en oscuridad permanente y a una temperatura constante de 22 ± 0.5 grados centígrados.

Las experiencias siempre se pusieron en marcha a una hora determinada (9 a.m.) y se observó el emerger de las raíces adventicias tras 24 horas de cultivo. En cada bulbo dejamos crecer sólo 12 raíces adventicias que procuramos fuesen lo más homogéneas posible entre sí, quitando diariamente las que iban saliendo de nuevo.

Después de 5 días de crecimiento, y siempre a la misma hora en que se puso en marcha la experiencia (9 a.m.), fueron eliminados los ápices de la mitad de estas raíces en cada bulbo, dejándose las otras intactas. A partir de este momento, una raíz decapitada, esto es sin ápice, y otra sin decapitar fueron cosechadas a intervalos regulares de 12 horas.

Las raíces recogidas eran introducidas en fijador de Lewitsky durante 12 horas, tras las cuales pasaban a formalina al 4%. La raíz adventicia era aquí mantenida de 5 a 8 días, ya que vimos que la permanencia en esta solución favorecía la posterior transparentación de las raíces. A continuación eran llevadas en sucesivas deshidrataciones en alcohol de 30 y 50 grados, hasta alcohol de 70 grados, donde permanecieron durante 12 horas más, con objeto de que se hicieran más transparentes y los primordios pudieran detectarse con facilidad.

Las raíces en alcohol de 70 grados se fueron colocando en unas placas de Petri donde, una vez medida la longitud total de la raíz adventicia, se dividió ésta en tres partes iguales que fueron denominadas de la siguiente forma:

- zona basal, la más cercana al bulbo,
- zona apical, el fragmento más alejado del bulbo
- zona media, el fragmento comprendido entre los dos anteriores.

La longitud media de cada uno de estos segmentos de raíz adventicia fue de 29 +/- 0.5 milímetros.

Nuestro trabajo fue realizado exclusivamente sobre los primordios obtenidos en la zona media de las raíces decapitadas. Dichas raíces favorecen el desarrollo, ó mejor, la iniciación de primordios, y el escoger la zona media fue porque en ella la salida de primordios es más regular.

Los trozos de raíz pertenecientes a la zona media fueron examinados por transparencia con una lupa Swift, de forma que los primordios presentes eran visualizados. Determinada su presencia, y el lugar donde estaban ubicados, se cortaron fragmentos de 1 a 2 mm. de la raíz adventicia que los contenía, fragmentos que eran preparados para su posterior inclusión en parafina.

Los primordios obtenidos de esta forma se clasificaron del siguiente modo:

Experiencia I = Comprende los primordios procedentes de la zona media de las raíces adventicias decapitadas, recolectados 12 horas después de su decapitación, de forma que el tiempo total de incubación de estas raíces es de 5 días y 12 horas.

Experiencia II = lo componen los primordios recogidos 24 horas después de la decapitación. Así pues, las raíces adventicias tienen un tiempo de incubación de 5 días más 24 horas.

Experiencia III = Corresponde a los primordios recogidos a las 36 horas de la decapitación. El tiempo total de incubación de las raíces adventicias es por tanto de 5 días más 36 horas.

Experiencia IV = Corresponde a los primordios recogidos a las 48 horas de la decapitación y su raíz adventicia tiene 5 días más 48 horas de tiempo total de incubación.

Experiencia V = Son los primordios recogidos a las 60 horas de la decapitación. El tiempo total de incubación de la raíz adventicia es de 5 días más 60 horas.

Experiencia VI = Primordios recogidos a las 72 horas de la decapitación, con un tiempo total de incubación de la raíz adventicia de 5 días más 72 horas.

Experiencia VII = Con primordios obtenidos a las 84 horas de la decapitación y tiempo total de incubación de las raíces adventicias de 5 días y 84 horas.

Experiencia VIII = Son los primordios recogidos a las 96 horas de la decapitación. El total de incubación de las raíces será de 5 días más 96 horas.

Experiencia IX = Corresponden los primordios recogidos a las 108 horas de la decapitación. Tiempo total de incubación de las raíces: 5 días más 108 horas.

Experiencia X = con primordios recogidos a las 120 horas de la decapitación y un tiempo total de incubación de las raíces adventicias de 5 días y 120 horas.

Los fragmentos de raíz con los primordios correspondientes a estos 10 grupos establecidos, tras terminar su deshidratación, fueron incluidos en bloques de parafina de punto de fusión entre 51 y 53 grados C y posteriormente preparados para ser analizados a microscopía óptica.

3.- Técnicas utilizadas en este proceso.

3.1 Técnicas de cultivo.

La incubación de los bulbos de *Allium cepa* tuvo lugar en un armario de cultivo Koxka (que permite una temperatura constante en su interior mediante un proceso de frío-calor), en el que dispusimos un sistema de vasos especiales para albergar a los bulbos con una capacidad de 1.5 litros. El medio de cultivo fue agua del grifo filtrada que permanecía, antes de ser usada, 24 horas en el armario para que alcanzara la temperatura del medio.

Los recipientes estaban comunicados entre ellos a fin de facilitar el cambio de agua y a cada vaso llegaba una

goma procedente de una bomba de aireación , que permite la ventilación del medio de cultivo. El burbujeo producido por este sistema provoca un movimiento continuo del agua que es beneficioso para el desarrollo de las raíces adventicias. La aireación tenía una intensidad de 15 cc por minuto y el aire era previamente humidificado mediante un frasco lavador antes de entrar en el recipiente de cultivo.

El agua del medio era cambiada diariamente.

3.2 Fijación.

Se utilizaron tres tipos de fijadores:

I : Solución fijadora de Lewitsky:

Consta a su vez de dos tipos de soluciones:

- Sol. A : formalina al 20%. Se prepara mezclando en proporción 1:1 formaldehido al 40% y agua destilada.

- Sol. B: anhídrido crómico (CrO₃) .. 5 gr.

agua destilada 100 cc.

En el momento de usarla se toman partes iguales de ambas soluciones A y B y se mezclan.

II: Preparación del FAA.

Para 100 cc de este producto se toman:

- alcohol 50 grados 90 cc
- ácido acético glacial 5 cc
- formaldehído al 40% 5 cc

III: Formalina al 4% :

- Formaldehído al 40% 10 cc
- Agua destilada 90 cc

De los distintos tipos de fijación ensayados el que nos dió mejores resultados y, por tanto, definitivamente empleado fue el de Lewitsky, por ser el que menos retracción producía.

3.3. Deshidratación.

Era realizada en una serie de alcoholes:

- alcohol de 30 grados durante 1 hora
- alcohol de 50 grados durante 1 hora
- alcohol de 70 grados durante 12 horas.

Es en esta última solución donde se realiza la visualización de los primordios.

- alcohol de 90 grados durante 1 hora
- alcohol de 96 grados durante 1 hora
- alcohol de 100 grados durante 1 hora
- alcohol de 100 grados durante 1 hora

3.4 Aclarado.

El alcohol de 100 grados era sustituido poco a poco por xilol. Este proceso lo realizamos de la siguiente forma: En una serie de 5 vasos de precipitado pusimos una mezcla de alcohol-xilol en las siguientes proporciones =

- vaso 1: 5 partes de alcohol y 1 parte de xilol

- vaso 2: 4 partes de alcohol y 2 partes de xilol
- vaso 3: 3 partes de alcohol y 3 de xilol
- vaso 4: 2 partes de alcohol y 4 de xilol
- vaso 5: 1 parte de alcohol y 5 de xilol.

El material a incluir va pasando por esta serie, cambiando de recipiente cada 5 minutos, y por último usamos un sexto vaso que contiene solo xilol, permaneciendo en él las raíces 30 minutos, aunque renovando este medio 3 veces.

3.5 Inclusión en parafina.

El paso de xilol a parafina fue también paulatino:

En tres vasos de precipitado con proporciones crecientes de parafina con respecto al xilol (xilol/parafina = 3:1, 2:2 y 1:3), permaneció el material 10 minutos en cada uno. Posteriormente se pasan a parafina pura que es renovada cada cierto tiempo:

- parafina I = 4 horas
- parafina II = 6 horas
- parafina III = 8 horas.

Por último los fragmentos de raíz se incluían en bloques de aproximadamente 1 x 1 x 0.5 cm., donde se les daba la orientación deseada, antes de que la parafina solidificara, a temperatura ambiente, pasándolos a continuación a placas de Petri con agua fría. Los bloques fueron conservados en frigorífico hasta el momento de su utilización.

3.6 Secciones.

El corte de los bloques se realizó con un microtomo de rotación Leitz; nos resultó imprescindible utilizar cuchillas desechables. Para el estudio de los diferentes parámetros de los primordios se realizaron cortes transversales al eje longitudinal de la raíz adventicia y la distancia entre los cortes fue de 8 micras.

3.7 Adhesión al portaobjetos.

Los cortes se depositan sobre portaobjetos a los que se les ha impregnado de una fina película de albúmina y de una capa de agua. La extensión de los cortes se realiza al poner estos portas sobre una plancha a temperatura ligeramente inferior al punto de fusión de la parafina.

Los portaobjetos con sus cortes correspondientes pasan después a una estufa a 40 grados C donde permanecen durante 24 horas.

Utilizamos dos tipos de albúmina:

- Albúmina de Mayer. Se obtiene de la siguiente forma:

. clara de huevo filtrada 50 cc

. glicerina filtrada 50 cc

Se mezcla y agita hasta conseguir una mezcla homogénea.

. timol 1 gr.

Se mantiene en frigorífico.

- Albúmina liofilizada al 2%: 2 gramos de albúmina en 100 ml de agua destilada conservada en frigorífico.

3.8 Eliminación de la parafina.

Se realiza en la estufa a 40 grados , con xilol caliente durante 15 minutos.

3.9 Rehidratación de los cortes.

Se pasaron por una serie decreciente de alcoholes de 100, 90, 70 y 50 grados, permaneciendo 1 minuto en cada uno de ellos y finalmente se pasaron a agua destilada durante otro minuto.

3.10 Tinción.

Se usaron dos diferentes tinciones:

a. Monocrómica : solo con safranina acuosa al 0.05 % tamponada con $\text{NH}_4^+/\text{NH}_3$ a pH 10.6 durante 5 minutos.

b. Dicrómica: Consta de dos colorantes, la safranina-O-acuosa y el fast-green o verde fijo.

Los cortes rehidratados permanecieron en safranina tamponada con el tampón amonio-amoniaco durante una hora y media, se lavaron después con agua destilada y sufrieron pasos sucesivos de 15 segundos en alcohol de 50 y de 70 grados para pasar, durante 90 segundos, a fast-green; por último se introdujeron en alcohol de 100 grados durante 1 minuto cambiando, en este tiempo, varias veces este medio.

Finalmente son aclarados con xilol y montados definitivamente en Eukitt.

- Preparación del tampón amonio/amoniaco:

. sulfato amónico 0.264 gr.
. amoniaco al 25% 6.68 gr.
. agua destilada 461.3 cc.

- Preparación de la safranina O acuosa:

. safranina 1 gr.
. tampón NH₄/NH₃ a pH 10.6 . . . 100 cc.
. agua destilada 100 cc.

Así obtuvimos safranina al 0.5% que era empleada para las tinciones dicrómicas con fast-green. Para utilizarla como único colorante se diluía, en proporción 1:10, con agua destilada con lo que se obtiene safranina-0 al 0.05%

- Preparación del fast-green:

. fast-green 0.2 gr.
. alcohol 96 grados 100 cc.

4.- Análisis a microscopía óptica.

4.1 Dibujo de los primordios con la cámara clara.

Para realizar las posteriores medidas de los primordios fue necesario dibujar el contorno de los mismos utilizando una cámara clara incorporada a un microscopio Zeiss.

Con el fin de evitar una posible distorsión en la proyección de las secciones de los primordios, se utilizó un atril cuya superficie presentaba un ángulo de 45 grados. Sobre dicha superficie se disponía el papel en el que se realizaba el dibujo de cada sección, cuidando que la cámara clara tuviera una inclinación paralela a la superficie del atril.

De acuerdo con las necesidades del estudio y con objeto de determinar el número mínimo estadísticamente significativo de secciones a tener en cuenta a la hora de calcular el volumen de cada primordio, procedimos en primer lugar a dibujar:

a) El número total de cortes de cuatro primordios de distinto grado de desarrollo, elegidos azarosamente.

b) Una vez analizada tal situación se comprobó que sólo era necesario, como luego veremos, dibujar :

Una de cada ocho secciones para hallar el volumen del primordio. Para ello, utilizamos una tabla de números aleatorios del 1 al 8, representativa de los ocho primeros cortes del primordio; entre ellos se elegía uno al azar y, a partir del mismo, se dibujaban los cortes correspondientes siguiendo la serie.

c) Finalmente se realizó un dibujo de la sección correspondiente al corte central de cada primordio y los sectores ó regiones considerados en el mismo para los estudios posteriores.

Los dibujos de los primordios constitutivos de las experiencias I a V fueron realizados utilizando un objetivo de 25 x aumentos, mientras que para los de las experiencias VI a X se hicieron con un objetivo de 16 x. En ambos casos el ocular fue de 10 x. En cada uno de los primordios dibujados se representó la escala de los aumentos usados.

4.2. Parámetros medidos.

4.2.a. Altura del corte central del primordio.

Esta medida se realizó usando un micrómetro ocular sobre un microscopio óptico. La longitud fue tomada en el corte central de cada primordio de la siguiente forma: se trazó una línea que iba desde los 2 ó 3 pequeños vasos de protoxilema de la base del primordio hasta el extremo apical del mismo y se situó, sobre esa línea, la escala del micrómetro ocular haciendo coincidir exactamente el 0 de dicha escala con la pared celular más próxima al primordio de los tres vasos citados. Después, y girando el tornillo del micrómetro ocular, se fue desplazando a lo largo de la escala la doble línea hasta que el ápice del primordio quedó comprendido exactamente entre una y otra línea. Sobre la escala, y con la graduación del tornillo del ocular, obtuvimos la medida de la altura.

4.2.b. Area del corte central.

Se realizó sobre el dibujo de cámara clara correspondiente a la sección del corte central del primordio. Para lograr esta medida nos ayudamos de un IBAS

KONTRON que consta de: una unidad central, un analizador de imagen, una unidad impresora y un tablero "digitalizador".

Con el lápiz eléctrico y en el tablero digitalizador, se va repasando el contorno de los dibujos de las secciones centrales de cada primordio. El IBAS KONTRON, por medio del programa utilizado, halla el área de cada sección y la archiva para su posterior utilización con vistas a relacionar y obtener los valores de áreas y volúmenes totales.

4.2.c. Volumen de cada primordio.

Para obtener el volumen fue necesario emplear, de los dibujos realizados en la cámara clara, cierto número de secciones representativas del total, en cada caso, de cada una de estas estructuras y se procedió a su cálculo con el analizador de imagen y el programa oportuno al que era necesario suministrarle, además de las secciones necesarias, la distancia de cada una de ellas al primer corte del primordio.

Para conocer el número de secciones de cada primordio que era necesario dibujar para obtener este parámetro, hicimos un estudio estadístico en el que tomamos 4 primordios de distinto grado de desarrollo y, en el conjunto, se dibujaron todas las secciones de que constaban dichas estructuras. Con ayuda del analizador de imagen obtuvimos para cada primordio los volúmenes correspondientes de la siguiente forma:

1. Tomando todos los cortes de que consta el primordio: de esta forma obteníamos el volumen real de cada uno de los primordios utilizados para esta prueba.

2. Considerando un corte de cada dos, 1 de cada 3, 1 de cada 4 y así sucesivamente hasta 1 de cada 12, obteniéndose en cada caso un volumen determinado.

Sometimos los valores hallados a un análisis estadístico y obtuvimos que, los valores de volumen cuando los primordios contenían más de 60 cortes, eran igualmente fiables tanto si tomábamos todas las secciones del primordio como 1 de cada 10. Para mayor confianza cogimos 1 corte de cada 8, pero cuando un primordio contenía entre 10 y 50 cortes, se tomaron entre un tercio y un sexto del total de

las secciones para evitar variaciones de nivel. Por tanto, para hallar el volumen de cada primordio de nuestras experiencias tuvimos en cuenta los aspectos anteriormente dichos.

4.2.d. Estudio de las mitosis hasta la emergencia del primordio.

A partir de las secciones de los primordios laterales dibujados con la cámara clara, consideradas en cada caso, se recontó en cada una de ellas el número total de figuras mitóticas con objeto de determinar:

a) la cantidad de células que se encontraban en proliferación en los primordios con diferente grado de desarrollo.

b) la frecuencia de células en cada una de las etapas del ciclo mitótico: preprofase, profase, metafase, anafase y telofase.

c) la relación existente entre el volumen del primordio y el número de mitosis.

Para la identificación de las mitosis utilizamos en todos los casos un objetivo de 40 x y un ocular de 10 x aumentos. El recuento se realizó con un contador mecánico manual.

De acuerdo con las características morfológicas presentadas por las figuras mitóticas, consideramos 5 etapas o fases:

- Preprofase: cuando el núcleo de la célula aparece voluminoso y con un elevado grado de condensación cromatínica. El nucléolo ó nucléolos todavía eran visibles.

- Profase: Núcleo más voluminoso que en el caso anterior y con aspecto entre filamentoso y granular. Desvanecimiento de los nucléolos.

- Metafase: Se observa la clásica placa metafásica. Los centrómeros son patentes en las imágenes en que la sección lo permite.

- Anafase: Los cromosomas se encuentran altamente condensados y separados en 2 grupos, uno en cada polo de la célula.

- Telofase: Condensación del material cromatínico. Esta figura era identificada como tal cuando se visualizaba la placa celular. Los núcleos eran de pequeño tamaño y los cromosomas no podían ya ser identificados como entes individuales.

4.2.e. Sobre el número de ciclos celulares sufridos por el primordio.

Basándonos en el trabajo de López-Sáez y cols. (1975) y estableciendo que nuestro modelo de primordio de raíz lateral es similar al que ellos estudian: "Single file model", procedimos a calcular el número de ciclos que nuestros primordios habían sufrido en la columna de células centrales del primordio mediante la fórmula que proponen:

$$N_c = 2^n$$

N_c = número de células de la columna central

n = número de ciclos.

Alguna pequeña variabilidad puede no obstante aparecer en nuestro caso porque el número de células por columna, dado que algunas multiplicaciones celulares no son

paralelas, puede ofrecer una variación al contar de ± 1 . Para resolver tal situación, contamos el número de células presentes en la columna central de la sección transversal mayor del primordio, comenzando desde la célula más basal (adyacente a un polo de protoxilema) y concluyendo por la más apical (que ocupa el extremo opuesto a ésta última).

4.2.f. Medida de las células.

Para conocer el tamaño relativo de las células en los primordios de los diferentes grupos, se recurrió a hallar sus áreas en el corte central. El estudio se efectuó mediante la determinación de dos ejes celulares: el paralelo a la altura del primordio y el perpendicular a éste (periclinal). De cada grupo de primordios, se seleccionaron cuatro al azar para realizar en ellos las medidas.

En los primordios de las experiencias I y II, dado su reducido tamaño, se midieron todas aquellas células del corte central que tenían núcleo.

En los primordios de los grupos restantes, en los que ya se detectaba la existencia de zonas o sectores cuyas

células mostraban algunas diferencias morfológicas o de tamaño, se seleccionaron al azar y siempre en el corte central, diez células (conteniendo núcleo) por cada una de las distintas zonas, y se midieron esos ejes.

Además, en los primordios de todos los grupos, se han medido en las zonas de la adventicia no pertenecientes al primordio, diez células del periciclo, diez de la endodermis y diez de la corteza (próxima al primordio). Los valores estudiados sobre células tomadas siempre al azar, se consiguieron mediante la determinación de los ejes celulares periclinal y anticlinal.

Se obtuvieron los valores medios de todas las medidas y cálculos realizados, así como las correspondientes desviaciones típicas.

5.- Tratamiento estadístico.

5.1. Estudio para la elección del número de cortes mínimo que es necesario emplear para hallar el volumen de los primordios.

Para este trabajo se tomaron tres primordios correspondientes a tres grados de desarrollo distintos y en cada primordio se dibujaron los contornos de todas las secciones que lo componían. A partir de estas secciones y mediante el analizador de imagen, calculamos el volumen real de cada primordio (V).

Posteriormente, se fueron utilizando un número progresivamente menor de secciones de cada primordio (1 de cada 2, 1 de cada 3, 1 de cada 4, etc.). Se midieron sus áreas y, a partir de ellas, por interpolación se calcularon las de los cortes no utilizados. Unas y otras, se sumaron para obtener un área total teórica (A_1, A_2, \dots, A_n), que multiplicados por el grosor de los cortes nos dieron los volúmenes correspondientes (V_1, V_2, \dots, V_n).

Aplicando la fórmula $V - V_x = V_D$

siendo V : volumen real del primordio

V_x : volumen obtenido con el número de secciones
x utilizadas

V_D : diferencia entre el volumen real y el
obtenido para las x secciones empleadas.

A V_D le hallamos el porcentaje de variación (error
experimental) = $V_D / V \times 100$.

Si este porcentaje es menor del 5 %, se puede decir que
la diferencia entre los volúmenes V y V_x no es
significativa.

5.2. Tests de comparación de medias entre determinados parámetros.

Realizamos estos tests de acuerdo con el siguiente
patrón de comparación:

a). Test de comparación de medias para grandes
muestras.

Donde n_1 y n_2 son mayores de 30:

Calculamos la t experimental:

$$t \text{ experimental} = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|}{\sqrt{S_1^2 / n_1 + S_2^2 / n_2}}$$

Se busca la t teórica en las tablas de distribución normal, para un nivel de significación de $\alpha = 0.05$.

$$t / 2 = t \text{ teórica} = 1.96.$$

Comparamos t experimental con t teórica:

- para $t \text{ exp} < t \text{ teor}$, se acepta que $\bar{x}_1 = \bar{x}_2$
- para $t \text{ exp} > t \text{ teor}$, se acepta que $\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$

Siendo:

n = número de elementos componentes de la muestra

t = valor crítico para la aceptación o rechazo de una hipótesis

t teor = valor crítico, teórico

t exp = valor obtenido experimentalmente

\bar{x} = media $\approx x/n$

S^2 = cuasivarianza $\approx (x_i - \bar{x})^2 / n-1$

σ^2 = varianza $\approx (x_i - \bar{x})^2 / n$.

b) Test de comparación de medias para pequeñas muestras.

Donde n_1 y n_2 no es mayor de 30.

Se aplica el test F o test de la varianza, que rechaza o no la hipótesis de que las varianzas de las dos muestras son iguales.

- Se calcula F experimental = S_1^2 / S_2^2 . Este cociente debe ser mayor de 1. En caso contrario, $F_{exp} = S_2^2 / S_1^2$

- La F teórica se busca en las tablas de F - Snedecor, donde vienen tabulados los datos para un nivel de significación dado (0.05 en este caso) y unos grados de libertad ($n - 1$ y $n - 2$) determinados.

- Comparamos la F experimental con la F teórica:

para $F_{exp} < F_{teor}$, se acepta que $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$ (1)

para $F_{exp} > F_{teor}$, se acepta que $\sigma_1^2 \neq \sigma_2^2$ (2)

(1): si las varianzas son iguales: $\sigma_1^2 = \sigma_2^2$

$$\text{se calcula la } t_{exp} = \frac{|\bar{x}_1 - \bar{x}_2|}{\sqrt{\frac{S_1^2 (n_1 - 1) + S_2^2 (n_2 - 1)}{n_1 + n_2 - 2} \left(\frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} \right)}}$$

Se busca la t teórica en las tablas de distribución t de Student para un nivel de significación 0.05 y $n_1 + n_2 - 2$ grados de libertad.

para $t_{\text{exp}} < t_{\text{teor}}$, se acepta que $\bar{x}_1 = \bar{x}_2$

para $t_{\text{exp}} > t_{\text{teor}}$, se acepta que $\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$

(2) Si las varianzas son distintas, hallamos:

$$t_{\text{exp}} = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{S_1^2 / n_1 + S_2^2 / n_2}}$$

$$t_{\text{teor}} = \frac{t_1 (S_1^2 / n_1) + t_2 (S_2^2 / n_2)}{S_1^2 / n_1 + S_2^2 / n_2}$$

La $t_1 = t_{0.05}$ y $n_1 - 1$ (buscada en la tabla t de Student para un nivel de significación 0.05 y $n - 1$ grados de libertad).

La $t_2 = t_{0.05}$ y $n_2 - 1$ grados de libertad.

Para $t_{\text{exp}} < t_{\text{teor}}$, se acepta que $\bar{x}_1 = \bar{x}_2$

Para $t_{\text{exp}} > t_{\text{teor}}$, se acepta que $\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$

Seguendo la metodología descrita anteriormente, se ha llegado a este capítulo de observaciones y resultados, que está constituido por la serie de apartados que se enumeran a continuación:

1. Descripción morfológica.

2. Morfometría de la altura (a), área central (b) y volumen de desarrollo (c) de los primordios.

2.1 Obtención de valores.

2.2 Establecimiento de grupos.

2.3 Velocidad de crecimiento.

3. Catalogación de las características evolutivas de los primordios de raíz lateral en relación con los datos morfométricos.

4. **OBSERVACIONES Y RESULTADOS**

experiencia.

5. Citometría y proliferación.

5.1 Tamaño celular.

5.2 Divisiones celulares.

6. Análisis estadístico.

Siguiendo la metodología descrita anteriormente, se ha llegado a este capítulo de observaciones y resultados, que está constituido por la serie de apartados que se enumeran a continuación: enumeración de cada uno de los 10 tipos de primordios catalogados en el presente trabajo.

1. Descripción morfológica. observada y descrito distintas zonas que presentan unas características citológicas det.
2. Morfometría de la altura (a), área central (b) y volumen de desarrollo(c) de los primordios: medios observado.
 - 2.1 Obtención de valores.
 - 2.2 Establecimiento de grupos. del crecimiento.
 - 2.3 Velocidad de crecimiento.
3. Catologación de las características evolutivas de los primordios de raíz lateral en relación con los datos morfométricos. tes a los primordios encontrados en cada una de dichas experiencias. Para cada primordio fueron obtenidos:
4. Frecuencia de primordios emergidos según el tipo de experiencia. ral y el volumen de la totalidad del primordio; estos parámetros han sido presentados, para una mayor clar.
5. Citometría y proliferación. listados diferentes según las dist
 - 5.1 Tamaño celular realizadas.
 - 5.2 Divisiones celulares.
6. Análisis estadístico.

Más concretamente y antes de pasar a su análisis detallado aclararemos que los estudios han consistido en:

1. Descripción de cada uno de los 10 tipos de primordios catalogados en el presente trabajo.

Para cada tipo, se han observado y descrito distintas zonas que presentan unas características citológicas determinadas; asimismo, se han realizado los esquemas correspondientes a cada morfotipo de primordios observado.

2. Determinaciones morfométricas del crecimiento.

2.1 Como ya se indicó en el capítulo de material y método, se realizaron 10 experiencias a intervalos de 12 en 12 horas; se exponen, en esta sección, los listados correspondientes a los primordios encontrados en cada una de dichas experiencias. Para cada primordio fueron obtenidos: el valor de la altura a nivel central del mismo, el área del corte central y el volumen de la totalidad del primordio; estos parámetros han sido presentados, para una mayor clarificación de las tablas, en listados diferentes según las distintas experiencias realizadas.

2.2 Teniendo en cuenta el valor máximo encontrado para la altura de los primordios en cada experiencia realizada, se procedió a catalogar los diferentes tipos de primordios según su grado de desarrollo.

2.3 Para cada parámetro valorado (altura, área y volumen) se confeccionaron unas tablas de desarrollo que, acompañadas de su representación gráfica, nos dan idea de las variaciones en la velocidad de crecimiento por la que pasan estos primordios.

3. Características específicas sobre el desarrollo de los distintos tipos de primordios.

En este apartado se han estudiado los valores específicos para cada grupo de primordios catalogados (1 al 10), grupos que se han obtenido de cada una de las 10 experiencias llevadas a cabo. Han sido realizados tres listados diferentes para los distintos parámetros medidos (altura, área y volumen) y, a partir de los valores medios encontrados en ellos, se han elaborado las tablas y gráficas generales de desarrollo que representan la evolución desde los primordios menores (de tipo 1) a los mayores o de tipo 10.

4. Análisis del número de primordios originados.

Distribución de dichos primordios según los distintos tipos de experiencia de acuerdo con la edad de los mismos. En este sentido se obtuvo: la media del número de primordios obtenidos por raíz adventicia y los porcentajes que representan dentro de cada tipo y del total de los mismos

5. Análisis citométricos y proliferativos.

5.1 Medidas realizadas sobre las dimensiones de las células en las diferentes zonas constituyentes del primordio y comparación de los valores medios obtenidos.

5.2 Estudio de la intensidad y distribución de las divisiones celulares en la totalidad del primordio y en sus regiones más características. Los 10 tipos de primordios catalogados.

En un primer capítulo de observaciones queremos exponer las características tisulares encontradas en las imágenes ofrecidas por los primordios de las distintas raíces.

Las microfotografías realizadas a microscopio óptico que se exponen a continuación corresponden en todos los casos a secciones de 5 μ m. transversales a la raíz adventicia, excepto la Figura A₂ que se trata de un corte longitudinal a la adv.

1.- Descripción de los 10 tipos de primordios catalogados. transparentados sin seccionar.

Imagen 1.- Imagen de un bulbo de Allium cepa mostrando el desarrollo de raíces adventicias para ofrecer el material que se empleó en los cultivos del presente estudio. Nótese cómo los primordios de laterales todavía no han emergido en la superficie de la adventicia.

En un primer capítulo de observaciones queremos exponer las características tisulares encontradas en las imágenes ofrecidas por los primordios de las distintas edades.

Las microfotografías realizadas a microscopía óptica que se exponen a continuación corresponden en todos los casos a secciones de 8 μm , transversales a la raíz adventicia, excepto la Figura A₂, que se trata de un corte longitudinal a la adventicia, también de 8 μm , y la Imagen 2 que corresponde al material transparentado sin seccionar.

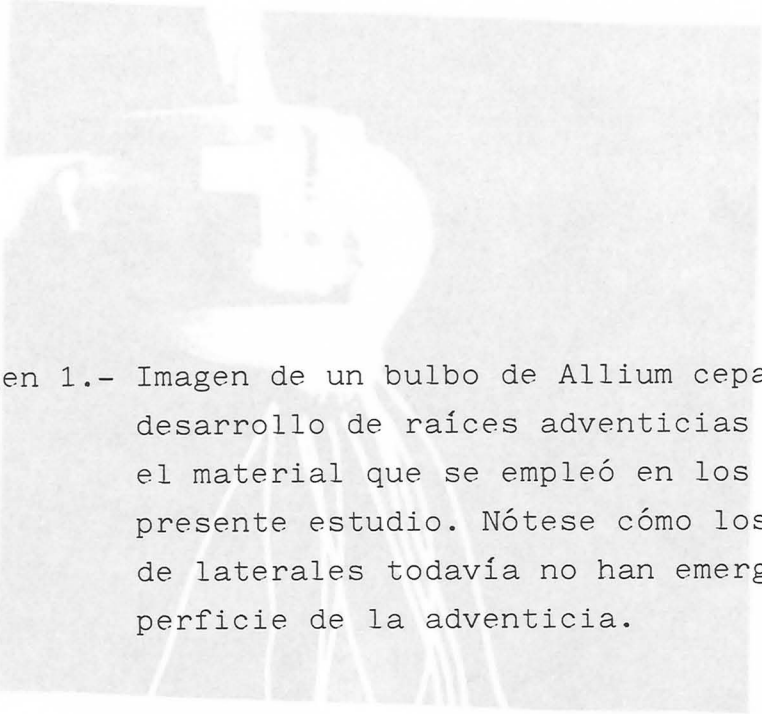


Imagen 1.- Imagen de un bulbo de Allium cepa mostrando el desarrollo de raíces adventicias para ofrecer el material que se empleó en los cultivos del presente estudio. Nótese cómo los primordios de laterales todavía no han emergido en la superficie de la adventicia.

Imagen 1.-

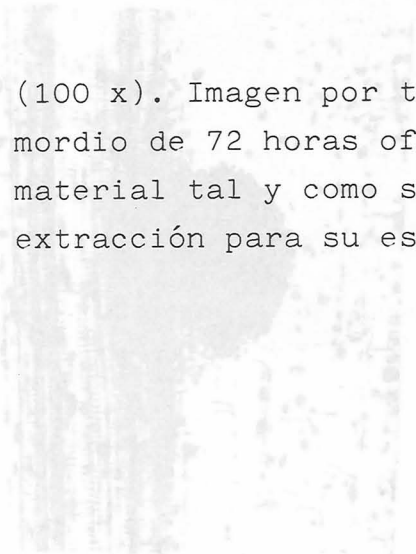


Imagen 2.- (100 x). Imagen por transparencia de un primordio de 72 horas ofreciendo la situación del material tal y como se presentaba antes de la extracción para su estudio.

Imagen 2.- (100 x).

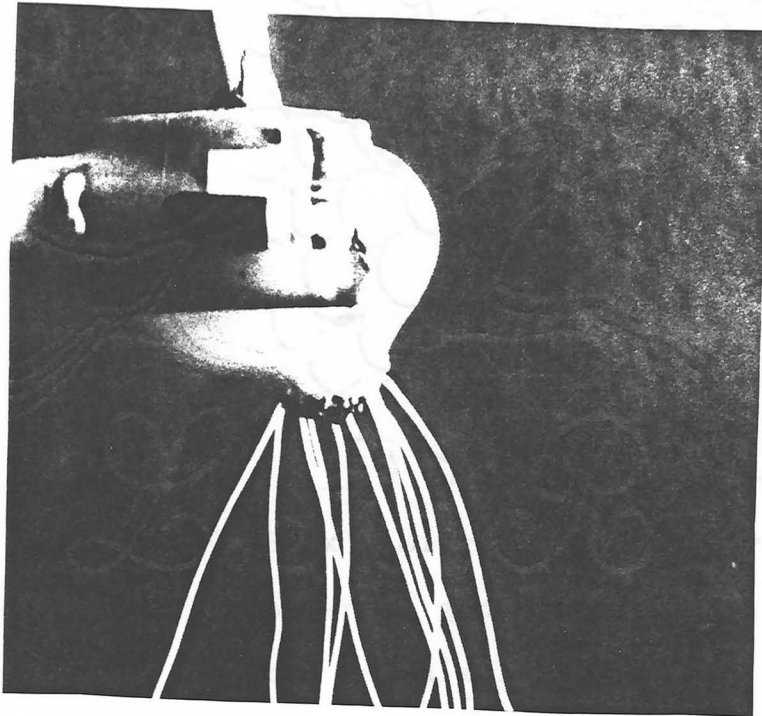


Imagen 1.-

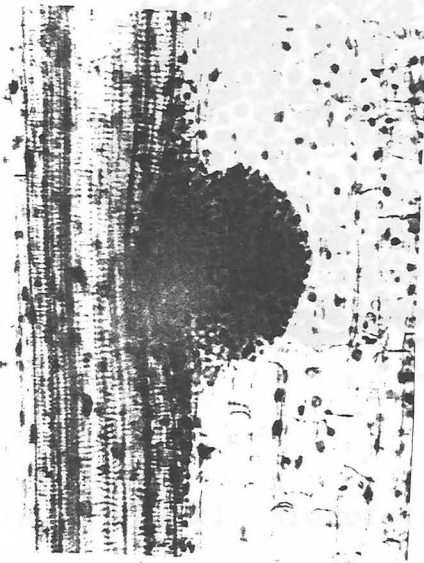


Imagen 2.- (100 x).

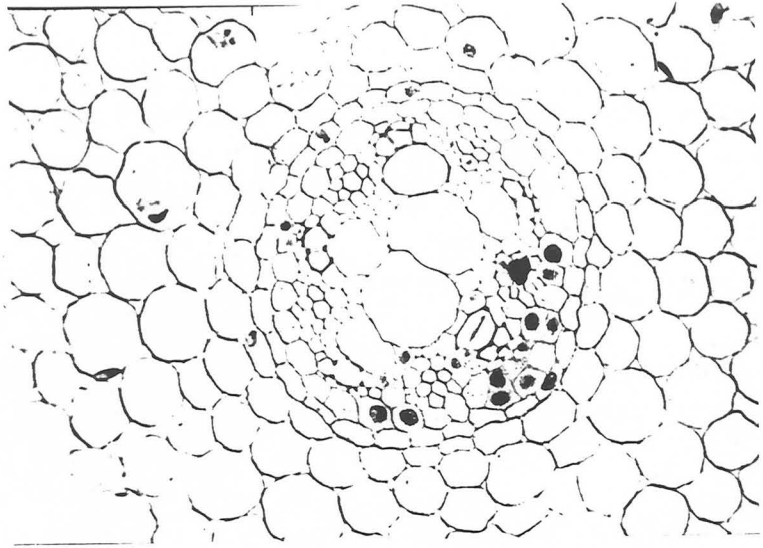


Fig. A₁.- (183 x). Microfotografía ofreciendo la imagen transversal general de la iniciación de un primordio de raíz lateral.



Fig. A₂.- (200x). Microfotografía ofreciendo la imagen longitudinal de dos primordios de diferente grado de desarrollo.

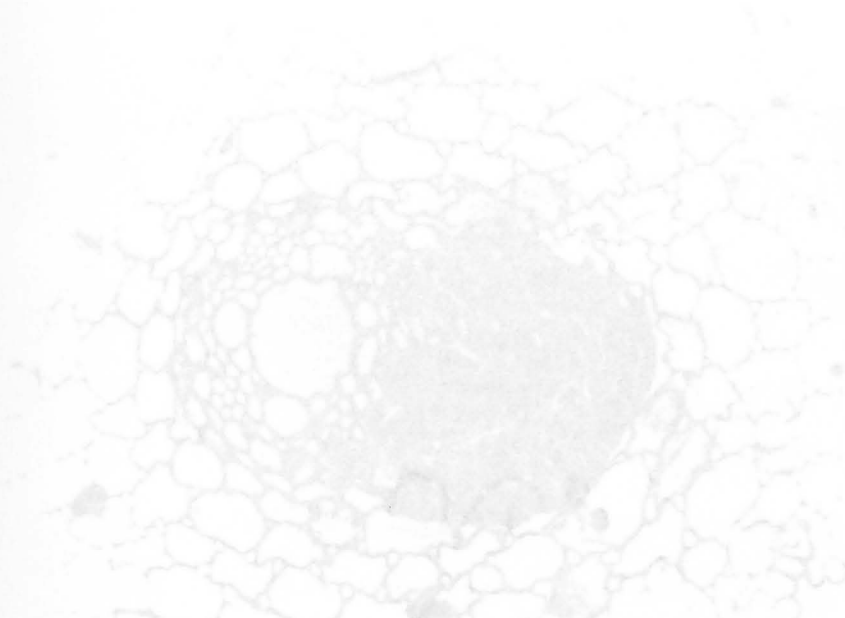


Fig. B₁-

Figura B₁.- (190x). Imagen transversal general de un primordio de 60 horas de desarrollo.

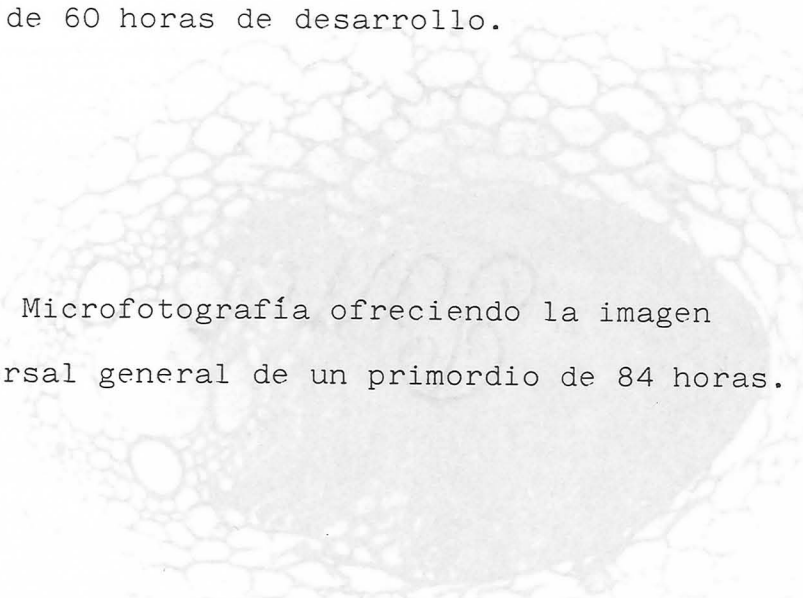


Fig. B₂-

Figura B₂.- (190x). Microfotografía ofreciendo la imagen transversal general de un primordio de 84 horas.

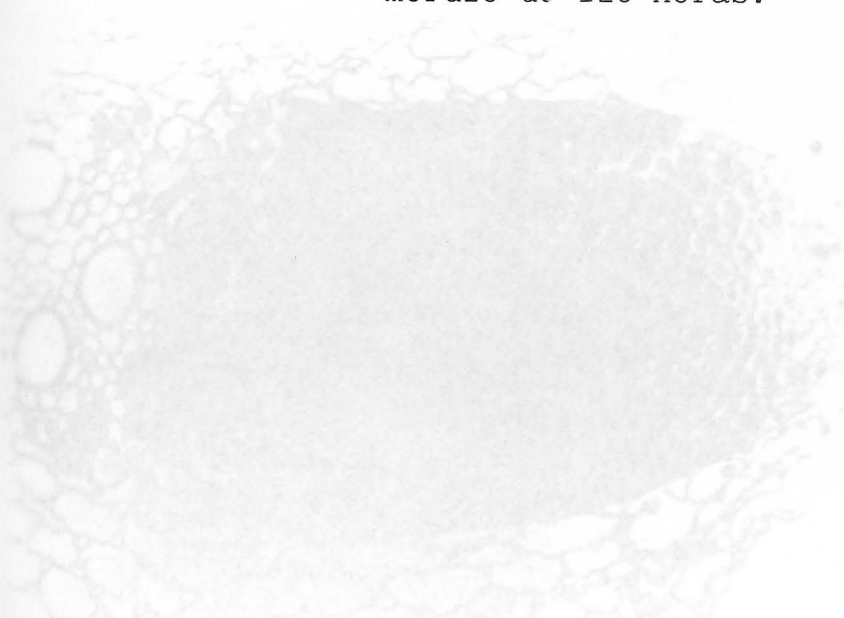


Fig. B₃-

Figura B₃.- (190x). Imagen transversal general de un primordio de 120 horas.

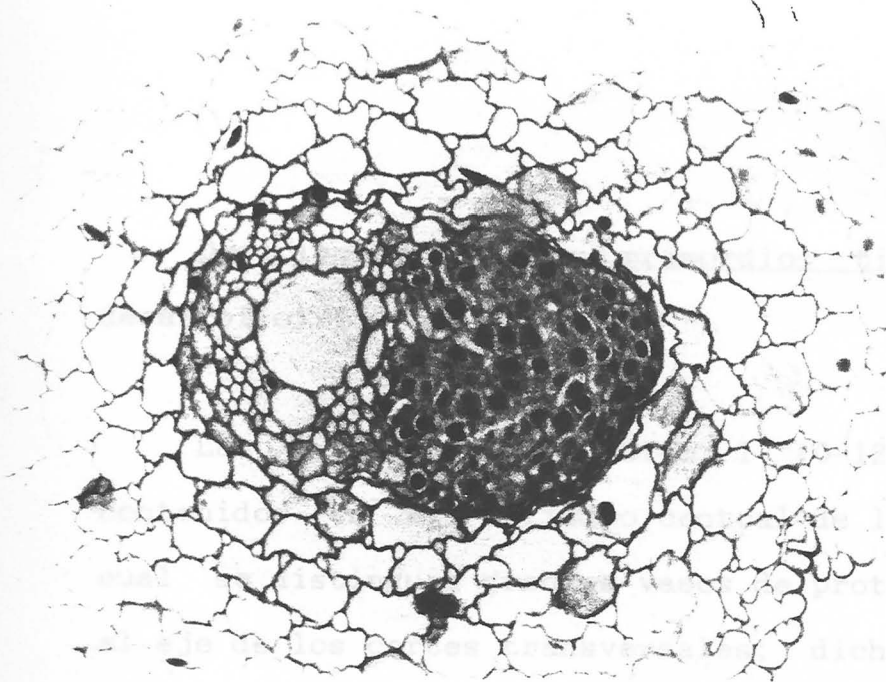


Fig. B₁.-

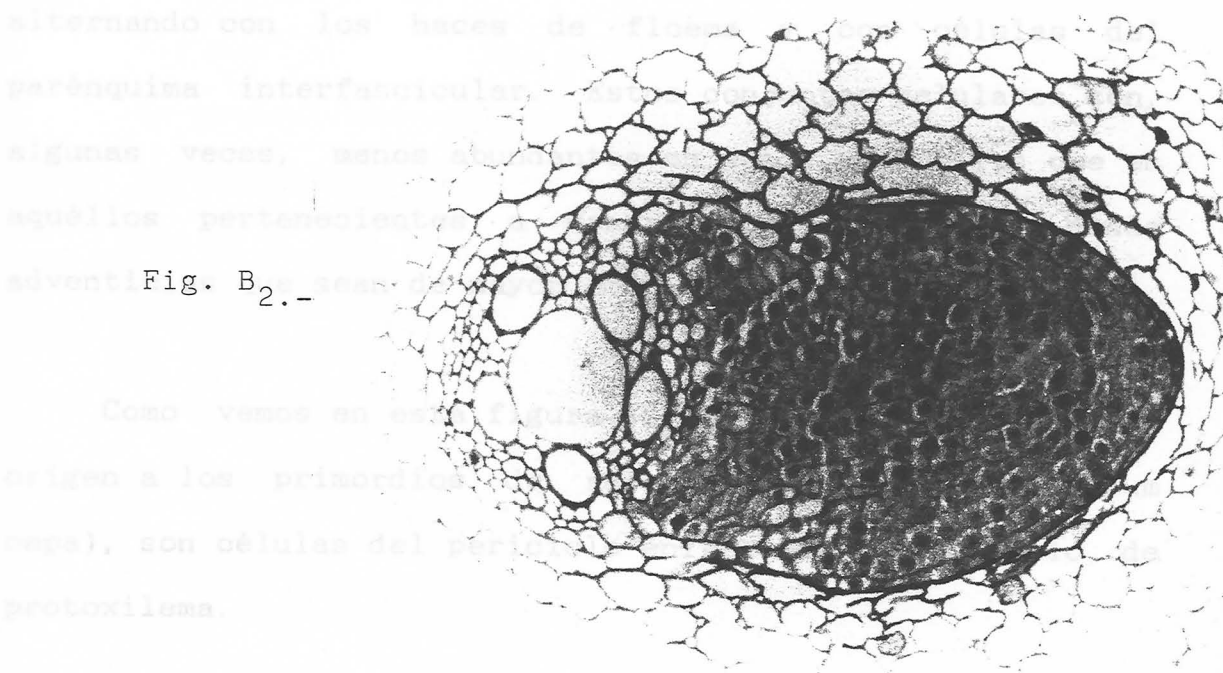


Fig. B₂.-

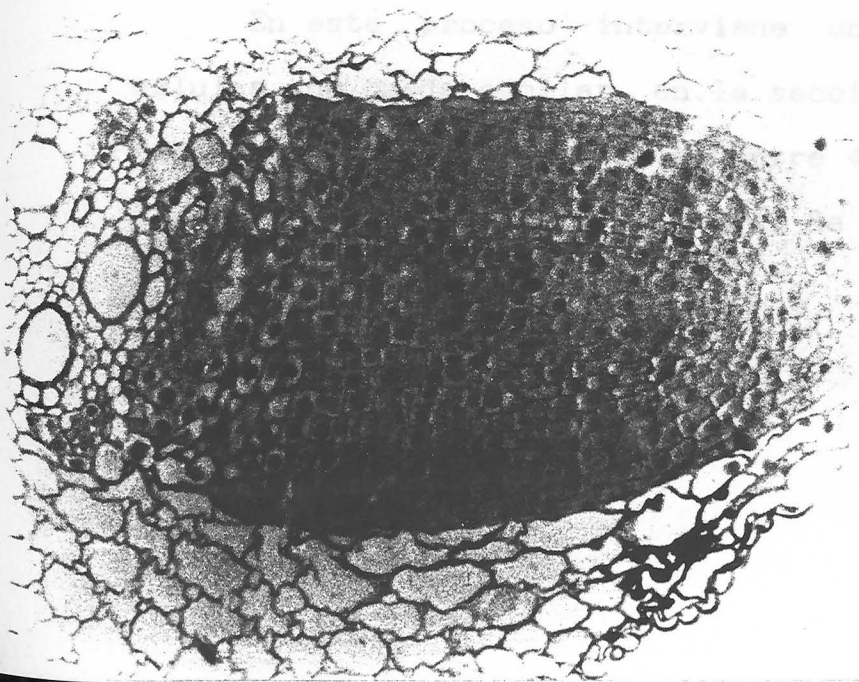


Fig. B₃.-

Descripción de los primordios tipo 1 (12 horas de desarrollo).

Los primordios del tipo 1 (0-12 horas) aparecen contenidos en el cilindro central de la raíz madre, en la cual se distinguen grandes vasos de protoxilema (fig. 1) en el eje de los cortes transversales; dichos vasos aparecen alternando con los haces de floema y con células del parénquima interfascicular. Estos conjuntos celulares son, algunas veces, menos abundantes en estos primordios que en aquéllos pertenecientes a desarrollos obtenidos desde adventicias que sean de mayor edad.

Como vemos en esta figura 1, las células que van a dar origen a los primordios de raíces laterales (en *Allium cepa*), son células del periciclo enfrentadas a un polo de protoxilema.

En este proceso interviene un número variable de células que puede oscilar, en la sección mayor del primordio transversal a la adventicia, entre 4 como mínimo y 11 como máximo, siendo el caso más general de 4 a 6.


A light micrograph showing a central section of a plant primordium. The tissue is composed of several layers of cells. The outermost layer is the pericycle, and the innermost is the endodermis. In the center, a small, developing primordium is visible. The cells are stained, showing their cell walls and nuclei.

Figura 1.- (740 x). Sección central de un primordio tipo 1. Algunas células del periciclo enfrentadas a un polo de protoxilema se han dividido originando 3 estratos celulares. La endodermis, en una de cuyas células se advierte una profase, permanece intacta, rodeando al incipiente primordio.

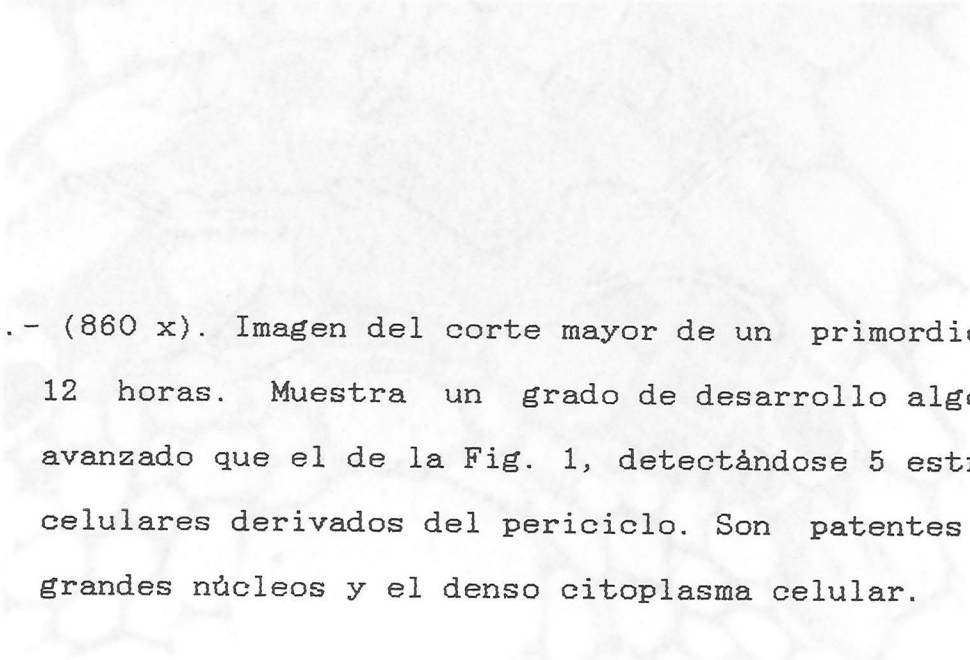
A light micrograph showing a larger section of a plant primordium at 12 hours. The tissue is more developed than in Figure 1. The pericycle shows five distinct layers of cells. The endodermis is clearly visible, and the central primordium is more prominent. The cells have large nuclei and dense cytoplasm.

Figura 2.- (860 x). Imagen del corte mayor de un primordio de 12 horas. Muestra un grado de desarrollo algo más avanzado que el de la Fig. 1, detectándose 5 estratos celulares derivados del periciclo. Son patentes sus grandes núcleos y el denso citoplasma celular.

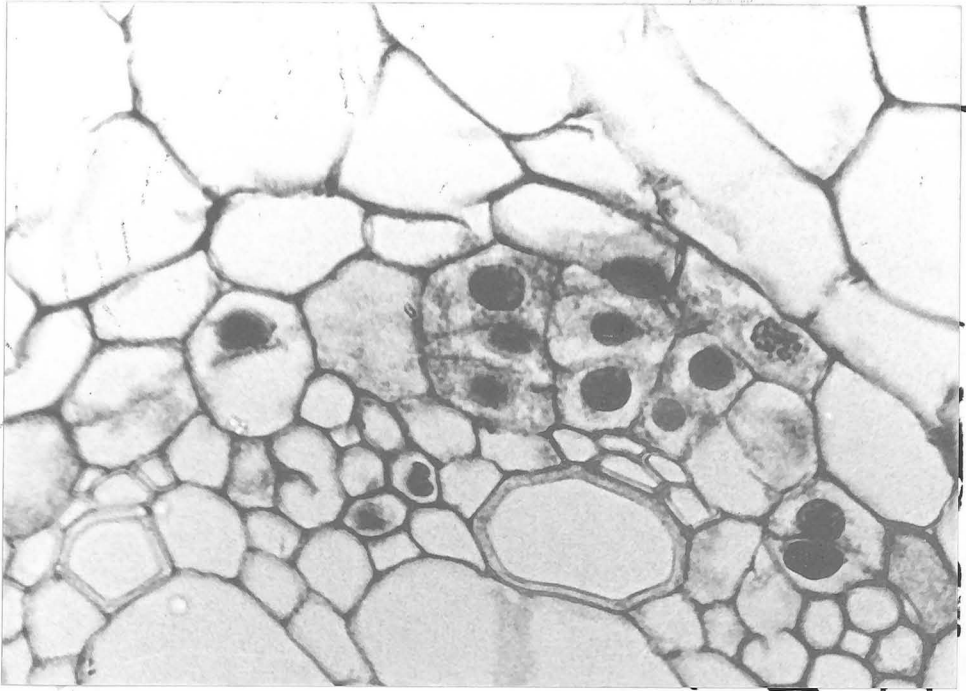


Figura 1.

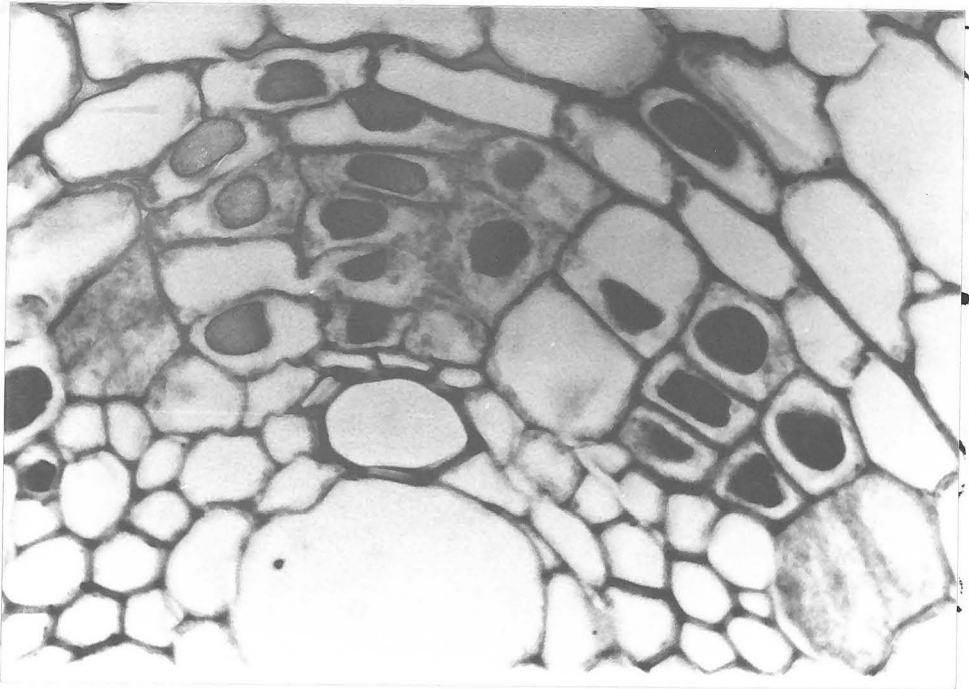
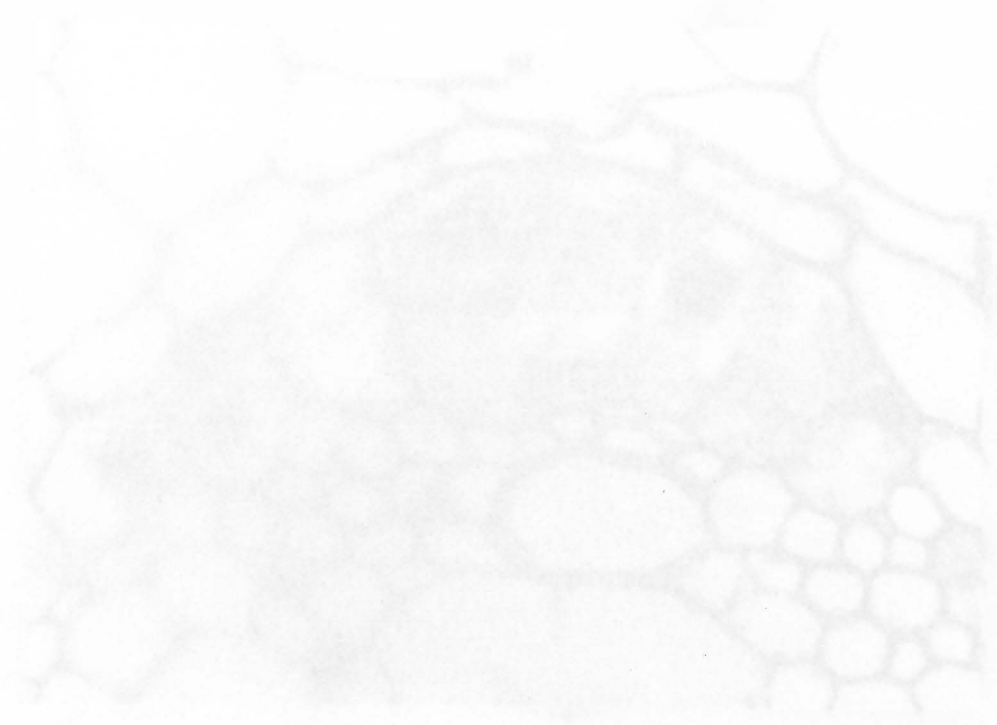
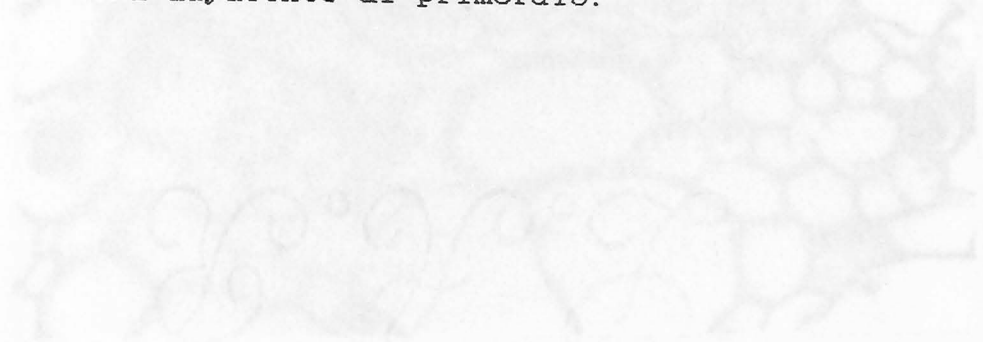


Figura 2.



Figuras 3a y 3b.- (800 x). Secciones de dos primordios tipo 1.

Se advierte el considerable aumento de tamaño de las células implicadas en la iniciación del primordio. La endodermis exhibe la banda de Caspary en sus paredes transversales. Sus células aparecen estrechadas en la zona adyacente al primordio.



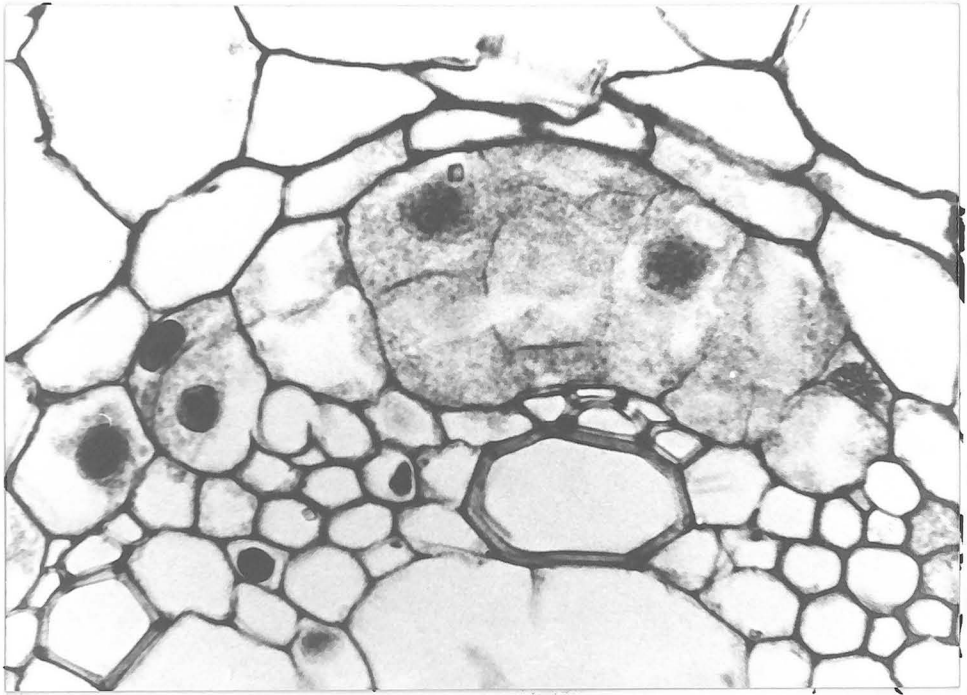


Figura 3a.

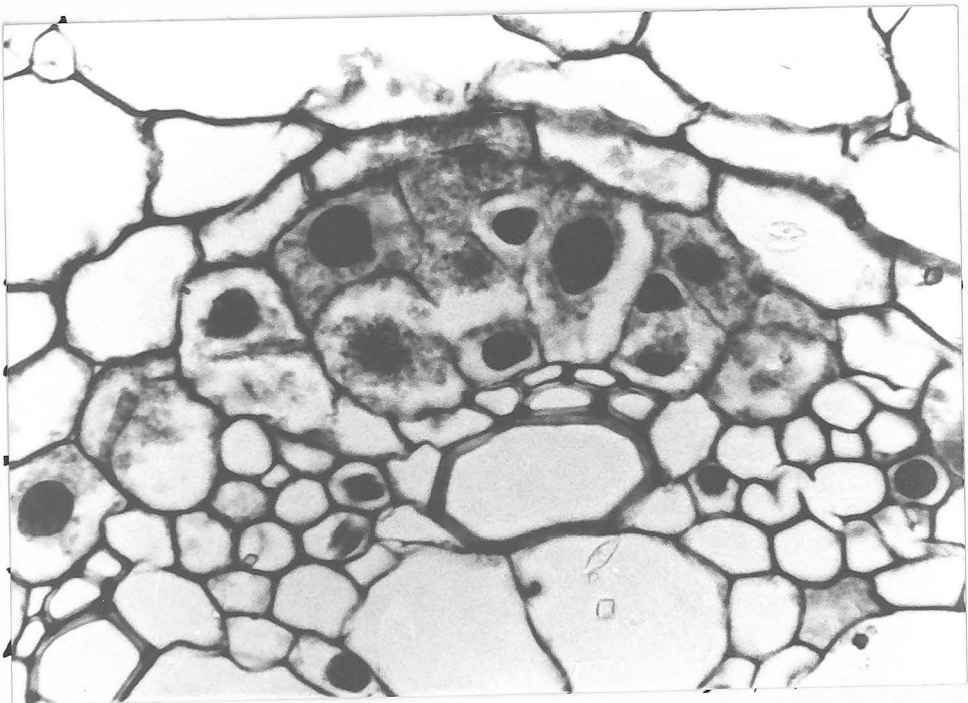


Figura 3b.

Tales células del primordio forman, en principio, un conjunto de elementos que, para el periodo de estas 12 primeras horas de desarrollo, aparecen dispuestos desde 1 a 5 filas como máximo (fig. 2) aunque en raras ocasiones hemos contabilizado 5 estratos. Las células marginales del primordio presentan a lo sumo 2 capas celulares (figs. 1 y 2), con lo que surge el problema de considerar o no responsables del desarrollo primordial esas extensiones laterales.

En lo que representa la extensión circular del periciclo Se distinguen transformaciones en el periciclo (figs. 1 y 2) consistentes en: a) agrandamiento muy considerable de algunas células, b) mayor condensación de su citoplasma, c) aparición más frecuente de la presencia de núcleos y nucléolo (fig. 2), d) puesta de manifiesto de alguna figura mitótica. Estas características se manifiestan, sobre todo, en las secciones centrales del primordio. Hay divisiones celulares con marcada preferencia a la disposición periclinal si bien, en algunos puntos, se detectan tabicaciones con otras orientaciones (figs. 3 a y b).

En la endodermis monoestratificada, que podemos distinguir porque está patente la banda de Caspary, las células que contactan con la periferia del primordio, muestran un estrechamiento de su citoplasma en sentido periclinal (figs. 3 a y b), lo cual determina una aproximación de sus paredes constituyentes. También es apreciable, en muchos casos, cierto grado de condensación citoplasmática e incluso alguna figura mitótica. En lo que representa la extensión circular del perímetro total del cilindro vascular, las células que ofrecen síntomas de reacción llegan a alcanzar en sus casos más amplios casi un 50% de la circunferencia total del cilindro central. La cuestión, como ya se ha presentado anteriormente, es determinar cuales son realmente los elementos responsables del futuro primordio. En el desarrollo más avanzado, pueden extenderse algo hacia ambos lados del mismo. Como resultado, el conjunto celular abarca generalmente un polo de protoxilema y dos de floema si bien, en ocasiones, llega a alcanzar a tres polos de xilema y los dos intermedios de floema (fig. 5 a).

Descripción de los primordios tipo 2 (24 horas de desarrollo).

Llegados a estos momentos de desarrollo, distinguimos que las células del periciclo que inician el primordio en sentido anticlinal (fig. 4), han duplicado aproximadamente su número y vienen en el corte transversal a ser, en la mayor parte de los casos 12, aunque lógicamente hemos encontrado valores extremos entre 8 y 18, siendo estos últimos los más raros. En total se puede considerar que, en volumen contamos con alrededor de 50 células.

Las tabicaciones son fundamentalmente periclinales, aunque se detectan algunas anticlinales. Estas últimas aparecen primeramente en las células más centrales del incipiente primordio y, desde éstas, cuando el desarrollo es más avanzado, pueden extenderse algo hacia ambos lados del mismo. Como resultado, el conjunto celular abarca generalmente un polo de protoxilema y dos de floema si bien, en ocasiones, llega a alcanzar a tres polos de xilema y los dos intermedios de floema (fig. 5 a).

Figura 4.- (800 x). Primordio lateral de 24 horas de desarrollo. Es notable la abundante presencia de núcleos en las células que han experimentado divisiones periclinales y anticlinales. En su extensión, el primordio abarca un polo de protoxilema y dos de floema.

Figuras 5a y 5b.- (800 x). Primordio del mismo tipo que el de la Fig. 4. Nótese las granulaciones citoplasmáticas y la presencia de núcleos en la endodermis y parénquima cortical situados en las proximidades de la proliferación celular sufrida por algunas células del periciclo.

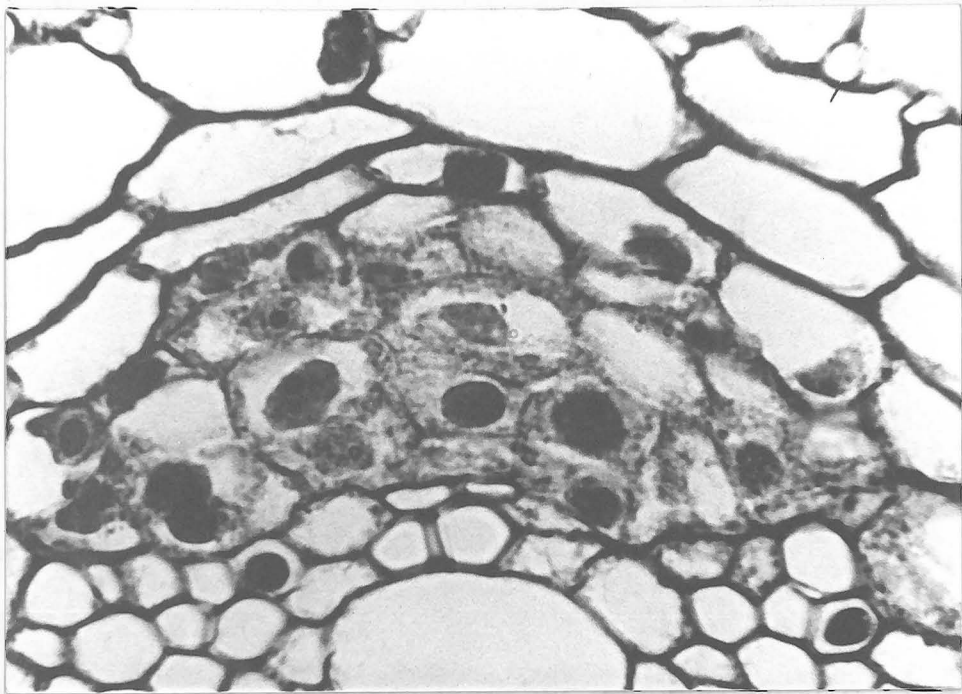


Figura 4.

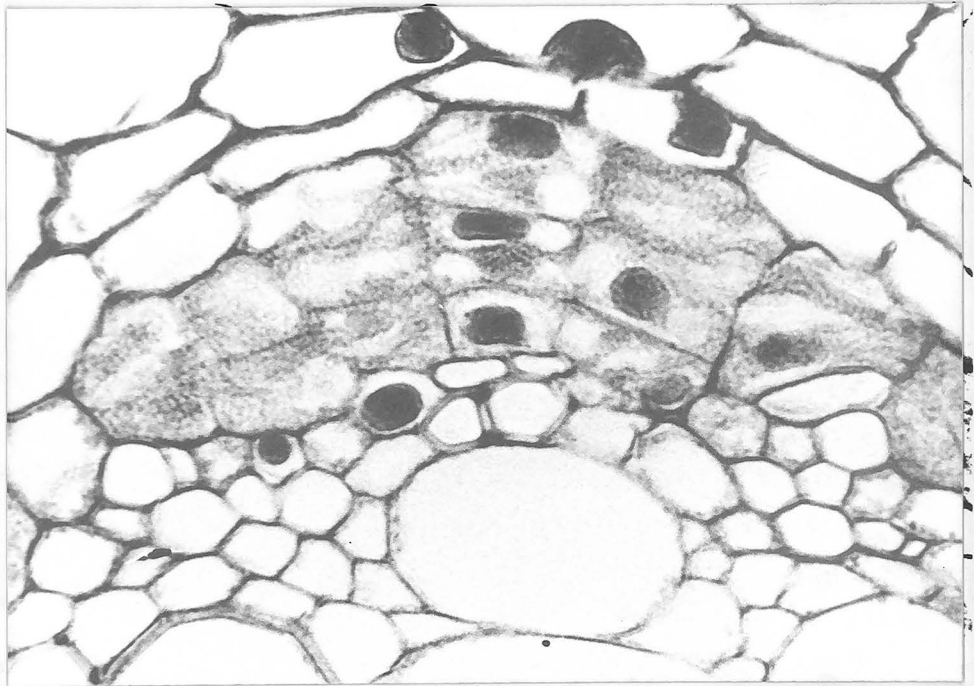


Figura 5a.

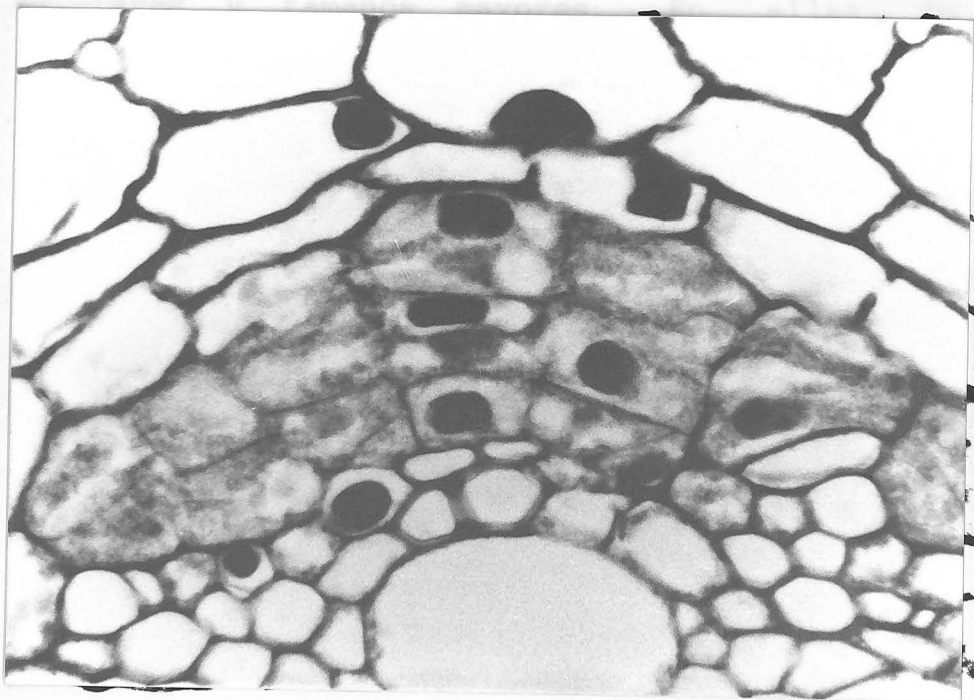


Figura 5b.

destaca el que algunas células aparecen formando, hacia la línea media, como una pequeña bolsa de tabicaciones menos ordenadas. A su nivel, la endodermis se presenta aplanada o comprimida y, en ocasiones, dividida en dos células.

Las secciones transversales que corresponden a los lugares más centrales del primordio son lógicamente las de mayor área, apreciándose además cómo el primordio hace protrusión en la endodermis y en el parénquima de la corteza que le rodea, formando como un pequeño túmulo (fig. 4).

En los primordios más desarrollados pertenecientes a este tipo, se puede encontrar una división periclinal en las dos células endodérmicas situadas en el extremo apical del mismo, de tal modo que en este punto ya no es posible visualizar la banda de Caspary propia de estas células.

En cuanto a las células del parénquima cortical situadas en el entorno del primordio lateral (fig. 5 b), hay que decir que ofrecen núcleos en los que se detectan, con mayor frecuencia que en el resto del parénquima, reacciones celulares y tamaños mayores. En ellas se aprecian esporádicamente figuras mitóticas.

De lo descrito se desprende que, en las regiones más centrales del primordio, se puede apreciar un aumento en altura del mismo en lo que es su dimensión transversal al eje de la adventicia o dirección anticlinal, pero sobre todo

destaca el que algunas células aparecen formando, hacia la línea media, como una pequeña bolsa de tabicaciones menos ordenadas. A su nivel, la endodermis se presenta aplanada o comprimida y, en ocasiones, dividida en dos células.

En este estado de desarrollo y cuando nos encontramos en regiones o cortes que contienen al primordio en su conjunto principal (fig. 6), se observa un considerable incremento en el número de células. Son células que ofrecen aspecto de masa que empuja hacia la corteza y en las que aparece la tabicación tanto anticlinal como periclinal. Una tabicación periclinal puede observarse sobre todo en las 2 filas más laterales del primordio, dando como resultado un número máximo de cuatro células. También se advierte una actividad anticlinal sobre todo en la base del primordio (adyacente a los haces vasculares) que da como resultado entre 16 y 21 células del periciclo en el corte transversal mayor del primordio implicadas en el proceso, abarcando casi siempre de 2 a 3 polos de xilema y 2 de floema. El aspecto, sin embargo, es el de que la tabicación no se presenta de modo tan regular como en los tipos 1 y 2 sino más bien orientada en todas direcciones.

Descripción de los primordios tipo 3 (36 horas de desarrollo).

En este estado de desarrollo y cuando nos encontramos en regiones o cortes que contienen al primordio en su conjunto principal (fig. 6), se observa un considerable incremento en el número de células. Son células que ofrecen aspecto de masa que empuja hacia la corteza y en las que aparece la tabicación tanto anticlinal como periclinal. Una tabicación periclinal puede observarse sobre todo en las 2 filas más laterales del primordio, dando como resultado un número máximo de cuatro células. También se advierte una actividad anticlinal sobre todo en la base del primordio (adyacente a los haces vasculares) que da como resultado entre 16 y 21 células del periciclo en el corte transversal mayor del primordio implicadas en el proceso, abarcando casi siempre de 2 a 3 polos de xilema y 2 de floema. El aspecto, sin embargo, es el de que la tabicación no se presenta de modo tan regular como en los tipos 1 y 2 sino más bien orientada en todas direcciones.

Figura 6.- (500 x). Imagen de un primordio lateral de 36 horas de desarrollo (tipo 3). Es patente el incremento del número de células que presenta con respecto a estadios anteriores. Las divisiones son tanto periclinales como anticlinales. La masa primordial ejerce una clara presión sobre la corteza.

Figura 7.- (500 x). Primordio de raíz lateral del tipo 3. La endodermis se ha integrado en el desarrollo del mismo. Se observan figuras mitóticas tanto en el extremo apical como en el marginal inferior del conjunto celular.

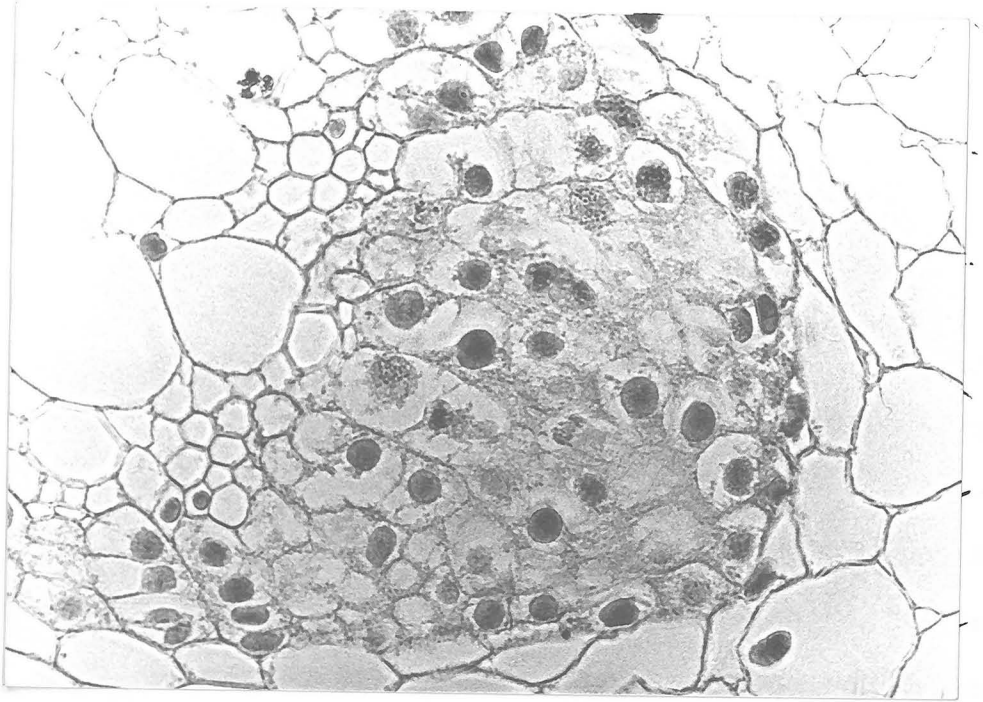


Figura 6.

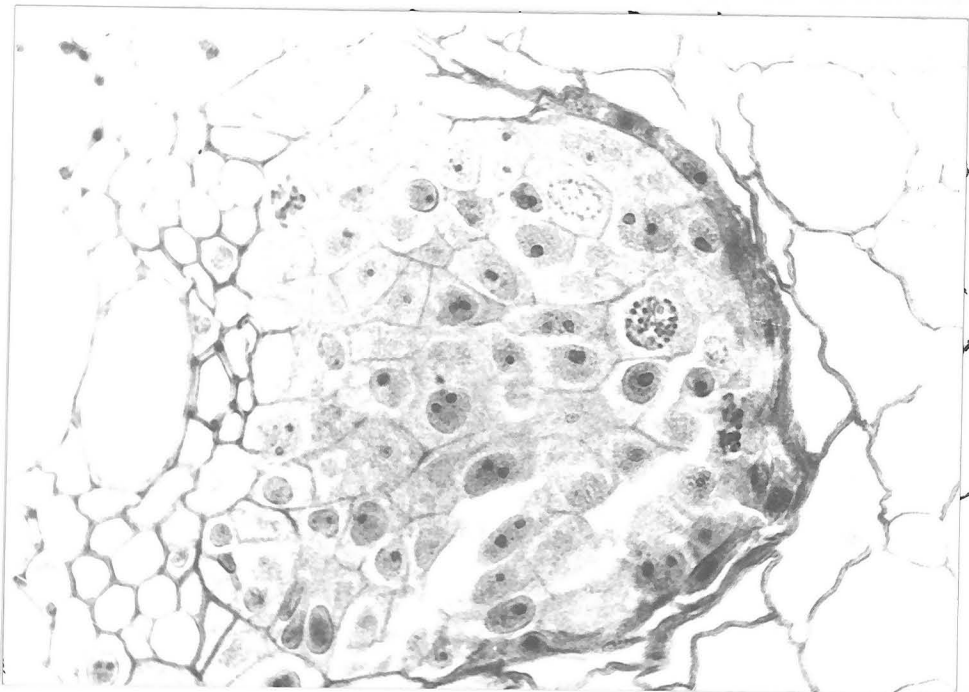


Figura 7.

La endodermis se halla, en muchos casos, englobada o integrada plenamente en el desarrollo del primordio (fig. 7), pero en ocasiones se detectan zonas laterales que aún no han intervenido directamente, con lo que se pueden advertir algunas células endodérmicas en la zona más lateral del primordio. Al igual que en los casos de edades menores anteriormente descritos, las células corticales próximas a la región del primordio lateral, presentan un gran tamaño y síntomas de reacción nuclear (condensación, agrandamiento, etc.). En el seno del primordio es más fácil detectar figuras mitóticas.

Es característico de los primordios de este tipo (0-36 horas de desarrollo, fig. 7), la compresión que su masa ejerce tanto en los vasos de protoxilema como en las células de la corteza directamente enfrentadas a ellos.

Descripción de los primordios tipo 4 (48 horas de desarrollo).

Estos primordios ofrecen, en relación con el grupo anterior, un aumento de desarrollo, expresado no solo en un mayor número de células, sino también en la existencia de tres zonas de elementos morfológicamente diferentes. En los cortes superficiales, donde se detecta el comienzo de constitución de un primordio, apreciamos células que son más pequeñas y cuyo citoplasma es más denso que el del resto (fig. 8). Aquí podemos observar conjuntos de células de orientación un tanto irregular y con tendencia a la formación de un muñón, expresivo de un primordio que se está adentrando en la corteza (fig. 8). Los nucléolos son de un rojo intenso a causa de su afinidad por la safranina.

En las secciones centrales y entre la masa de células proliferativas que constituyen la llamada zona 3 (fig. 9), se detecta alguna que parece más vacuolizada, si bien, el conjunto del primordio se presenta como una masa bastante homogénea, que alcanza en la región más central y en sentido apical (dirección anticlinal), entre 9 y 12 estratos celulares. Las mitosis (fig. 9) se pueden detectar en cualquier lugar de toda la extensión. El primordio aparece

cubierto en superficie por una condensación de las paredes de las células más superficiales (zona 1) (fig. 9), las cuales, si seguimos su línea, ofrecen continuidad con aquellas células de la endodermis que vienen desde el resto del cilindro central, dando la impresión, éstas últimas, de que están acompañando al primordio y bordeándolo lateralmente en su expansión inicial. Este llega a abarcar, en su sección transversal mayor, un total de 17 a 20 células basales en contacto con los haces vasculares.

Los flancos más basales y laterales del primordio (designados como zona 2) que contactan con el cilindro central, están constituidos por células de tabicación más regular, dispuestas en series paralelas periclinales y ofrecen tamaños menores, en su citoplasma y núcleo, que aquéllas que forman la masa central del primordio.

Figura 8.- (800 x). Sección marginal de un primordio tipo 4 (48 horas de desarrollo). Se observan de modo claro las tabicaciones, fundamentalmente periclinales, sufridas por las células pericíclicas, así como grandes células endodérmicas (detectables por la presencia de su banda de Caspary) y voluminosas células corticales situadas en las inmediaciones del primordio.

Figura 9.- (500 x). Sección central de un primordio de 48 horas. Algunas células interfásicas exhiben su núcleo con dos nucleólos muy patentes. Las figuras mitóticas (metafases, anafases, etc.) se detectan claramente en la zona central de la masa proliferativa. Sobre la fotografía se señalan las 3 zonas descritas en el texto.

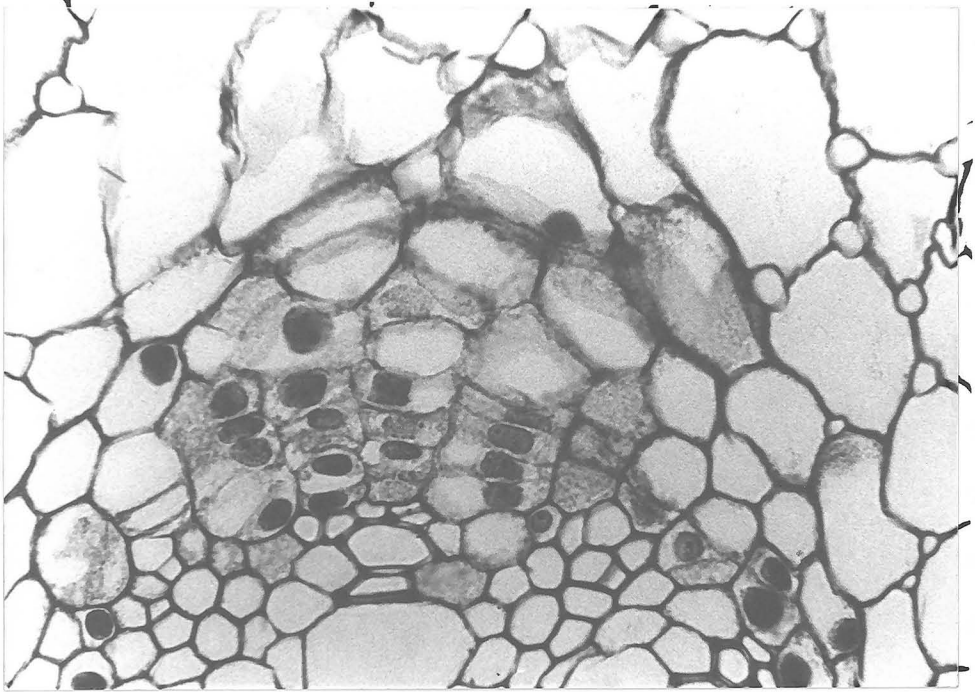


Figura 8.

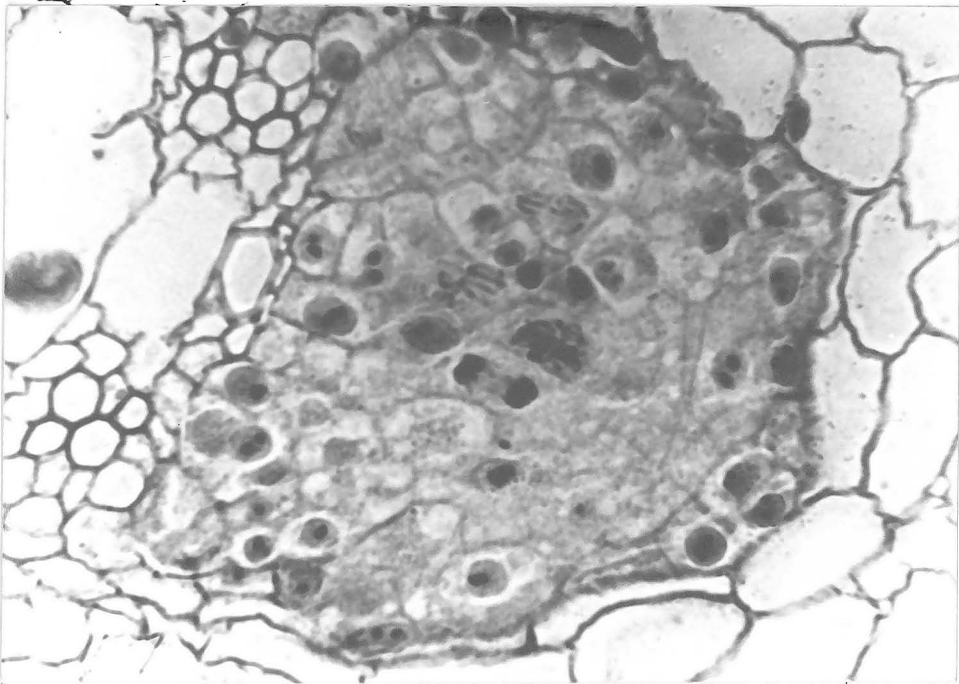


Figura 9.

Descripción de los primordios tipo 5 (60 horas de desarrollo).

En estos primordios, en sus secciones más superiores e inferiores que representan regiones periféricas o extremas del primordio (fig. 10), detectamos una invasión de la corteza que es distinta a la que hemos descrito anteriormente en los primordios de 12 y 24 horas, y en las que los conjuntos celulares progresan claramente hacia la corteza.

Al dirigirnos a zonas de corte más centrales que las anteriores detectamos, en la sección transversal, una situación que supone variación con respecto a los primordios de pocas células como son los de tipo 1 y 2 (primordios de 12 y 24 horas), pero que es bastante semejante a la que ofrecen los de tipo 4, con las 3 zonas antedichas. Los conjuntos celulares de disposición irregular son más abundantes, desordenados y, a su vez, las células son más pequeñas. Entre el conjunto de ellas y las que podemos considerar como más internas en el periciclo (fig. 11), se localizan otras (flechas) claras y grandes que incluso pueden llegar a formar bandas que separan el periciclo de este otro conjunto que forma protrusión y expansión dentro de la corteza (fig. 11).

Figura 10.- (500 x). Sección marginal de un primordio de 60 horas de desarrollo. Células muy voluminosas se interponen entre otras menores adyacentes al polo de protoxilema y las situadas más apicalmente. La endodermis en estos primordios ya no se puede detectar.

Figura 11.- (500 x). Imagen similar a la anterior donde se advierte la interrupción de células de menor tamaño por otras más voluminosas y de citoplasma menos denso (flechas). Es muy abundante la presencia de núcleos.

Figura 12.- (800 x). Sección mayor de un primordio de 60 horas. Las tabicaciones periclinales generan entre 10 y 13 estratos celulares en las columnas centrales del primordio. En la periferia de la masa proliferativa se advierten condensaciones de paredes celulares y, en algún caso (flecha), puede seguirse a nivel marginal la endodermis. Sobre la fotografía, una delimitación de sus diferentes zonas, muestra el mayor desarrollo del tipo 5 frente a los anteriores.

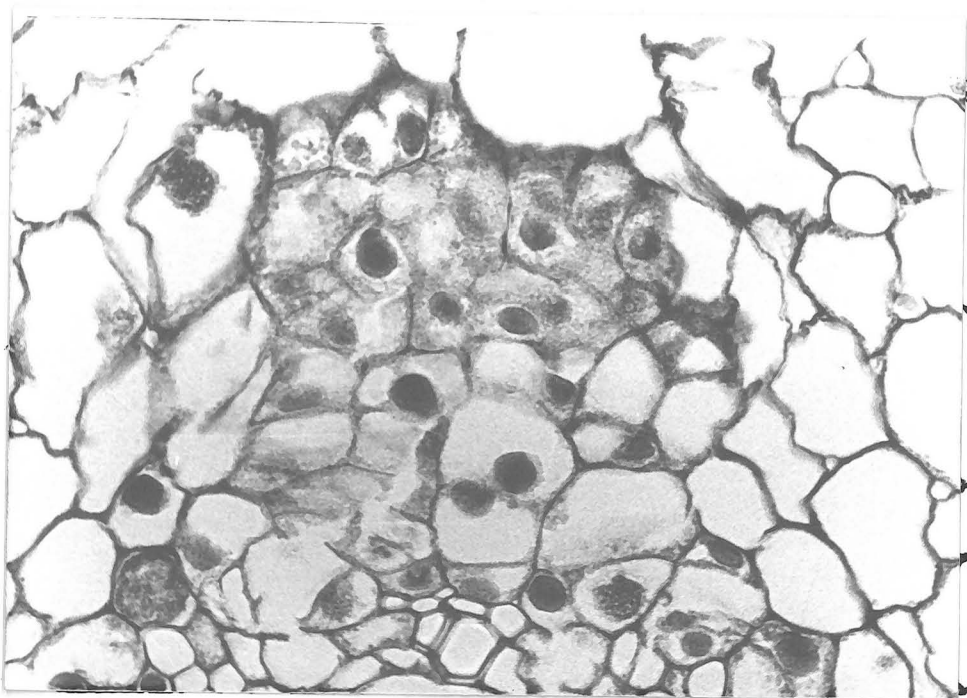


Figura 10.

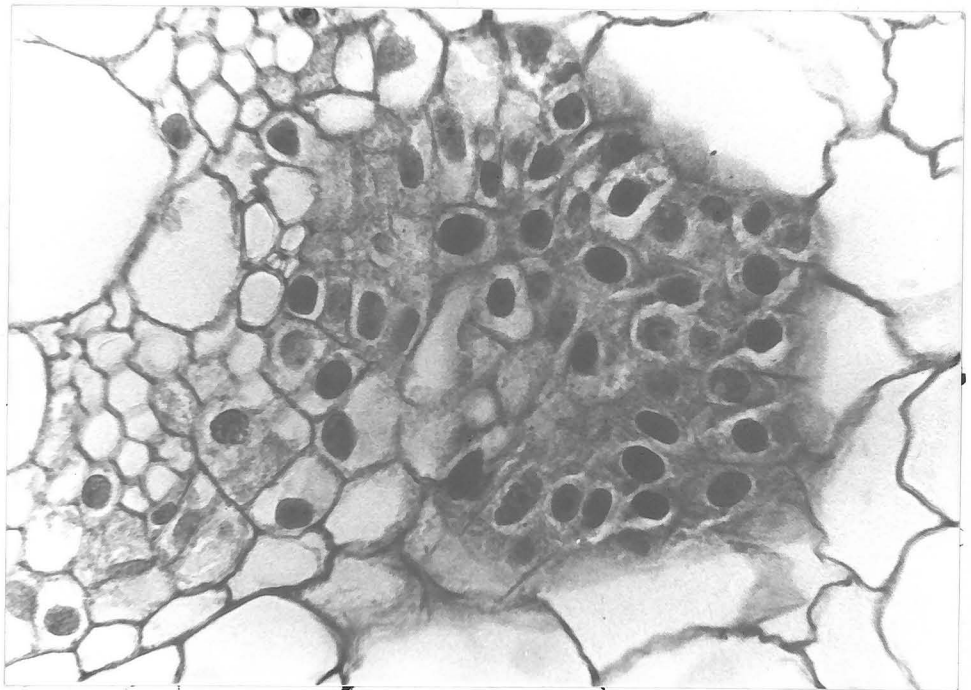


Figura 11.

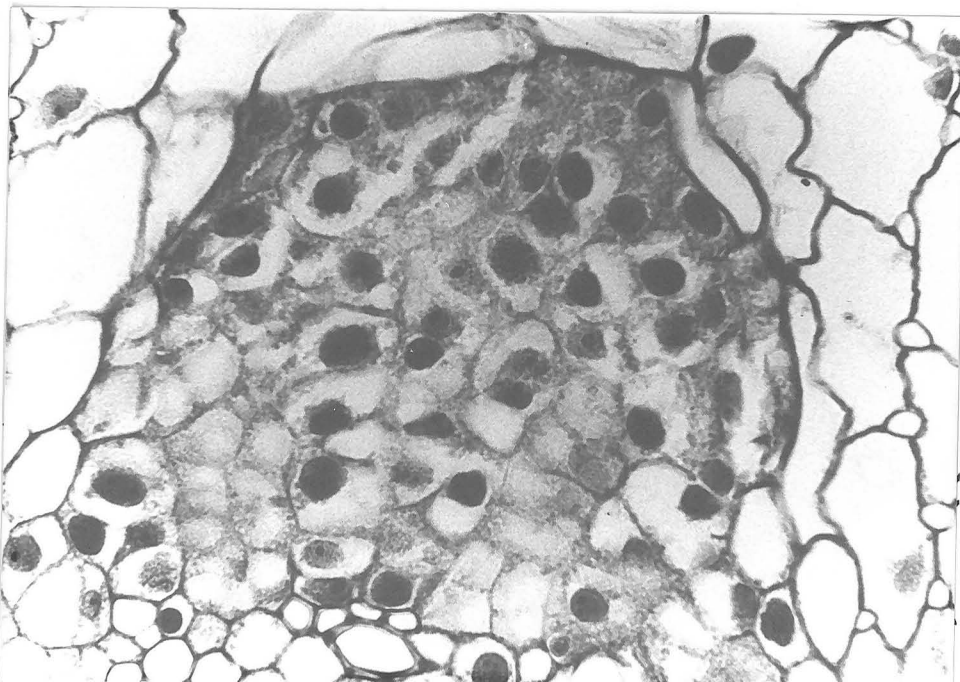


Figura 12.

En la sección mayor, la cual muestra al primordio en su disposición más central (fig. 12), se observa que éste está constituido por una masa celular más homogénea, aunque con células de diverso tamaño (zona 3). Las dos columnas centrales vienen a representar de 10 a 13 líneas de células dispuestas en una tabicación claramente periclinal. Las células en contacto con los vasos conductores y que constituyen la base del primordio, suelen oscilar entre 15 y 20, estando en ocasiones más elongadas las enfrentadas al polo xilemático del centro. Los flancos laterales y más basales del primordio (zona 2) siguen mostrando una ordenación celular en series paralelas periclinales.

La periferia del primordio (zona 1) (fig. 12) aparece bordeada por una superficie de células aplanadas que forman a modo de revestimiento apical, como si células de la endodermis (o tal vez corteza), aplanadas y de gruesas paredes, se resistieran a ser atravesadas por el primordio que las comprime creciendo.

En un buen número de los primordios de este tipo y en el extremo primordial que está empujando hacia la corteza, detectamos una organización que podemos considerar como el comienzo del futuro ápice. En efecto, empieza a distinguirse

Figura 13.- (800 x). Primordio de 60 horas. En su sección mayor se puede apreciar una cierta organización celular a nivel apical y periférico, lo que indica el comienzo de implantación del futuro ápice. Las células de la mitad basal del primordio aparecen más vacuoladas que las restantes.

Figura 14.- (500 x). Corte marginal de un primordio del mismo grado de desarrollo que el de la Fig. 13. Dos grandes células endodérmicas (flechas) se interponen entre las células primordiales.

Figura 15.- (500 x). Imagen similar a la anterior. Aquí la interrupción de la endodermis es menos patente que en la microfotografía anterior por tratarse, en este caso, de una sección menos superficial.

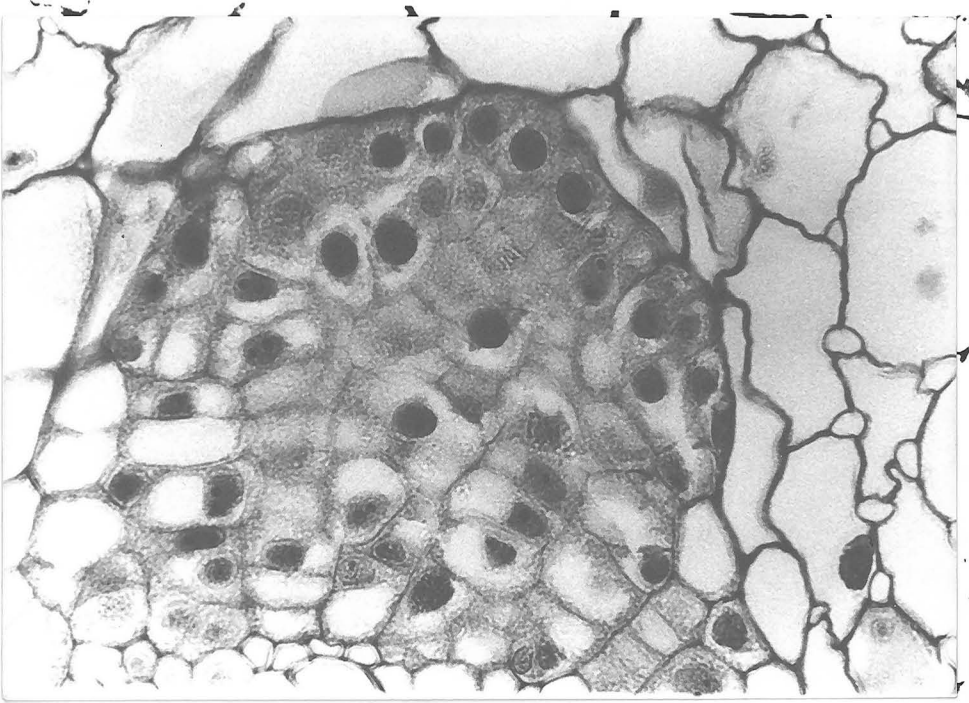


Figura 13.

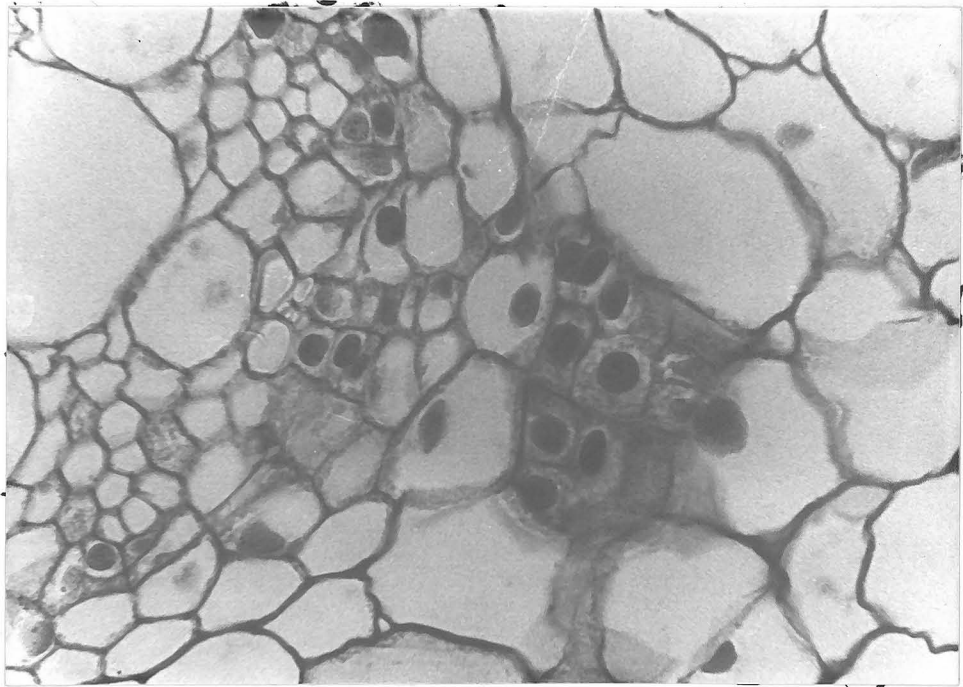


Figura 14.

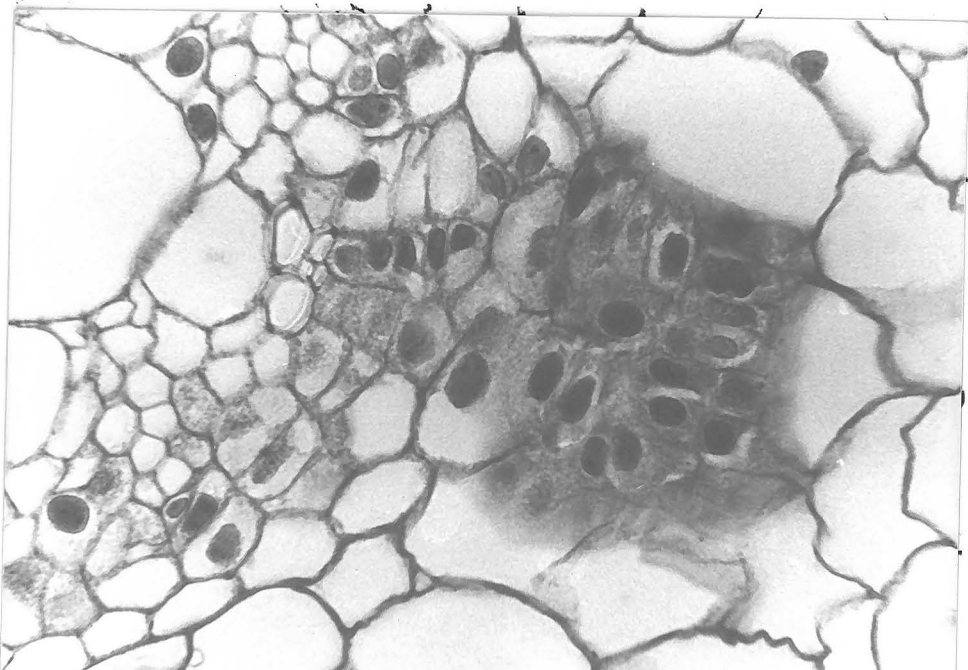


Figura 15.

en esta situación (fig. 13) una temprana organización de sus células que se disponen tomando una distribución periférica con una regularidad y ordenación superficial y que están en contacto con una masa celular más interior (y desordenada), pero que conforme nos dirigimos a la base primordial ofrece series o columnas paralelas.

En conjunto, asistimos en estas horas a una expansión del primordio que ha venido fundamentalmente a entablar relaciones de competencia de espacio, tal vez con la endodermis y, sobre todo, con las células del parénquima cortical.

Al haber proliferado el primordio hasta este grado, se advierte una especie de interrupción en la continuidad de la endodermis, de modo que células de la corteza parecen interponerse entre ella y la masa primordial; esta situación se detecta (figs. 14 y 15), sobre todo, en las regiones marginales, mientras que en las regiones más centrales, el primordio se presenta compacto, porque aquí, en su proliferación, ha desplazado más regularmente a las células que le bordean (fig. 13). Queda pendiente y no se puede

dilucidar con seguridad por las simples imágenes, si aquellas células de las regiones más marginales que hemos descrito como grandes y de citoplasma denso (figs. 14 y 15), son derivadas de las propias células pericíclicas que están proliferando e invadiendo a la corteza o si son, como ya dijimos, pertenecientes a esta última o aún derivadas de la endodermis (aunque esto parece menos probable).

El estudio de la sección transversal (figs. 16 y 17) muestra también la parte del cilindro central, afectado por células que permiten distinguir la zona anterior de diversa zona. En esta zona, se ve la zona de invasión anterior, y que afecta al nivel de estructura mejor conocida, del cilindro central, formada por células que invaden la zona anterior a un polo de la corteza. En un lado y a otro de esta zona se distingue la zona de células de mayor tamaño que presentan un citoplasma denso y orientado en diagonal, es decir, entre vertical y horizontal. Por encima de la zona 5 se destaca en el cilindro central la región 6, que se forma

Descripción de los primordios tipo 6 (72 horas de desarrollo).

Al llegar a este estadio asistimos a una situación en la que la masa primordial, más compacta y delimitada (fig. 16), muestra un patente comienzo de organización y diversidad dentro de la estructura. Su tamaño es ya, en su conjunto, mayor que la totalidad del propio cilindro central.

El primordio en su sección transversal mayor (figs. 16 y 17) abarca basalmente la mitad del cilindro central, ofreciendo las células una disposición que nos permite distinguir en él la existencia de diversas zonas. En estas zonas, derivadas de toda la organización anterior, y que ofrecen un nivel de estructura mejor constituido, distinguimos (esquema): una región 5, formada por células pequeñas dispuestas en contacto o cercanas a un polo de protoxilema. A un lado y a otro de esta zona se distingue la región 2, con células de mayor tamaño que presentan tabicaciones paralelas constituyendo una especie de pequeña empalizada cuya orientación es inclinada, es decir, entre periclinal y anticlinal. Por encima de la zona 5 se detecta en disposición central la región 4, conjunto en forma

Figura 16.- (320 x). Sección mayor de un primordio de 72 horas.

La organización celular que aquí muestra es mucho más elevada que la presentada por los primordios en estadios anteriores. Es manifiesta la diferencia de densidades citoplasmáticas entre la región apical y basal del primordio.

Figura 17.- (320 x). Imagen y esquema de un primordio de 72 horas. Se advierte la existencia de 5 zonas o regiones en la masa primordial.

Figura 18 (800 x). Microfotografía de un primordio de 72 horas en el que pueden apreciarse abundantes figuras mitóticas en las zonas 1, 3 y 4.

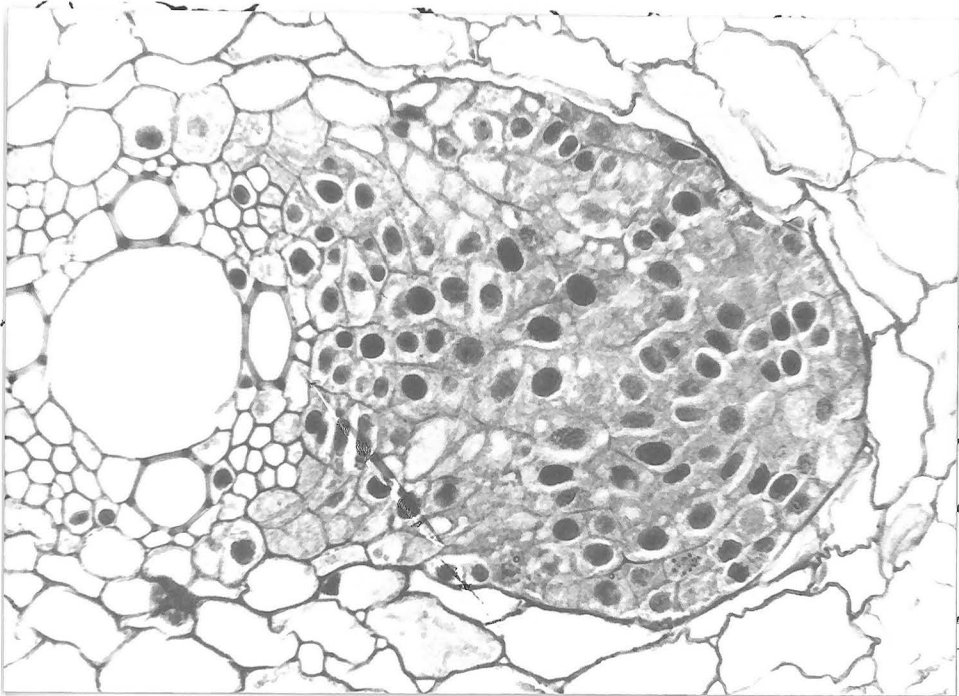


Figura 16.

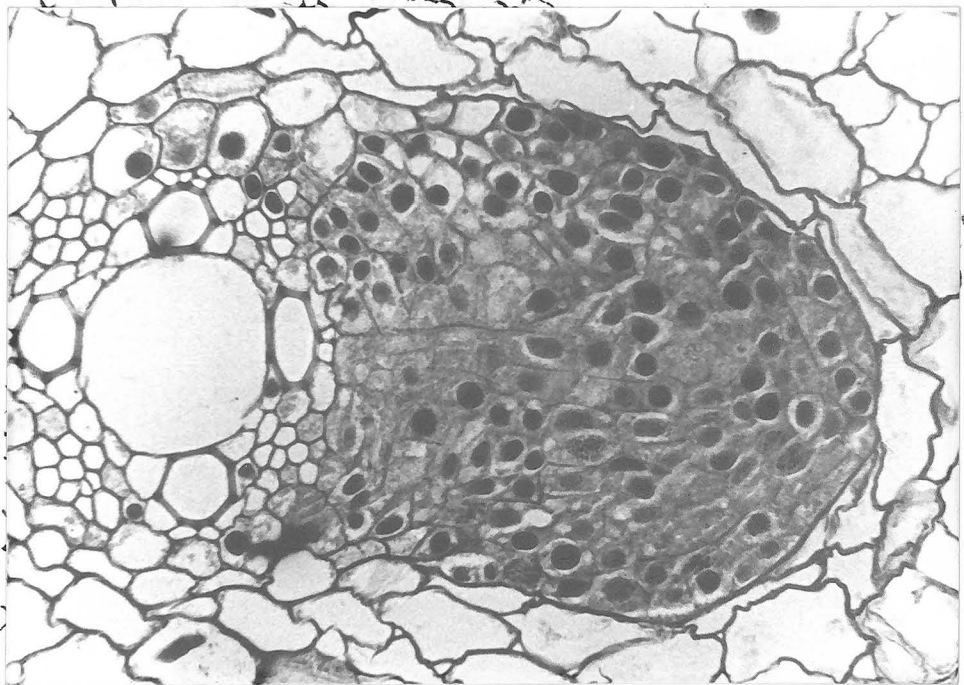


Figura 17.

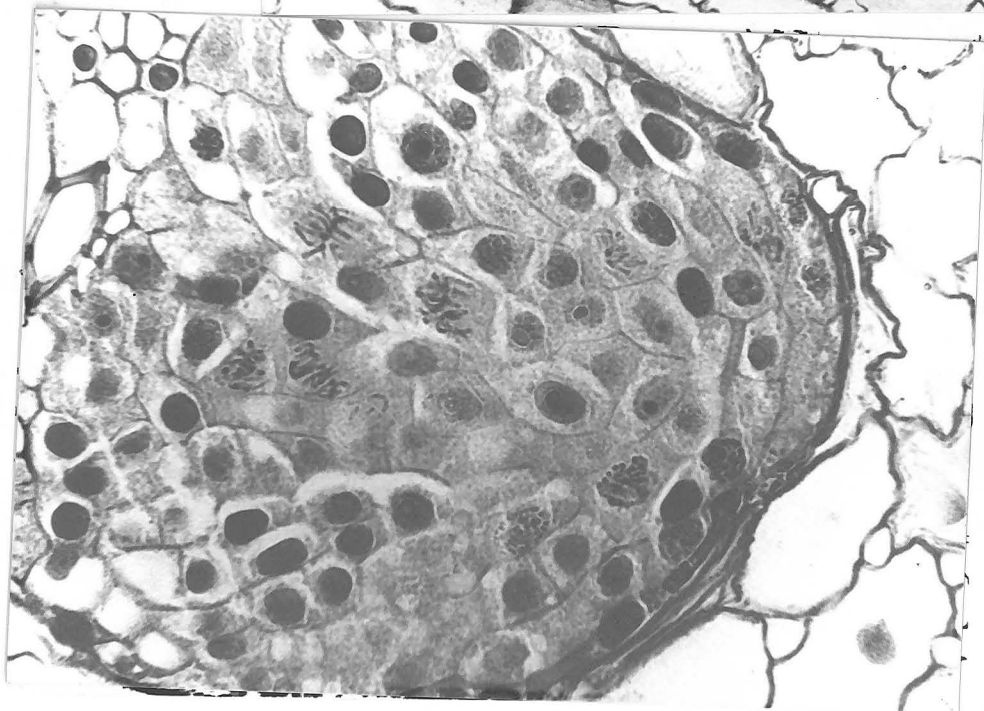


Figura 18.

piramidal de células alargadas y de mayor tamaño que todas las anteriores, y que parecen orientadas hacia el extremo apical del primordio. Rodeando a esta estructura central, y como expansión de la zona 2, distinguimos una masa celular continua: la región 3, que se halla constituida por dos estratos celulares y se extiende, a modo de caperuza sobre la zona 4. Algunas de sus células son, en ocasiones, más vacuoladas que las del resto del primordio, mientras que otras, presentan gran densidad citoplasmática. Por último, podemos distinguir la región 1, constituida por 1 ó 2 estratos celulares situados en las zonas más apicales del primordio. Sus células son aplanadas y ofrecen una limitación superficial a modo de protección, presentándose como una continuación de la región 2.

Por fuera del primordio (fig. 17) y como línea delimitante del montículo primordial, se aprecia cierta condensación de las paredes celulares y estrechamiento de las células de la corteza que están en contacto directo con el primordio.

En lo referente a la disposición de las mitosis podemos decir que se localizan preferentemente en las zonas 3, 4 y 1, siendo muy escasas en las regiones 2 y 5 (fig. 18).

Descripción de los primordios tipo 7 (84 horas de desarrollo).

En las zonas más extremas y en esta edad de desarrollo detectamos, al igual que en casos anteriores, condensaciones en la endodermis y periciclo, fundamentalmente en este último, que se traducen en una pronta división periclinal de las células pericíclicas que ofrecen como rasgo particular una gran densidad de núcleos.

En muchos de estos primordios se puede pensar en una posible inclinación geotrópica que se hace sospechable por el hecho de que los conjuntos de células primordiales extremas aparecen algo separadas del cilindro central de la adventicia (figs. 19 y 20) y desconectadas de él, ya que se interpone el parénquima cortical al tratarse de los cortes más superficiales y tangenciales al primordio. También contribuye a esta disposición el hecho de que el primordio en su zona de implantación o conexión con los haces vasculares presenta una ligera estrangulación a nivel de las células basales (fig. 22). Es frecuente además, la presencia de un número relativamente elevado de figuras mitóticas en estas zonas alejadas del cilindro central (figs. 20 y 21).

Figura 22.- (500 x). Sección central de un primordio de tipo 7 (84 horas). En el esquema se han delimitado 5 regiones que pueden distinguirse en la organización primordial. La zona 4 aparece constituida por células muy vacuoladas.

Figura 23.- (320 x). Imagen que ilustra la zonación de un primordio de 84 horas. La región 1 aparece formando una estructura a modo de revestimiento de la zona apical del primordio. Las células corticales se encuentran muy presionadas y el primordio está ya próximo a la emergencia.

Figura 24 (800 x). Detalle de las regiones 1 y 3 de un primordio de 84 horas. Las tabicaciones de la región 3 son fundamentalmente periclinales, mientras que en la 1 predominan las anticlinales. Las mitosis se localizan en ambas zonas.

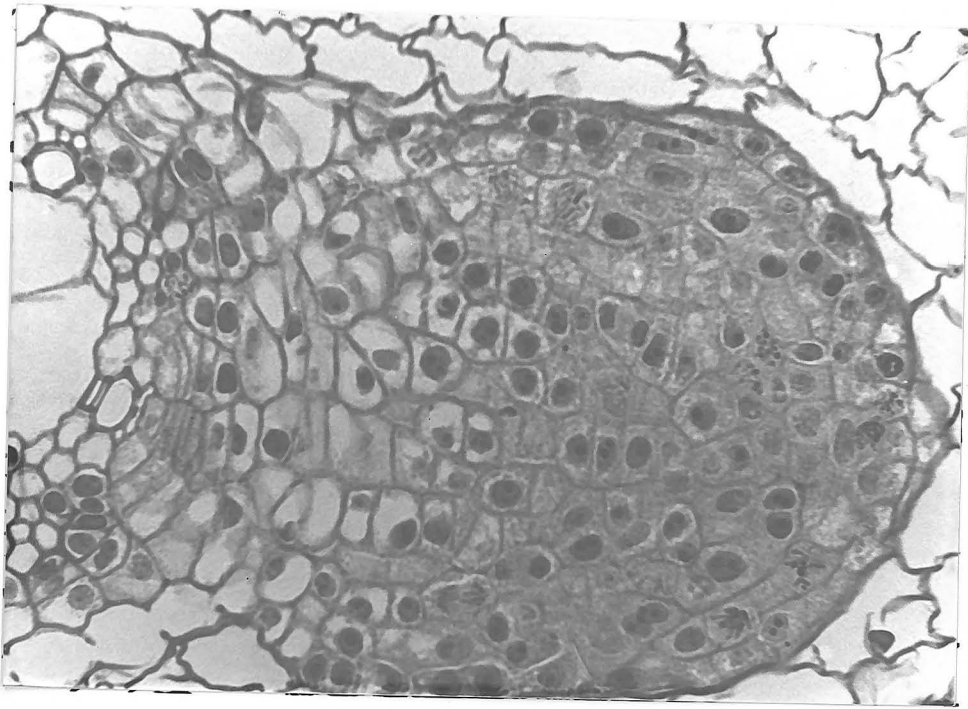


Figura 22.

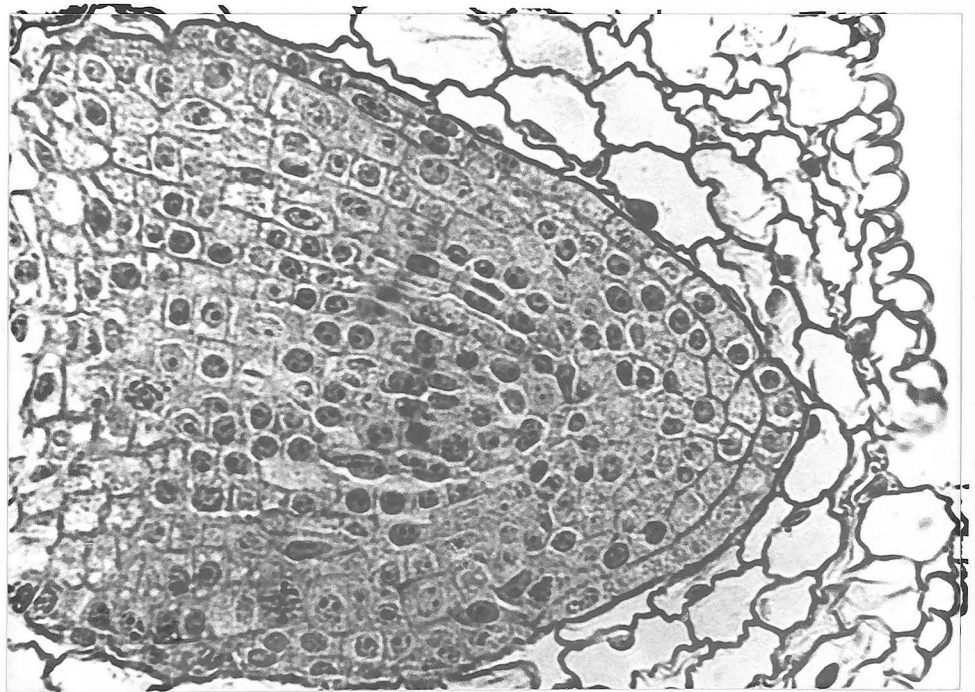


Figura 23.

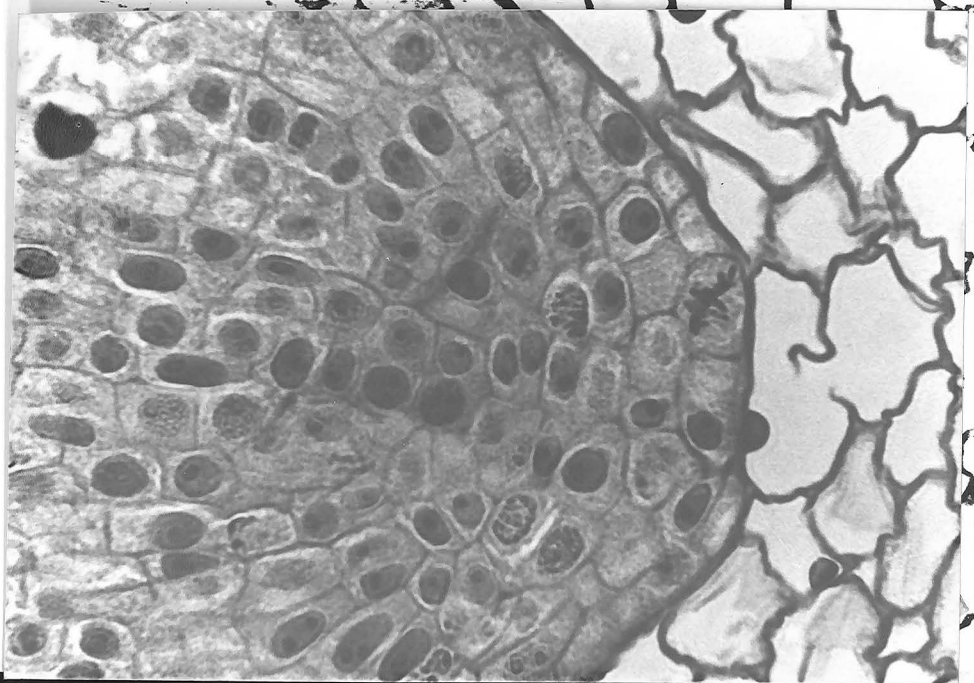


Figura 24.



Figura 25.- (500 x). Imagen de la sección central de un primordio de 84 horas. Se advierten claramente las diferencias citológicas existentes entre las regiones 1, 3, 4 y 5. Las células de la región 4 son las de mayor tamaño y grado de vacuolización; las de la 5 son pequeñas y con tabicaciones predominantes en sentido periclinal. Las mitosis se localizan preferentemente en las regiones 1 y 3. En el esquema adjunto se delimitan las zonas.

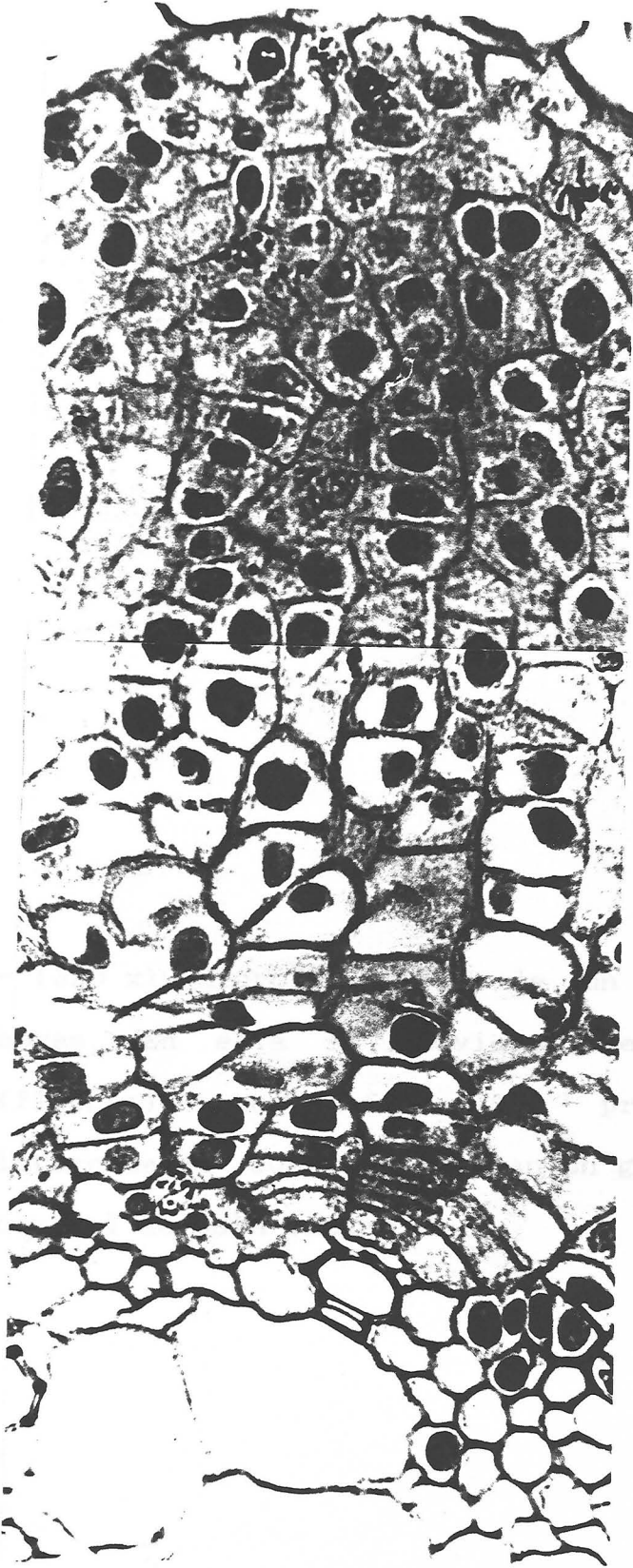


Figura 25.

Prisordio de 34
del estrechamiento
Prisordios a nivel
grado de desarrollo

Figura 25.




Figura 26.- (320 x). Microfotografía de un primordio de 84 horas. En ella se advierte el estrechamiento (flechas) que sufren los primordios a nivel látero-basal cuando alcanzan un grado de desarrollo como el de esta imagen.

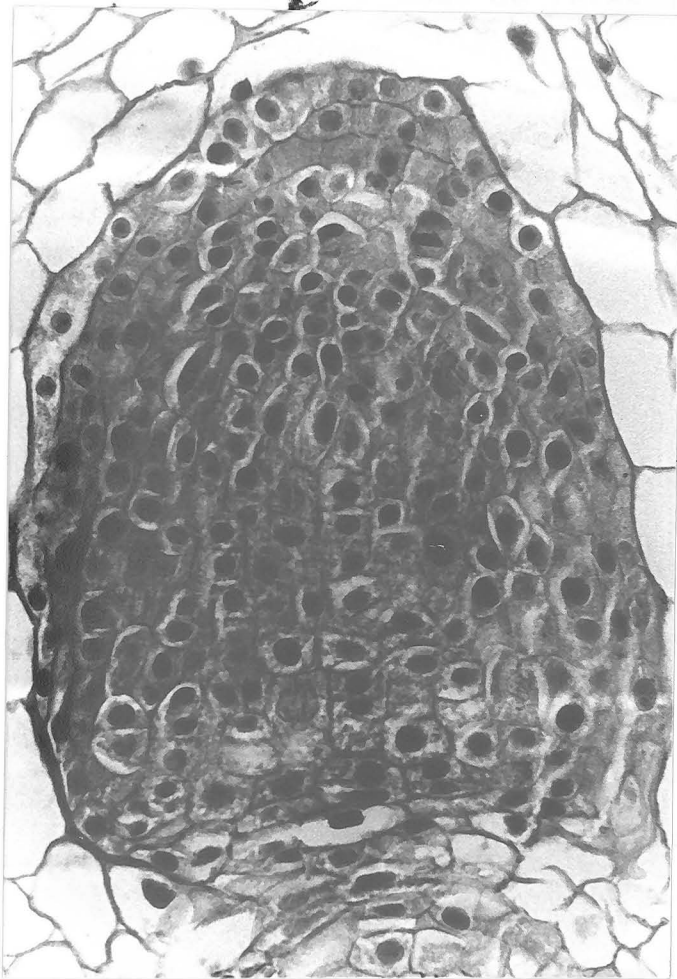


Figura 26.

Al observar cortes pertenecientes a las zonas más centrales del primordio, se distinguen en el mismo las cinco regiones antedichas: una apical externa (zona 1) de células pequeñas que presentan carácter como de revestimiento (figs. 22 y 23). Continuándose con ésta se encuentra la zona 2 que se extiende a modo de capa superficial y subperiférica, flanqueando a lo que posteriormente será el cilindro central del primordio. Inmediatamente por debajo de la región 1, se distingue, la zona 3 (figs. 22, 23 y 24), formada por una población de células en las que ha tenido lugar divisiones periclinales y anticlinales; estas células, distribuidas en varias capas, parecen corresponder a las responsables del desarrollo y organización del primordio. Seguidamente, en la región más interna del mismo, distinguimos dos regiones: la zona 4 (fig. 25) constituida por células muy vacuoladas que han experimentado tabicaciones fundamentalmente periclinales y que se encuentran ordenadamente dispuestas en filas paralelas constituyendo la región más apical del futuro cilindro central, y por último, la zona 5 (figs. 25 y 26) en la que aparecen células con un claro predominio del eje periclinal sobre el anticlinal y en las que se advierte una disposición en bandas paralelas.

En resumen, el primordio ofrece un grado más avanzado, en cuanto a tamaño y organización, que en la etapa anterior, apareciendo más nítidamente la división en las distintas áreas que posteriormente darán origen a las regiones prospectivas responsables de las zonas epidérmicas corticales y vasculares que podremos detectar más claramente en los primordios organizados y en la inmediaciones de las regiones de diferenciación.

Por lo tanto, se advierte un notable incremento en su tamaño, número de células, organización y distribución de zonas.

Se puede apreciar que las células parenquimáticas de la corteza que contactan con la lámina más superficial del primordio (fig. 28), aparecen como afectadas por la presencia de ésta, visualizándose algunas figuras mitóticas a dicho nivel. Se detecta también una notable diferencia en cuanto a tamaño celular entre el parénquima más próximo al lugar de presencia del primordio y el que queda algo más alejado de él, mostrando en aquel caso células más pequeñas, aplastadas y de paredes más onduladas o deformes, dejando entre ellas espacios o peñes espacios intercelulares.

Descripción de los primordios tipo 8 (96 horas de desarrollo).

Los primordios de este grado de desarrollo (fig. 27) ofrecen en sus márgenes y centro una organización análoga a la del estadio anterior, si bien se advierte un notable incremento en su tamaño, número de células, organización y distinción de zonas.

Se puede apreciar que las células parenquimáticas de la corteza que contactan con la lámina más superficial del primordio (fig. 28), aparecen como afectadas por la presencia de éste, visualizándose algunas figuras mitóticas a dicho nivel. Se detecta también una notable diferencia en cuanto a tamaños celulares entre el parénquima más próximo al lugar de presencia del primordio y el que queda algo más alejado de él, mostrando en aquel caso células más pequeñas, aplastadas y de paredes más onduladas o deformes, dejando entre ellas escasos o nulos espacios intercelulares.

Figura 27.- (320 x). Sección central de un primordio de 96 horas (tipo 8), en la que se aprecia un elevado grado de organización de la masa primordial. Las células más basales se encuentran bastante elongadas, así como las de la región central.

Figura 28.- (1020 x). Células del parénquima cortical situadas en las proximidades de un primordio de 96 horas. Se detecta con frecuencia la presencia de figuras mitóticas. En este caso se aprecian una profase y una metafase.

Figura 29.- (500 x). Detalle de la sección marginal de un primordio del mismo grado de desarrollo que el de la Fig. 27. Las mitosis se localizan en abundancia en la porción más distal del primordio. Las tabicaciones son aquí tanto periclinales como anticlinales.

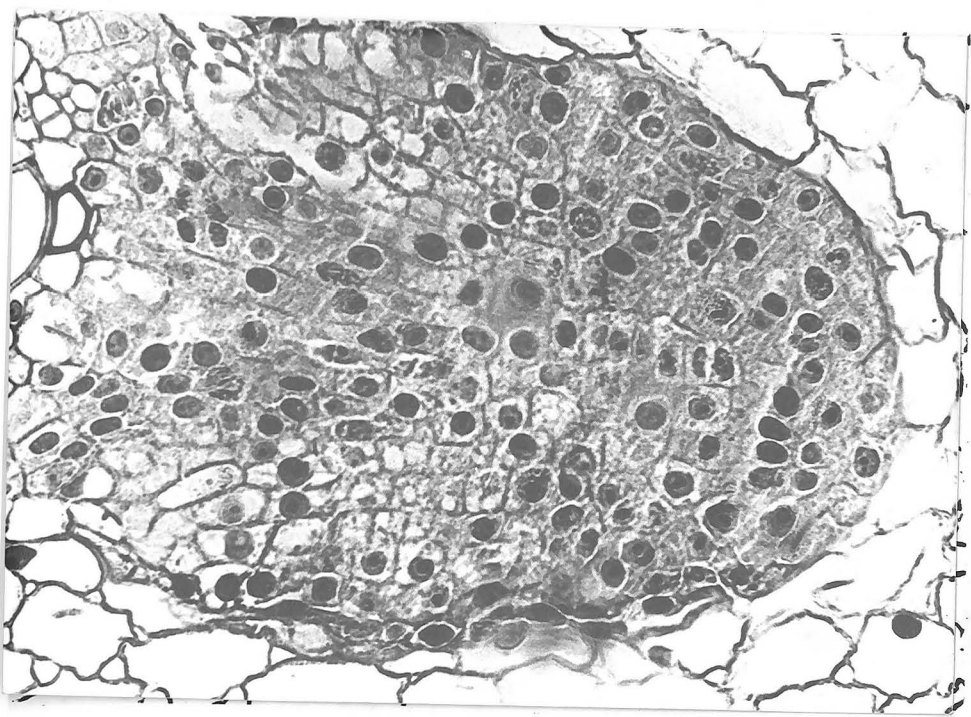


Figura 27.

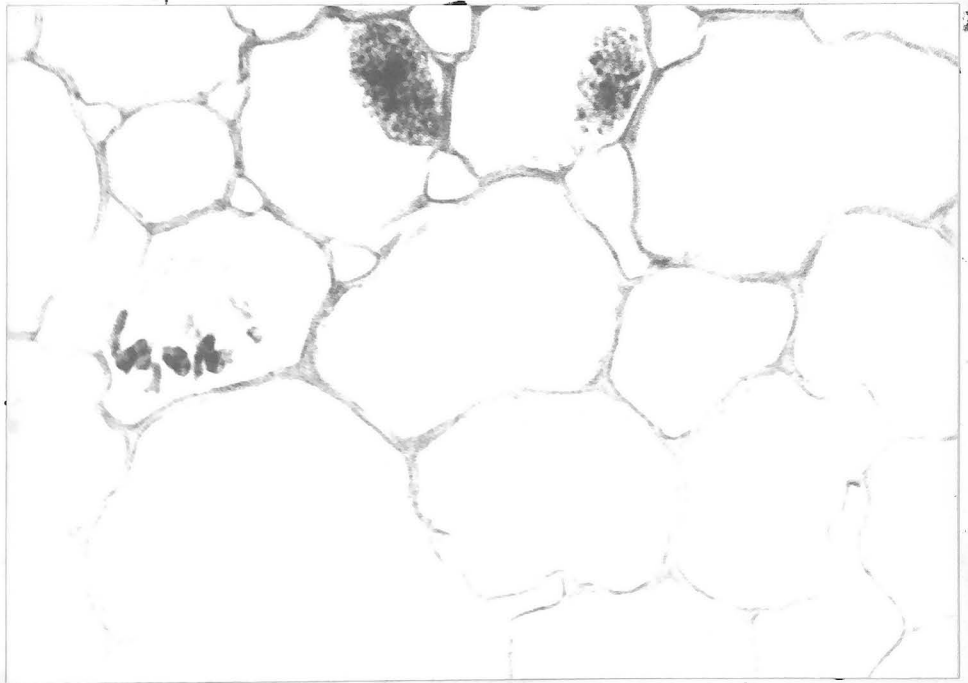


Figura 28.

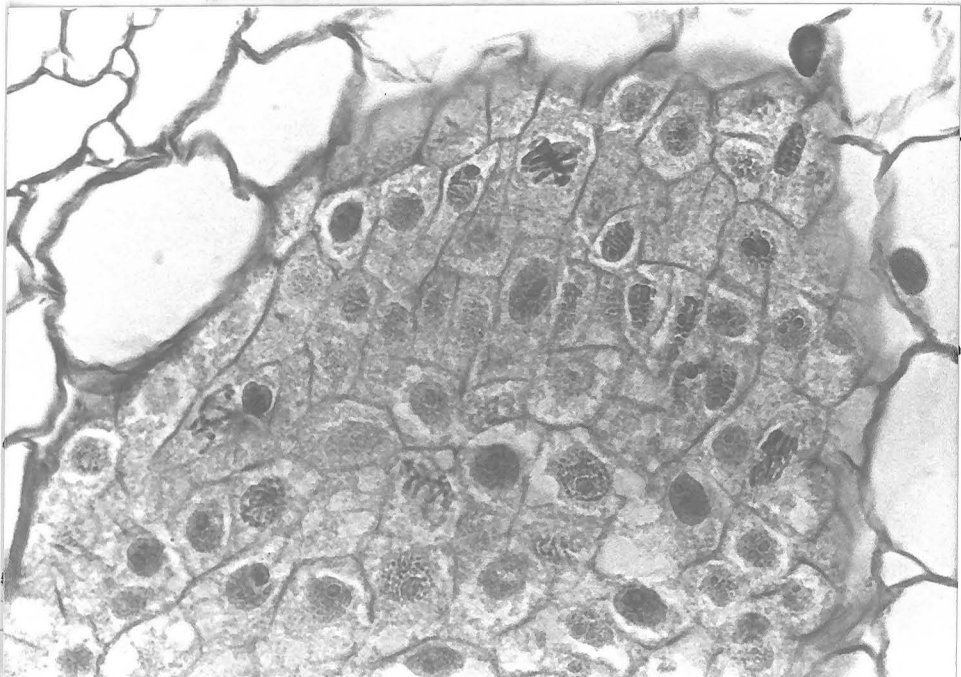


Figura 29.



Figura 30.- (500 x). Detalle del corte central de un primordio de 96 horas. La organización del nuevo ápice es ya muy patente, apreciándose una clara zonación y distribución de mitosis. Gruesas condensaciones de paredes celulares rodean al primordio.

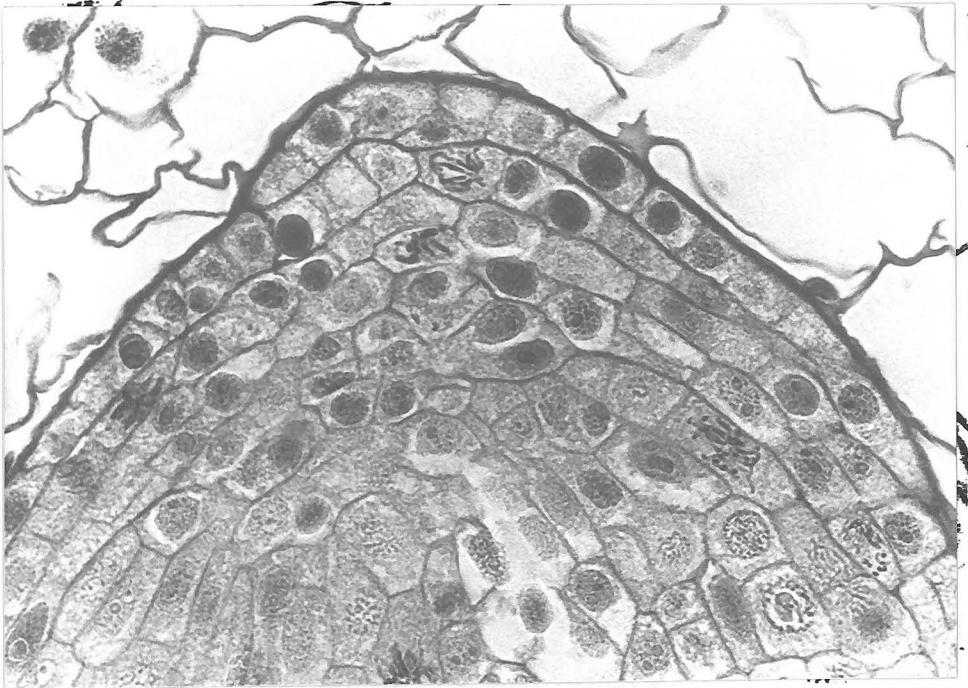


Figura 30.

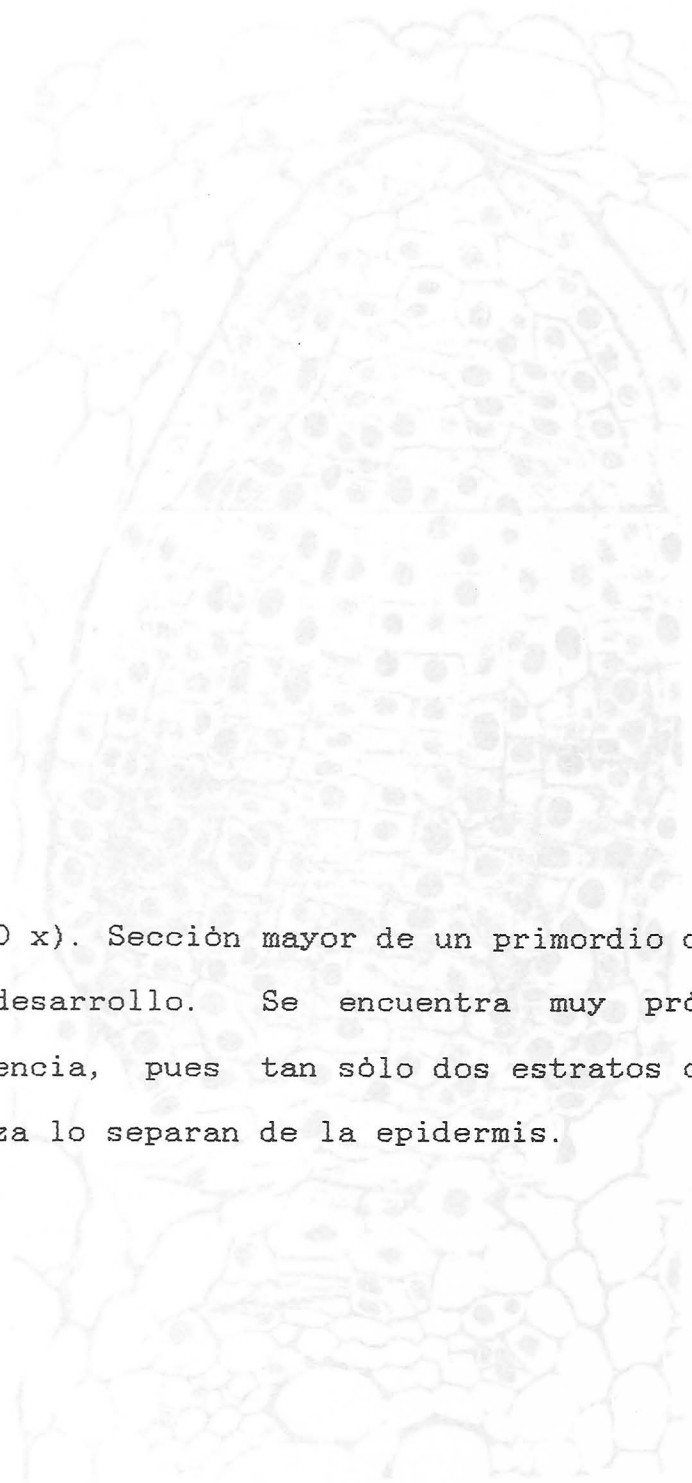


Figura 31.- (320 x). Sección mayor de un primordio de 96 horas de desarrollo. Se encuentra muy próximo a la emergencia, pues tan sólo dos estratos celulares de corteza lo separan de la epidermis.

Figura 31.

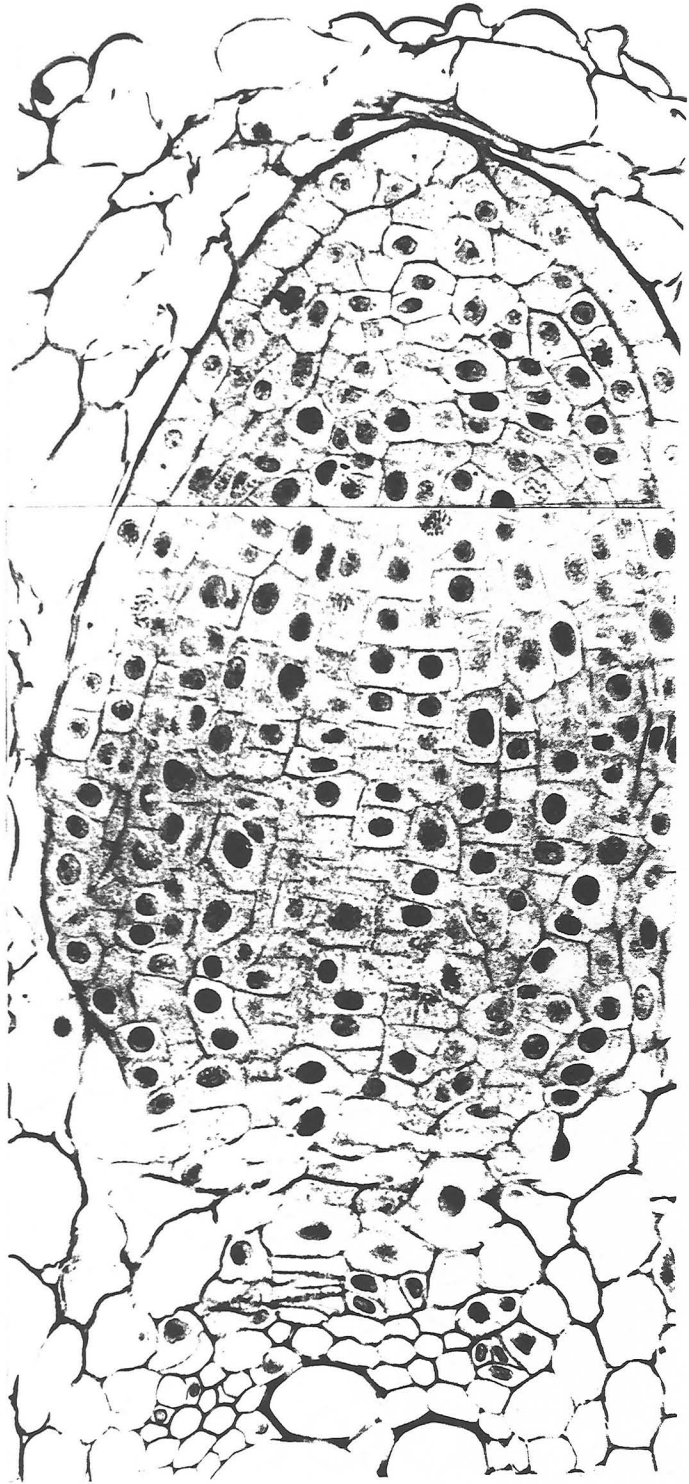


Figura 31.

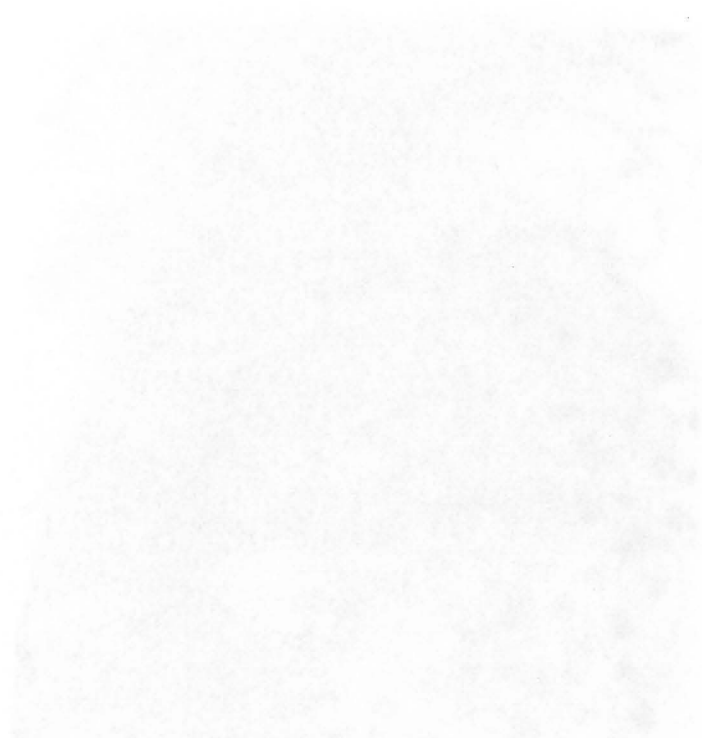


Figura 32.- (320 x). Detalle de la mitad apical de un primordio de 96 horas en donde se aprecia la clara organización en meristemo que ofrece.

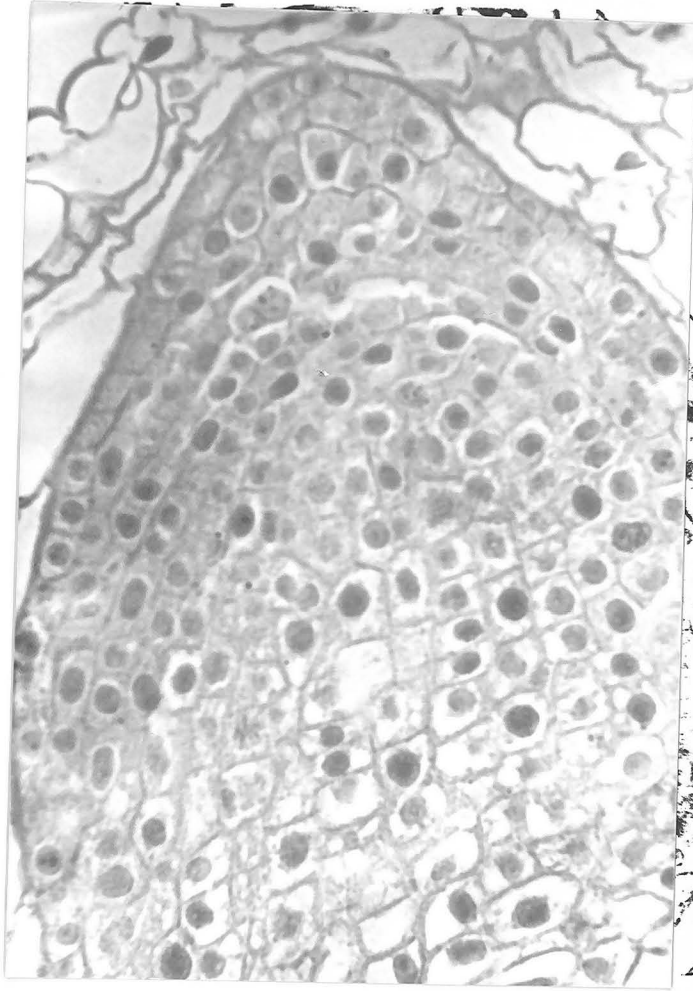


Figura 32.

Al observar secciones del primordio, tanto marginales (fig. 29) como centrales (fig. 30) es manifiesta la presencia de figuras mitóticas, preferentemente localizadas en la porción más distal de la nueva organización del ápice primordial.

En los cortes más centrales (fig. 31), transversales a la adventicia, advertimos ya una muy clara organización primordial, apareciendo una disposición de células superficiales que forman un estrato (zona 1) que rodea totalmente al primordio, otros más internamente situados (zona 2) que discurren paralelos al anterior; una masa de células en disposición subapical (zona 3) sin ordenación especial en su tabicación; unos cordones centrales en la zona más interna del primordio (zona 4) que contactan con la región anterior (zona 3), y en los que es muy patente una alta ordenación que se traduce en series de células con tabicación periclinal, distinguiéndose perfectamente las series divisorias. En la base del primordio y cercanos al cilindro vascular de la raíz madre, observamos células pequeñas y densas (zona 7). La región situada inmediatamente por encima de la 7 (zona 6), aparece constituida por células con citoplasma vacuolado y menos denso que el de las restantes zonas.

En las secciones de mayor tamaño, es decir las más centrales (fig. 27), se aprecia cómo las células pertenecientes a los cordones más internos (zona 5) llegan a contactar con los polos vasculares del protoxilema de la raíz adventicia. En el polo opuesto o ápice (fig. 31), el extremo primordial sólo tiene que salvar, para poder emerger, un par ó tres de estratos de células pertenecientes a la corteza de la raíz adventicia.

La región o zona apical y sus células superficiales muestran paredes externas engrosadas (fig. 32) y por dentro de estas células, el conjunto de elementos apicales ofrece una clara tendencia a la organización en meristemo.

(fig. 33) que contacta (zona 1) con las del parénquima cortical. La pared es regular y bien organizada. Desde ella y con respecto de posible superficie, se distingue un estrato celular que se continúa con una nítida protodermis. Internamente se puede ya sospechar una similitud de organización como vemos en los ápices de las raíces madre: células apicales, centro superior (callesonante), conjuntos fundamentales y conjuntos protovasculares. Por dentro de la lámina celular más exterior se distinguen (figs. 34, 35, 36) células irregulares y pequeñas como conjunto proliferativo inicial que contiene figuras mitóticas (zona 3).

Descripción de los primordios tipos 9 y 10 (108 y 120 horas de desarrollo).

Los primordios de estas edades (fig. 33) aparecen muy próximos a irrumpir en la superficie de la adventicia. A ese nivel, las células epidérmicas de la raíz madre aparecen frecuentemente con las paredes celulares rotas y la corteza subyacente, que se interpone entre la epidermis y el extremo apical del primordio, es ya aquí un solo estrato celular que se halla totalmente comprimido. En su organización los primordios muestran una alta estructuración.

En el ápice, la lámina de células superficiales (fig. 36) que contacta (zona 1) con las del parénquima cortical, aparece muy regular y bien organizada. Desde ella y con aspecto de posible cofia, se distingue un estrato celular que se continúa con una nitida protodermis. Interiormente se puede ya sospechar una similitud de organización como vemos en los ápices de las raíces madre: células apicales, centro superior (quiescente), conjuntos fundamentales y conjuntos protovasculares. Por dentro de la lámina celular más exterior se distinguen (figs. 34, 35, 36) células irregulares y pequeñas como conjunto proliferativo inicial que contiene figuras mitóticas (zona 3).

Figura 33.- (500 x). Detalle de la sección mayor de un primordio de 108 horas (tipo 9). El primordio está separado de la epidermis adventicial por un estrato cortical.

Figura 34.- (320 x). Sección central de un primordio de 108 horas. La alta organización celular es evidente, así como las figuras mitóticas repartidas por el seno del primordio.

Figura 35.- (320 x). Primordio de 120 horas (tipo 10). La ordenación y organización de la masa celular es muy similar a la que presentan un primordio de 108 horas. El esquema delimita las diferentes zonas primordiales.

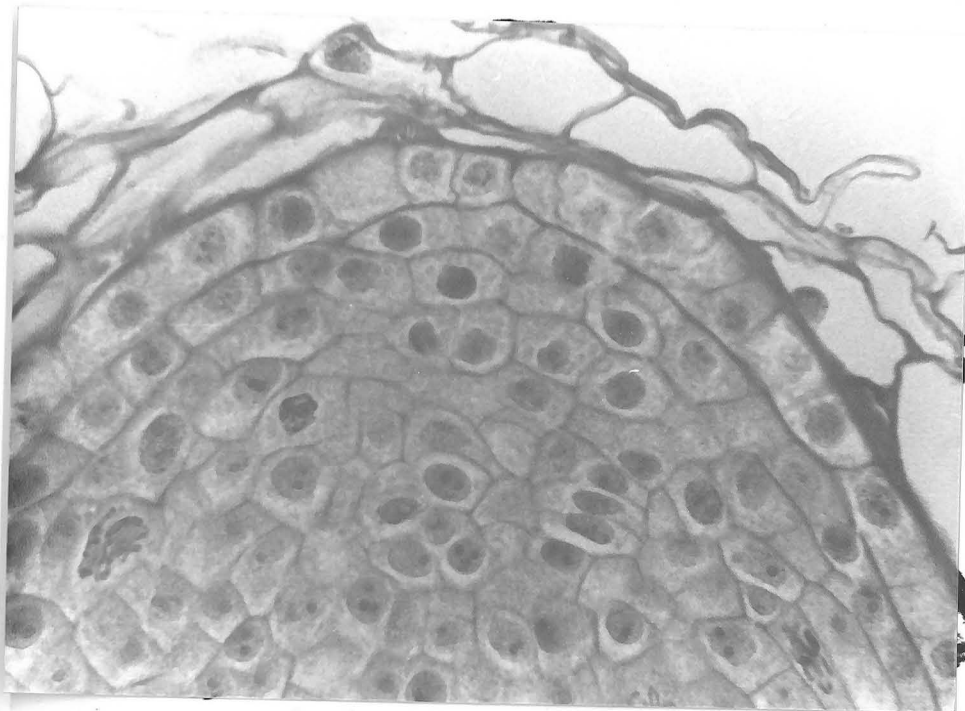


Figura 33.

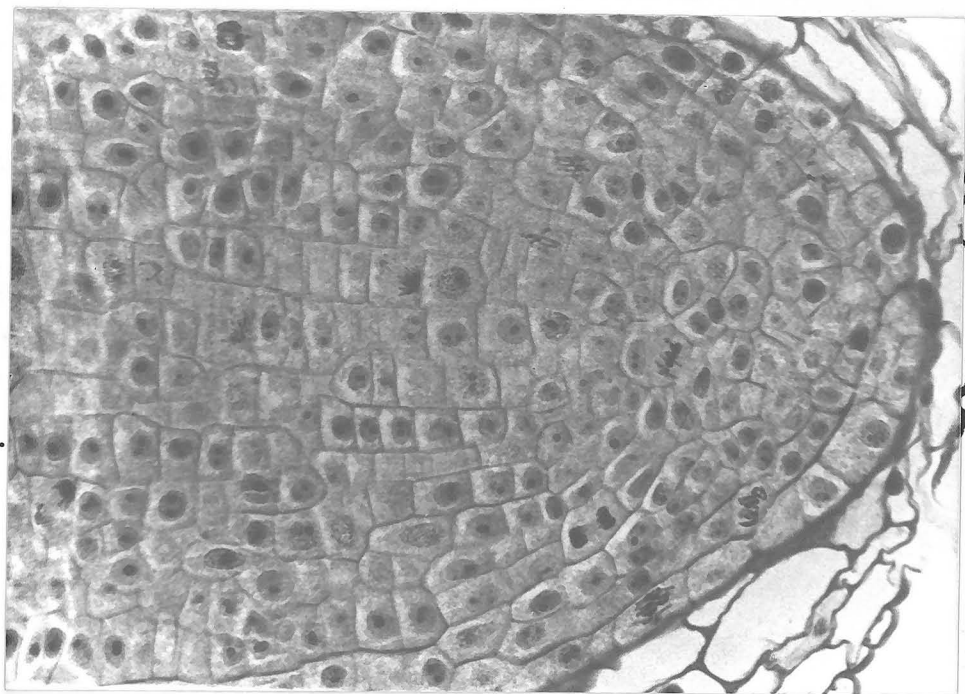


Figura 34.

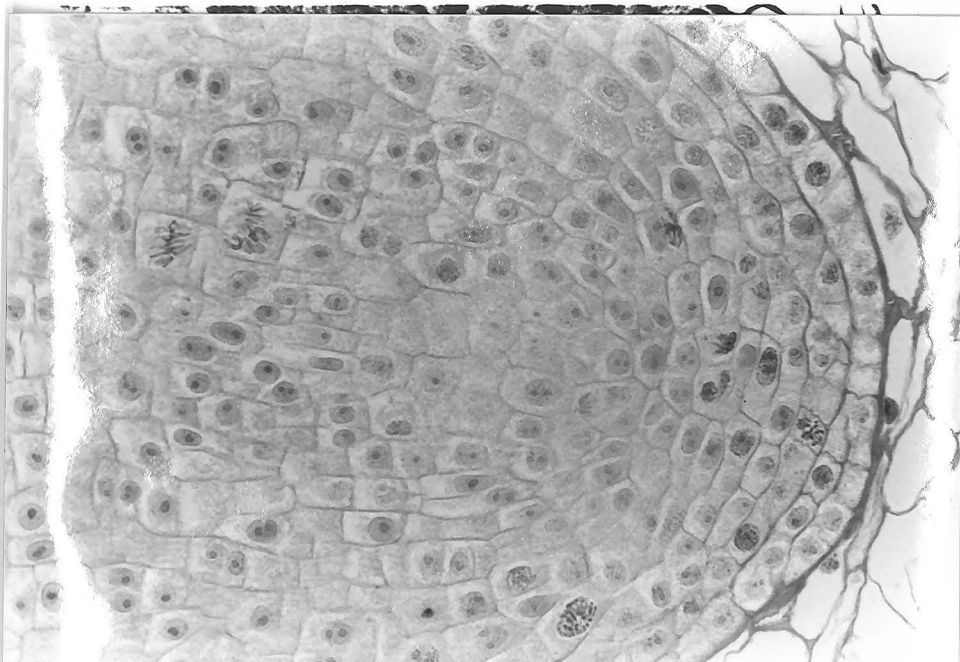


Figura 35.

Figura 36.- (800 x). Detalle de la zona 3 de un primordio de 120 horas. Aquí se encuentran localizadas las iniciales apicales. La tabicación celular se produce en todos los sentidos.

Figura 37.- (800 x). Detalle de las regiones 3 y 4 de un primordio de 120 horas. La división en planos periclinales es patente en las células de la zona 4, mientras que en las de la zona 3 predomina en sentido anticlinal.

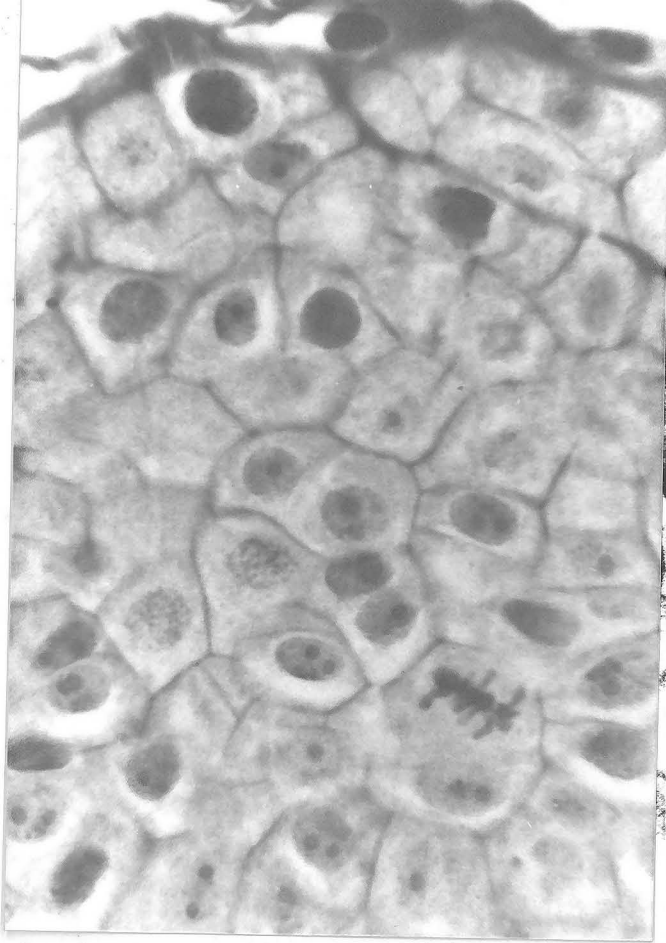


Figura 36.

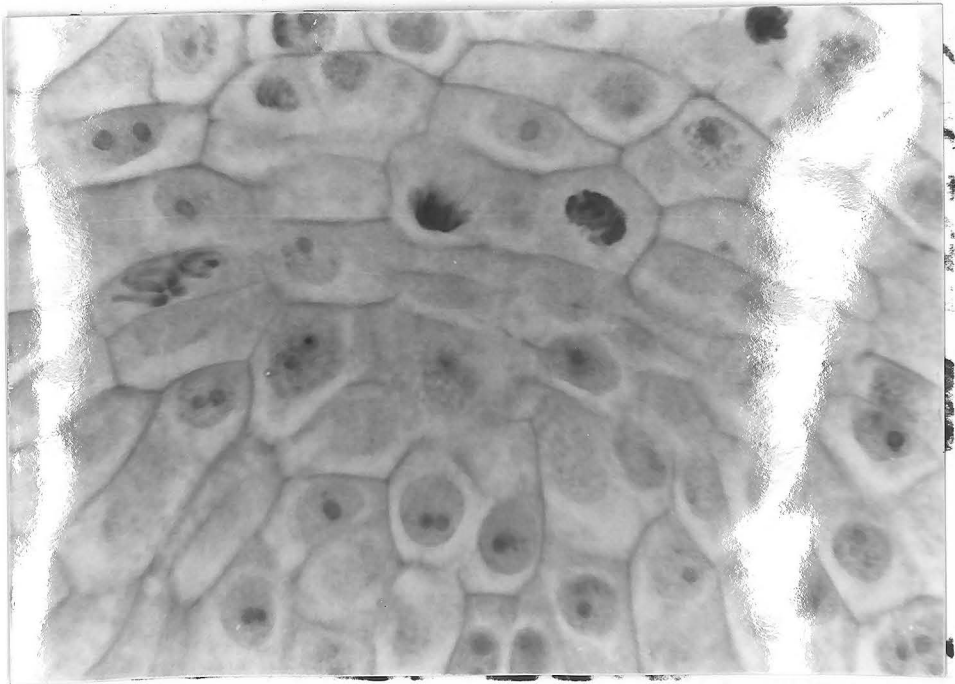


Figura 37.

Figuras 38 y 39.- (800 x). Detalles de las regiones marginales de un primordio de 120 horas. Las figuras mitóticas son fácilmente detectables en ellas; las divisiones son fundamentalmente periclinales.

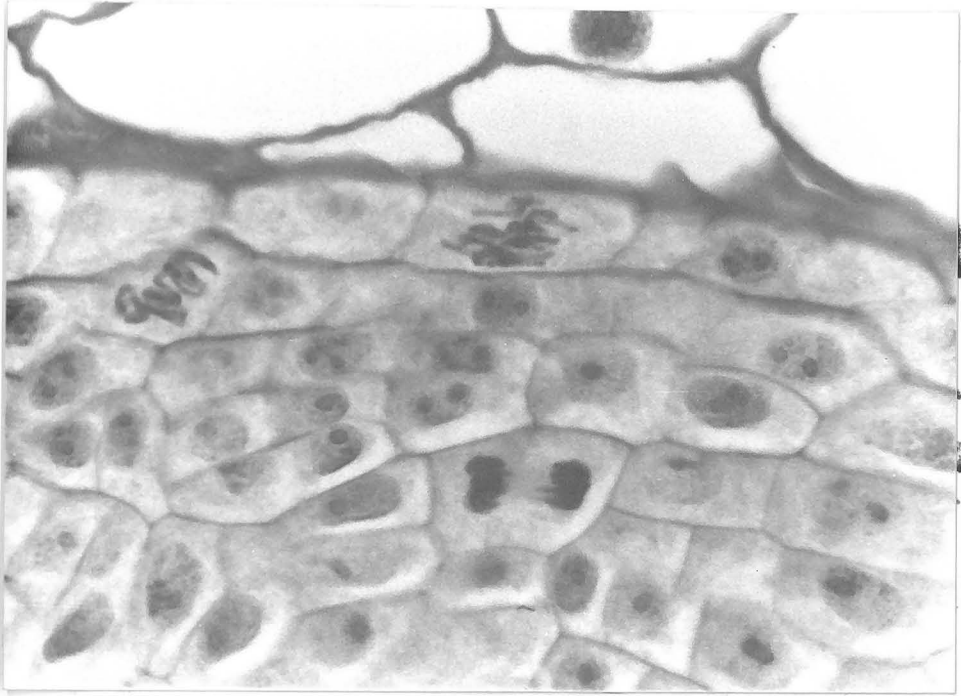


Figura 38.

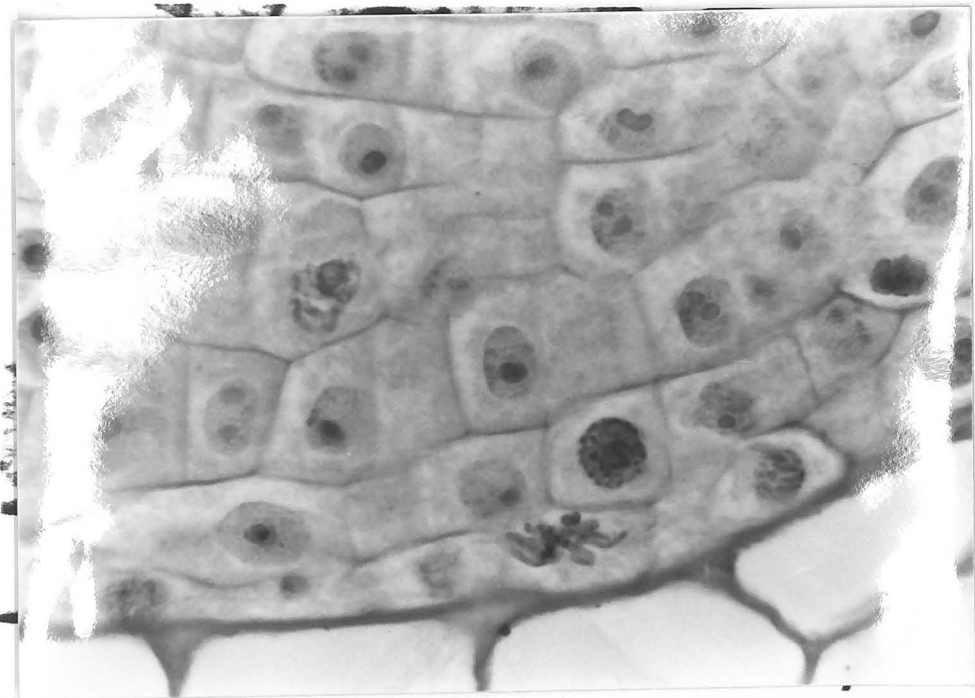


Figura 39.

Más interiormente (fig. 34 y 37) se observa una bolsa celular (zona 4) que ofrece células de mayor tamaño y núcleos menos activos. En los márgenes exteriores de estas formaciones encontramos (figs. 38 y 39) células superficiales pequeñas y ordenadas, que revisten conjuntos interiores con tendencia a la formación de columnas (zona 2). En ambas zonas se pueden detectar mitosis.

En los primordios observados de esta edad o grado de desarrollo, hemos podido apreciar que el cilindro central de la adventicia (o raíz madre) ofrece un diámetro y área que no se diferencian sustancialmente de los de cualquier otro grupo. Si se observa en cambio, como es lógico, una mejor estructuración del metaxilema, lo cual es de esperar por tratarse de unos elementos que han contado con un mayor intervalo de tiempo para desarrollarse.

El número de mitosis es considerable y aparecen por todas las regiones (figs. 35, 36, 37, 38 y 39), a excepción de la 7 (la más basal) y la 6 (la látero-basal) donde resulta difícil apreciarlas.

Todas estas descripciones que acabamos de realizar para cada tipo de desarrollo representan lo encontrado en los primordios de mayor edad (o antiguos) de cada grupo de experiencias. Su contenido corresponde por tanto, a unas estructuras que ofrecen sin duda la edad que se les asigna.

Cuando en una misma experiencia hemos recogido distintos primordios, tanto su tamaño como su grado interno de desarrollo era muy variable dependiendo, como es lógico, del momento en que cada primordio hubiera aparecido dentro de esa experiencia. Pues bien, en este sentido hemos podido constatar que primordios del mismo tamaño y altura, es decir de aproximadamente la misma antigüedad, ofrecían los mismos grados de desarrollo y estructura interna, cualquiera que fuera el tipo de experiencia de donde provenían. O sea que, por ejemplo, un primordio que tiene un desarrollo probado de 24 horas (porque se ha controlado así la experiencia) ofrece la misma disposición y estructura de elementos que aquellos catalogados como de 24 horas procedentes de las otras experiencias (60, 96 ó 120 horas). Este hecho tiene importancia porque avala y refuerza los estudios que aquí presentamos sobre la catalogación y sistema de agrupamiento

de los primordios según sus edades de desarrollo, valores igualmente en relación con sus alturas, áreas y volúmenes, independientemente de la edad de la adventicia de donde provienen.

2. Morfología de las alturas, Área central y volúmen de desarrollo en cada tipo de primordio.

2. Morfometría de las alturas de primordios.

Antes de comenzar a la catalogación detallada de cada uno de los tipos de altura de nuestra especie, conviene que recordemos los tipos de experiencias y las agrupaciones llevadas a cabo.

Se realizaron 12 experiencias catalogadas como E-I, E-II, E-III, ..., E-12. La condición inicial de cada grupo consistió en su tiempo de incubación: la E-I estuvo 12 horas, la E-II permaneció 24, la E-III se mantuvo durante 36 horas, y así sucesivamente se fue aumentando el periodo de incubación de 12 en 12 horas, hasta la E-12 que se cultivó hasta los 144 horas después de la fecundación.

Dentro de cada experiencia y de su conjunto de bulbos puse: 2. Morfometría de las alturas, área central y volumen de desarrollo en cada tipo de primordio. central de las 12 adventicias desarrolladas en cada bulbo.

Estos conjuntos de primordios ofrecieron diversos grados de desarrollo de acuerdo con su propia edad o momento de comienzo de formación. Como es lógico, en la experiencia E-I sólo tenían un grupo de primordios (tipo 1) pues, esta

2.a Morfometría de las alturas de primordios.

Antes de descender a la exposición detallada de cada uno de los apartados objeto de nuestro estudio, conviene que recordemos los tipos de experiencias y las agrupaciones llevadas a cabo.

Se realizaron 10 experiencias catalogadas como E-I, E-II, E-III,....E-X. La condición inicial de cada grupo consistió en su tiempo de incubación: la E-I estuvo 12 horas, la E-II permaneció 24, la E-III se mantuvo durante 36 horas, y así sucesivamente se fue aumentando el período de incubación de 12 en 12 horas, hasta la E-X que se cultivó hasta las 120 horas después de la decapitación.

Dentro de cada experiencia y de su conjunto de bulbos puestos a incubar (ver material y método), se tomaron todos los primordios salidos en la zona central de las 12 adventicias desarrolladas en cada bulbo.

Estos conjuntos de primordios ofrecieron diverso grado de desarrollo de acuerdo con su propia edad o momento de comienzo de formación. Como es lógico, en la experiencia E-I sólo teníamos un grupo de primordios (tipo 1) pues, esta

experiencia sólo estuvo 12 horas en incubación y los grupos se catalogaron de 12 en 12 horas. La experiencia E-II contó con dos grupos (tipo 1 y tipo 2) que tenían entre 0-12 horas de formación y entre 12 y 24 horas respectivamente. Lógicamente son primordios tipo 2 (12 a 24 horas de edad) los que salieron inicialmente en la adventicia y por tanto los de tipo 1 son los que se han producido en las últimas horas. En teoría, la última experiencia E-X debía ofrecer 10 grupos de primordios (tipo 1 a tipo 10) según su tamaño, edad, o momento de emergencia en la adventicia.

Obtención de valores.

A continuación se presentan los listados correspondientes a la altura de los primordios encontrados en cada una de las experiencias realizadas. Para una mayor clarificación a la hora de trabajar con estos valores, se han dispuesto las alturas (expresadas en μm) en orden creciente.

En cada experiencia se tomó nota de la altura a nivel central del primordio mayor encontrado, valor que nos servirá para catalogar los diferentes tipos de primordios en relación con su grado de desarrollo, en esos intervalos de 12 en 12 horas. EXPERIENCIA I.

12 33

Se han realizado, asimismo, las tablas y gráficas de desarrollo de los primordios correspondientes a la altura (en la forma que se explicará más adelante), mostrando la evolución de este parámetro en los primordios pertenecientes a cada experiencia.

29.05

29.23

29.31

31.51

31.76

33.71

34.47

34.49

34.81

37.42

40.51

-161-

TABLA N^o 1

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 12 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA I.

15.39	65.25
24.44	65.98
24.91	67.10
28.58	67.22
28.71	68.21
29.05	98.31
29.83	98.81
30.01	98.38
31.51	98.22
31.76	100.32
33.71	102.75
34.47	108.12
34.49	110.01
34.81	
37.42	
46.51	
62.58	
64.17	
68.96	

TABLA N° 2

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 24 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA II.

42.67	86.25
43.67	86.88
44.52	87.10
46.91	87.22
53.51	88.21
54.01	95.31
55.81	95.91
65.62	96.38
66.61	98.22
73.33	100.32
81.12	102.75
81.24	108.12
81.46	110.01
82.09	
82.24	
82.39	
82.59	
84.17	
85.95	
86.10	

TABLA N^o3

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 36 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA III.

16.41	57.17	69.94	74.58	112.52
32.34	57.52	70.02	74.58	114.72
32.68	58.32	70.06	74.61	117.31
32.99	60.28	70.14	74.67	121.17
33.46	60.51	70.32	75.01	126.81
33.61	60.51	70.45	75.35	127.09
37.32	61.57	70.52	76.51	146.61
38.10	61.57	70.68	78.72	158.95
38.11	63.01	70.90	81.71	159.04
38.44	65.21	73.02	84.31	160.02
39.75	67.81	73.24	84.92	161.22
42.88	67.81	73.40	84.94	162.61
43.98	67.81	73.47	86.25	163.43
47.61	68.91	73.60	86.31	170.98
49.49	69.25	73.78	89.96	
52.72	69.32	73.86	100.28	
53.46	69.34	73.90	101.32	
54.24	69.34	73.98	101.59	
55.51	69.70	74.06	102.62	
56.81	69.84	74.22	104.81	

TABLA N^o 4

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 48 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA IV.

33.72	74.12	81.75	99	105.42	124	136.31
35.78	74.81	81.87	97	110.03	124	136.41
36.59	77.22	81.95	95	111.51	125	137.42
37.72	77.31	82.05	96	113.02	125	155.42
39.61	77.81	82.55	88	115.12	137	157.14
41.04	77.91	82.64	02	117.82	137	158.45
41.69	77.99	82.98	84	118.55	137	158.72
49.88	78.11	86.31	51	119.44	149	158.95
56.41	78.29	86.32	61	119.78	151	159.04
57.21	78.42	89.11	13	120.47	153	160.02
60.52	78.46	89.62	58	120.55	156	161.22
61.51	78.65	90.42	15	120.61	159	162.81
64.41	78.81	91.11	71	120.98	159	163.43
64.42	78.87	92.51	11	123.81	160	170.99
67.13	80.25	94.12	40	124.00	190	21
67.15	80.99	95.91	89	124.43	186	45
73.35	81.21	98.58	23	124.51		
73.37	81.37	102.81	92	125.51		
73.41	81.44	102.82	01	125.54		
74.02	81.57	105.41	3.02	129.22		

TABLA N^o 5

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 60 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA V.

30.05	77.99	124.88
30.61	78.33	124.96
42.78	84.55	125.67
50.28	84.56	125.99
54.87	85.66	137.22
63.32	87.02	137.22
69.46	88.64	137.82
72.23	95.51	149.47
72.57	99.61	151.67
73.16	110.12	153.21
73.26	111.58	158.91
73.34	115.15	159.12
73.57	118.71	159.13
73.77	119.11	160.32
74.32	119.42	190.21
75.02	119.89	196.46
76.79	120.23	
77.22	120.92	
77.31	121.01	
77.40	123.02	

TABLA N^o 6

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 72 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA VI.

31.51	93.88	34.99	95.49	176.65	266.11
35.11	119.01	54.87	96.86	177.99	310.42
35.38	120.34	58.17	99.48	180.81	311.58
36.89	120.40	60.02	118.99	181.61	254.41
41.41	131.79	74.96	119.59	186.32	263.86
46.81	134.24	75.91	125.83	212.35	265.35
54.81	134.90	76.31	126.55	213.32	281.47
55.81	135.24	76.43	128.06	215.02	265.14
76.23	137.07	76.77	129.26	218.27	291.34
66.16	140.47	77.46	129.28	227.23	296.13
67.64	146.02	77.54	132.28	227.96	319.33
67.98	147.02	77.95	133.38	236.03	360.31
71.83	149.51	80.99	137.51	240.78	362.26
72.20	152.25	71.42	137.52	241.12	371.35
73.41	182.90	81.50	144.15	241.89	365.36
73.74	153.21	81.99	154.49	242.32	369.22
76.71	154.10	82.19	158.98	245.34	425.14
78.73	156.12	82.53	161.30	245.77	
80.81	156.85	86.38	162.41	246.54	
90.22	156.97	87.12	163.87	246.88	

TABLA N^o 7

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 84 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA VII.

31.51	94.56	158.66	190.41	231.23	243.36
35.11	118.01	163.46	191.42	231.33	244.82
35.36	129.14	163.52	198.91	231.71	249.95
38.69	129.48	164.61	199.02	231.84	254.41
41.41	131.28	171.16	199.18	231.91	263.88
48.61	134.14	174.45	201.58	232.07	265.35
54.81	134.90	176.85	203.04	232.29	281.47
55.51	135.24	178.96	203.77	232.91	285.14
76.23	137.07	179.59	214.04	234.41	291.34
66.18	140.47	179.97	214.77	234.56	296.13
67.64	146.62	180.51	218.28	234.63	319.33
67.98	147.62	181.54	219.21	234.79	360.31
71.83	149.51	182.15	219.92	234.86	362.26
72.20	152.56	183.25	220.63	234.86	371.35
73.41	152.90	183.52	228.81	234.99	385.36
73.74	153.21	184.05	230.16	235.29	389.22
76.71	154.10	184.72	230.21	235.37	425.14
78.73	156.12	185.06	230.31	235.47	
80.81	156.86	185.21	230.64	236.40	
90.22	158.32	185.62	230.73	237.04	

TABLA N^o 8

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm
 DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 96 HORAS DE INCUBACION
 DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE
 CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA VIII.

34.97	175.41	233.75	255.56	298.57
48.75	176.65	234.62	255.66	315.24
75.45	182.73	235.35	256.76	318.24
77.69	183.07	238.49	256.25	329.12
81.55	186.92	249.83	256.59	354.46
109.05	187.49	250.92	257.28	359.88
133.04	188.83	251.52	258.75	362.22
134.14	192.52	251.60	261.68	412.24
135.93	194.41	251.90	262.13	413.09
136.60	195.41	252.03	263.88	417.57
139.27	197.18	252.10	272.08	435.59
142.28	198.84	252.26	277.78	435.87
146.61	200.72	252.42	282.21	439.81
159.52	206.24	252.48	287.33	439.81
164.01	207.71	253.60	289.21	441.69
164.68	217.21	253.82	290.21	472.55
167.23	217.51	254.98	291.21	481.17
169.06	228.23	254.05	293.93	492.85
169.58	231.89	255.18	294.06	502.41
170.36	232.02	255.48	295.55	

TABLA N^o 9

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm
 DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 108 HORAS DE INCUBACION
 DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE
 CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA IX.

18.40	236.29	279.16	357.17	418.49
34.70	250.05	281.94	362.84	422.89
74.24	250.22	282.18	365.26	424.39
132.24	252.12	287.07	366.28	433.59
134.04	253.06	288.54	366.51	437.99
154.64	253.14	295.87	366.51	439.85
161.40	253.46	296.62	366.67	439.91
167.50	253.53	298.21	367.24	441.04
173.99	253.95	298.21	375.58	445.19
176.72	254.10	300.53	377.81	461.80
177.99	254.44	301.26	378.58	472.71
179.39	254.66	307.13	390.08	473.45
197.02	255.64	313.86	371.80	474.04
198.09	258.66	314.59	393.00	474.29
199.01	259.64	315.51	393.34	478.65
200.02	259.86	321.05	396.83	479.55
212.01	260.20	326.65	398.91	481.17
212.83	260.35	327.65	403.98	492.85
225.29	260.77	329.12	404.30	502.41
229.69	260.84	326.75	405.32	502.85

TABLA N°10

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 120 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA X. (1).

32.31	220.23	248.45	268.61	331.12
36.88	220.54	249.19	268.99	331.12
44.45	223.43	250.39	272.27	331.85
78.84	223.89	250.65	277.44	332.59
115.81	229.02	251.01	281.06	333.47
128.16	229.02	251.15	281.43	334.05
134.26	230.49	251.69	281.84	336.98
146.61	231.22	252.08	286.93	338.07
153.42	234.41	252.48	287.66	348.66
153.73	234.74	252.70	287.98	349.26
154.23	234.66	252.82	288.72	349.77
154.53	235.07	253.21	288.72	350.21
166.92	235.28	253.80	290.77	350.65
168.99	243.68	253.63	291.39	350.75
169.64	243.77	253.14	292.29	351.27
176.32	244.21	256.88	294.12	351.75
188.40	244.69	256.76	311.59	351.82
195.20	244.97	264.22	311.59	352.10
195.57	246.17	264.51	315.32	352.37
203.40	246.44	267.72	319.67	352.65

TABLA N^o 10

RELACION DE ALTURAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 120 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA X. (2).

352.76	379.52	435.66	504.71	590.32
353.43	381.69	435.59	505.22	
35.63	383.89	436.78	507.41	
356.11	388.24	436.93	509.16	
356.98	391.96	438.57	511.41	
357.64	392.39	439.57	516.72	
357.92	392.69	439.71	519.61	
357.99	399.68	440.22	525.29	
358.99	400.75	440.41	542.55	
359.53	410.21	440.16	546.52	
359.71	410.34	441.41	544.01	
359.97	411.41	456.72	545.22	
360.48	413.01	459.61	546.82	
361.08	413.32	485.29	549.75	
361.31	416.34	490.55	576.14	
367.64	418.28	492.82	579.07	
368.51	420.54	493.75	580.21	
368.51	420.81	494.14	582.45	
368.54	424.22	502.07	584.10	
373.01	430.31	502.21	586.12	

Establecimiento de grupos y tipos.

Para las experiencias, de la I a la X, se establecieron unas tablas de desarrollo en altura que se confeccionaron de la siguiente forma:

Tabla 11. Crecimiento en altura.

Experiencia I. Adventicia en desarrollo hasta 12 horas

Cada experiencia estuvo compuesta por distintos tipos de primordios que fueron clasificados basándonos en su grado de desarrollo. Así, en la experiencia I (Tabla 11) que corresponde a las adventicias recolectadas 12 horas después de la decapitación, la altura media de los primordios a nivel central, fue de $30.98 \mu\text{m}$ y, el primordio mayor encontrado fue de $46.51 \mu\text{m}$. Es lógico pensar que este primordio mayor se corresponde con la situación que ha estado creciendo las 12 horas. La media de $30.98 \mu\text{m}$ indica un valor obtenido en el periodo de 1-12 horas y, al ser un valor medio de altura, indica un valor medio en horas, es decir, unas 7 horas. Por otra parte expresa que, dada la dificultad para asegurar la hora exacta en que ha salido un primordio concreto, nos serviremos del valor medio de altura y horas de crecimiento transcurridas en esos periodos de 12 horas. También, y por seguridad de clasificación, establecemos que todos los primordios con un grado de desarrollo menor o igual al primordio mayor encontrado en la

experiencia I (46.51 μm), formarán parte del tipo 1 de primordios cualquiera que sea la experiencia de la que proceden.

TABLA N^o 11. Crecimiento en altura.

Experiencia I: Adventicia en desarrollo hasta 12 horas después de la decapitación.

1	2	3	4	5	6	7
-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Tipo 1	30.98 \pm 6.47	30.98	4.4	1	16	46.51

Número total de primordios: 16

Número de adventicias empleadas: 25

1 = Tipo de primordio.

2 = Altura media obtenida en la experiencia.

3 = Micras conseguidas en el tipo que se considera, valor medio.

4 = Valor 3 dividido por 6 (Número medio de horas de cada grupo).

5 = Índice base o unidad de crecimiento para el grupo de 12 horas, e incremento de velocidad de crecimiento en los demás casos en relación con el base.

6 = Número de primordios en cada tipo de experiencia.

7 = Altura mayor obtenida de entre los primordios analizados.

En la experiencia II (Tabla 12) aparecen los valores de primordios cuyas adventicias se incubaron hasta 24 horas después de la decapitación; hemos de clasificar 2 subgrupos: primordios de tipo 1 y primordios de tipo 2. Consideramos pertenecientes al tipo 1 todos aquellos primordios que por tener una altura menor o igual a $46.51 \mu\text{m}$, tendrán que haber aparecido entre las horas 12 y 24, en un periodo total de 12 horas como máximo y, por tanto, habrán emergido en las raíces adventicias en sus 12 últimas horas de incubación (son pues los más jóvenes). De este tipo 1 de primordios se encontraron 16 en la experiencia II. Recordemos que para nosotros 12 horas suponen una unidad de recuento y que aunque, la velocidad de crecimiento hubiera, hipotéticamente, experimentado alguna variación en este periodo, el valor es referido a una media que queda por debajo del mayor ocurrido en 12 horas ($46.51 \mu\text{m}$), con lo que tales tamaños no pueden tener más de 12 horas de edad.

¿Podrían los primordios que hubieran surgido en estas 12 últimas horas de incubación de la adventicia, haber dado otra media de altura como consecuencia de una distinta y mayor velocidad de crecimiento?. Para contestar a esta pregunta es mejor observar lo que ha ocurrido con aquellos

primordios que han estado creciendo un máximo de 24 horas y un mínimo de 12, es decir los que se presentan con más de 46.51 μm de altura y que surgieron, por tanto, al comienzo de la incubación, entre la hora 0 y la 12, y que, lógicamente, tienen dos unidades de 12 horas de antigüedad, por lo que los denominamos tipo 2. Estos primordios serán todos aquellos que ofrezcan una altura superior a 46.51 μm , que hemos visto es lo máximo a alcanzar en sus 12 primeras horas. Tal conjunto de primordios ha dado una altura media de 84.17 μm , y el primordio mayor es de 110.01 μm . Si la experiencia se hubiera interrumpido cuando la incubación era de 12 horas, habríamos repetido la experiencia I, por lo tanto, cualquier primordio con más de 46.51 μm , con toda probabilidad ha crecido más de 12 horas, es del tipo 2 y el resto es del tipo 1.

que ofrecieron un valor de altura inferior a 46.51 μm con un valor medio de 35.39 μm , por lo que podemos catalogarlos como salidos en las últimas 12 horas, o de tipo 1. Con una altura inferior a 110.01 μm y superior a 46.51 μm pudimos encontrar 65 primordios y la media de crecimiento de este grupo (tipo 2) fue de 71.96 μm . Un tercer grupo, compuesto de 7 primordios mayores de 110.01 μm , dio un valor medio de altura de 123.75 μm , siendo el primordio mayor de 146.81 μm y se denominó a este grupo como tipo 3.

TABLA N^o 12. Crecimiento en altura.

Experiencia II: Adventicias en desarrollo hasta 24 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6	7
Tipo 1	44.47±1.65	44.47	6.3	1	4		
Tipo 2	84.17±14.34	39.7	6.6	1.1	29	110.01	

Número total de primordios: 33

Número de adventicias empleadas: 11

La experiencia III (Tabla 13), está compuesta por primordios cuyas raíces adventicias se incubaron hasta 36 horas después de la decapitación. Nos encontramos con que, a lo largo de esas horas de incubación, había 13 primordios que ofrecieron un valor de altura inferior a 46.51 μm con un valor medio de 35.39 μm , por lo que podemos catalogarlos como salidos en las últimas 12 horas, o de tipo 1. Con una altura inferior a 110.01 μm y superior a 46.51 μm pudimos encontrar 68 primordios y la media de crecimiento de este grupo (tipo 2) fue de 71.96 μm . Un tercer grupo, compuesto de 7 primordios mayores de 110.01 μm , dio un valor medio de altura de 123.75 μm , siendo el primordio mayor de 146.61 μm y se denominó a este grupo como tipo 3.

TABLA N^o 13 . Crecimiento en altura.

Experiencia III: Adventicias en desarrollo hasta 36 horas después de la decapitación.

1	2	3	4	5	6	7
Tipo 1	35.39±6.54	35.39	5.1	1	13	
Tipo 2	71.96±12.26	36.57	6.1	1.2	68	
Tipo 3	123.75±10.66	51.79	8.6	1.7	7	146.61

Número total de primordios: 88

Número de adventicias empleadas: 16.

De esta manera, y para las siguientes experiencias IV a X, se establecieron los demás tipos de primordios (tipo 4 a 10), siempre en relación al primordio mayor encontrado en la experiencia anterior (Tablas 14 a 20).

Por tanto, en resumen y siguiendo el método descrito hasta ahora, hemos catalogado los diferentes tipos de primordios de la siguiente forma:

- Primordios de tipo 1: Son aquellos cuya altura a nivel del corte central del primordio está comprendida entre 0 y 46.51 μm .

- Primordios de tipo 2: Aquellos cuya altura queda

comprendida entre 46.52 y 110.01 μm .

- Primordios tipo 3: Su altura se encuentra entre 110.02 y 146.61 μm .

- Primordios tipo 4: Entre 146.62 y 170.99 μm .

- Primordios tipo 5: Entre 171.00 y 196.46 μm .

- Primordios tipo 6: Entre 196.47 y 311.58 μm .

- Primordios tipo 7: Entre 311.59 y 425.14 μm .

- Primordios tipo 8: Entre 425.15 y 441.69 μm .

- Primordios tipo 9: Entre 441.70 y 502.41 μm .

- Primordios tipo 10: Entre 502.42 y 590.32 μm .

2.a.3 Velocidad de crecimiento en altura.

Para calcular la velocidad de desarrollo en altura del total de primordios en cada periodo (columna 4, tablas 11 a 20), dividimos esa altura media por la mitad de horas que pueden haber estado creciendo, así, si su crecimiento fue de 0-12 horas, dividimos por 6, por lo que en la experiencia I, la altura media del tipo 1 es de 30.98 μm que dividida entre 6 da un valor de 5.16 μm de velocidad de crecimiento por hora. En realidad para el tipo 1, será algo menos porque en la primera hora de salida difícilmente podemos valorar o medir

nada, por tanto habria que dividir por 7, $(0 + 12 : 2) + 1 = 7$ horas de valor medio para calcular la velocidad de crecimiento. De esta forma, para el tipo 1 de la experiencia I seria $30.98/7 = 4.4 \mu/\text{hora}$.

Para saber la velocidad de crecimiento en los otros tipos de primordios (2 a 10), hay que hallar las micras que han crecido en el periodo considerado (columna 3, tablas 11 a 20) y dividirlo por 6; asi, en la experiencia II, para el tipo 2, hay que restarle a la media de altura que nos da ($84.17 \mu\text{m}$), la media de altura del grupo anterior, tipo 1 ($44.47 \mu\text{m}$), la diferencia es de $39.7 \mu\text{m}$, que es lo que realmente ha crecido en este periodo de 12 horas. Este valor se divide por 6, que es la media del periodo de 12 horas ($39.7/6 = 6.6$) y nos da la velocidad de crecimiento para este periodo.

Para encontrar el valor del incremento de la velocidad de crecimiento con relación al grupo base (columna 5), dividimos el valor de la velocidad de desarrollo media para cada tipo (columna 4) por el valor que tiene en el tipo 1 (grupo base), en cada experiencia. De forma que para el tipo 1 de todas las experiencias siempre nos dará el valor 1. De esta manera, en la experiencia II, para el tipo 2,

habría que dividir la velocidad de crecimiento media encontrada en este grupo, por la encontrada en el tipo 1 (que siempre es la base) dándonos en este caso el valor de 1.1, que representa el incremento de velocidad sobre el grupo primero. Este cálculo se ha realizado en todos los tipos de primordios de cada una de las experiencias.

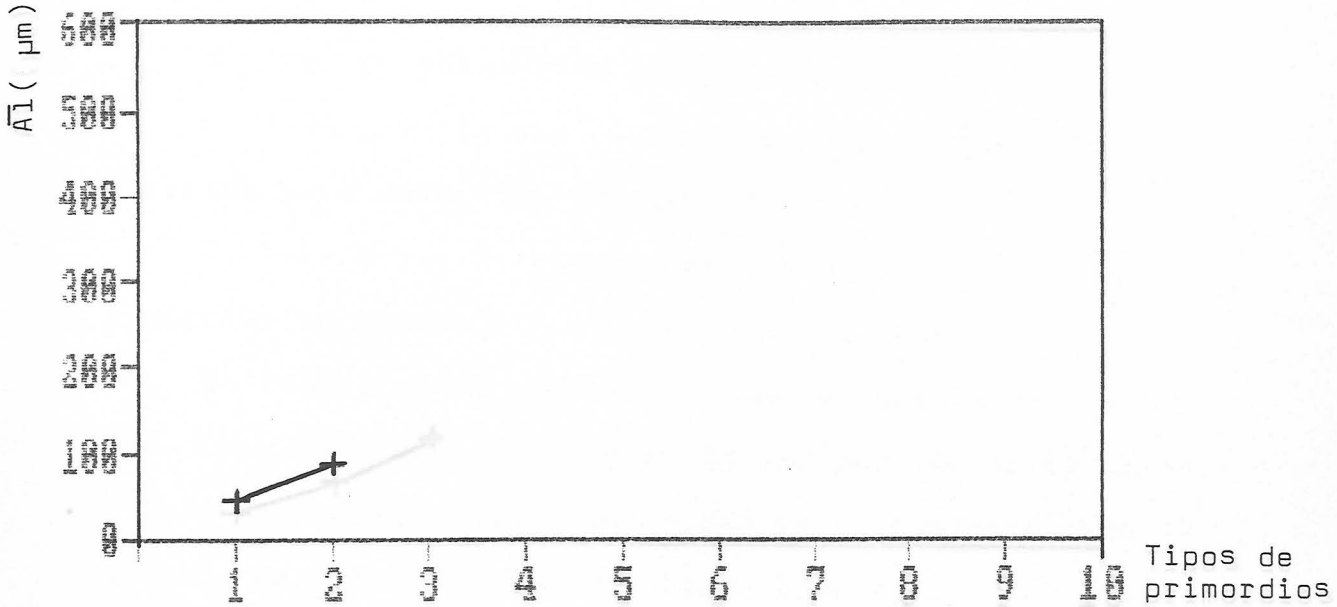
Dentro de cada experiencia y entre los valores que se han representado, conviene aquí resaltar que se exponen junto a las tablas de valores: - las gráficas de crecimiento en altura : Media de altura (columna 2) para cada tipo de primordios que componen la experiencia.

Gráfica 1 (a). Representación - las gráficas del incremento de la velocidad de crecimiento : Incremento de la velocidad de crecimiento de altura con relación al grupo base (columna 5) para cada tipo de primordios que componen la experiencia.

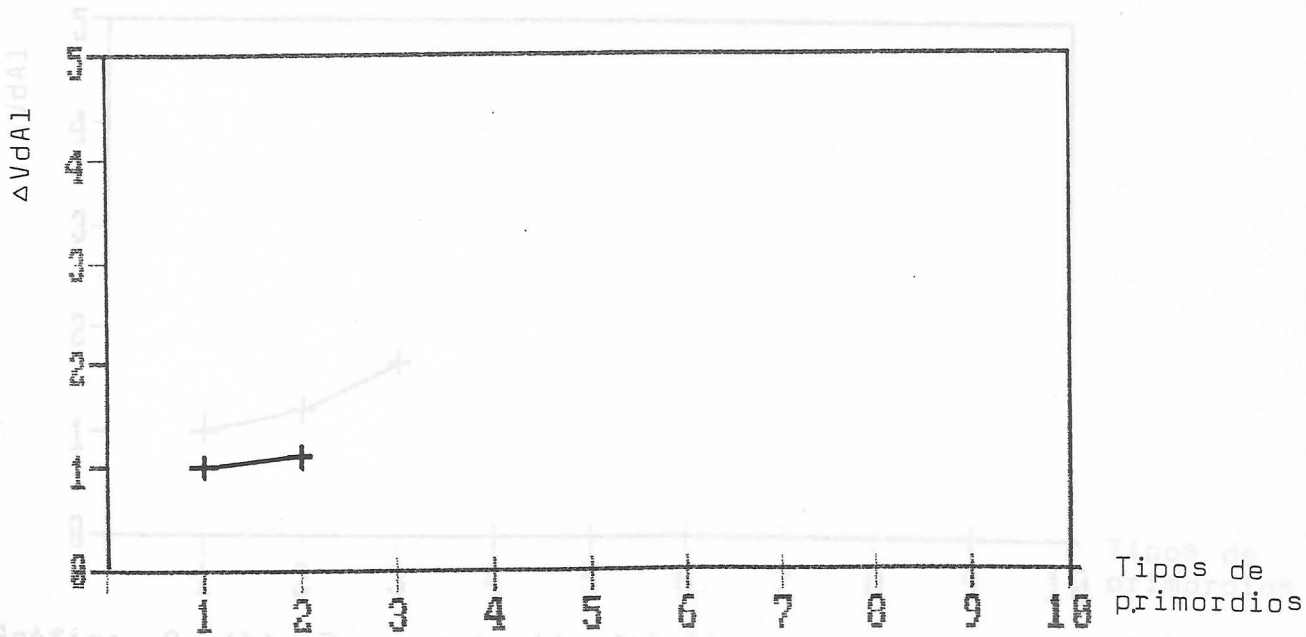
A continuación se representan las tablas y gráficas de crecimiento en altura, para cada una de las experiencias realizadas (I a X), con el fin de exponer conjuntamente como evolucionaron los primordios pertenecientes a las mismas.

Gráfica 1 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVdAl) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia II.

EXPERIENCIA II

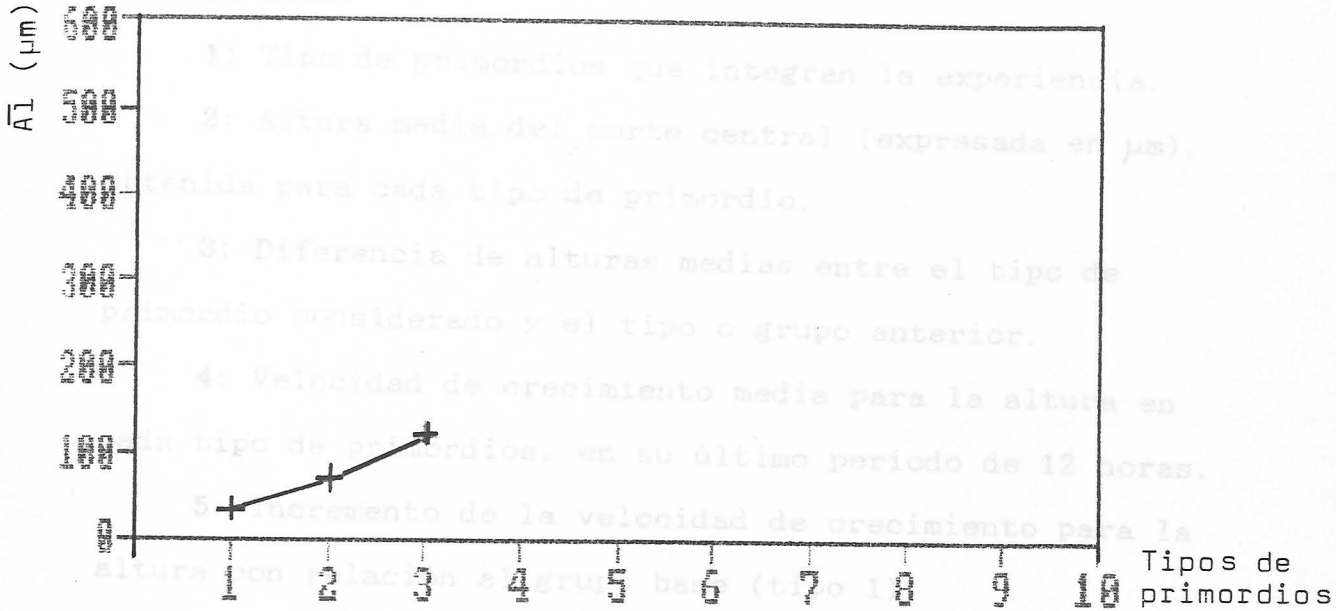


Gráfica 1 (a). Representación de la altura media (\bar{A}_1) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. II.

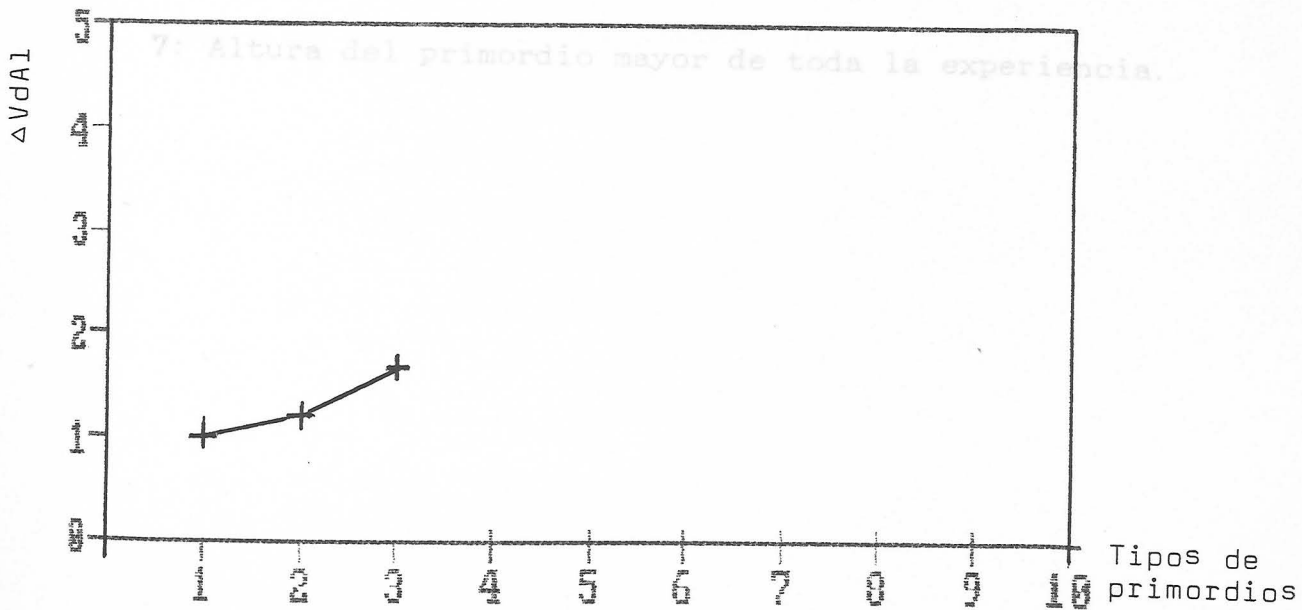


Gráfica 1 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdA_1) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia II.

EXPERIENCIA III



Gráfica 2 (a). Representación de la altura media (\bar{A}_1) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. III.



Gráfica 2 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdA_1) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia III.

En cada una de las experiencias que se presentan, recordemos que se midieron una serie de parámetros, que se indican como:

- 1: Tipo de primordios que integran la experiencia.
- 2: Altura media del corte central (expresada en μm), obtenida para cada tipo de primordio.
- 3: Diferencia de alturas medias entre el tipo de primordio considerado y el tipo o grupo anterior.
- 4: Velocidad de crecimiento media para la altura en cada tipo de primordios, en su último periodo de 12 horas.
- 5: Incremento de la velocidad de crecimiento para la altura con relación al grupo base (tipo 1).
- 6: Número de primordios obtenidos en cada tipo de las experiencias.
- 7: Altura del primordio mayor de toda la experiencia.

TABLA N^o 14. Crecimiento en altura.

EXPERIENCIA IV

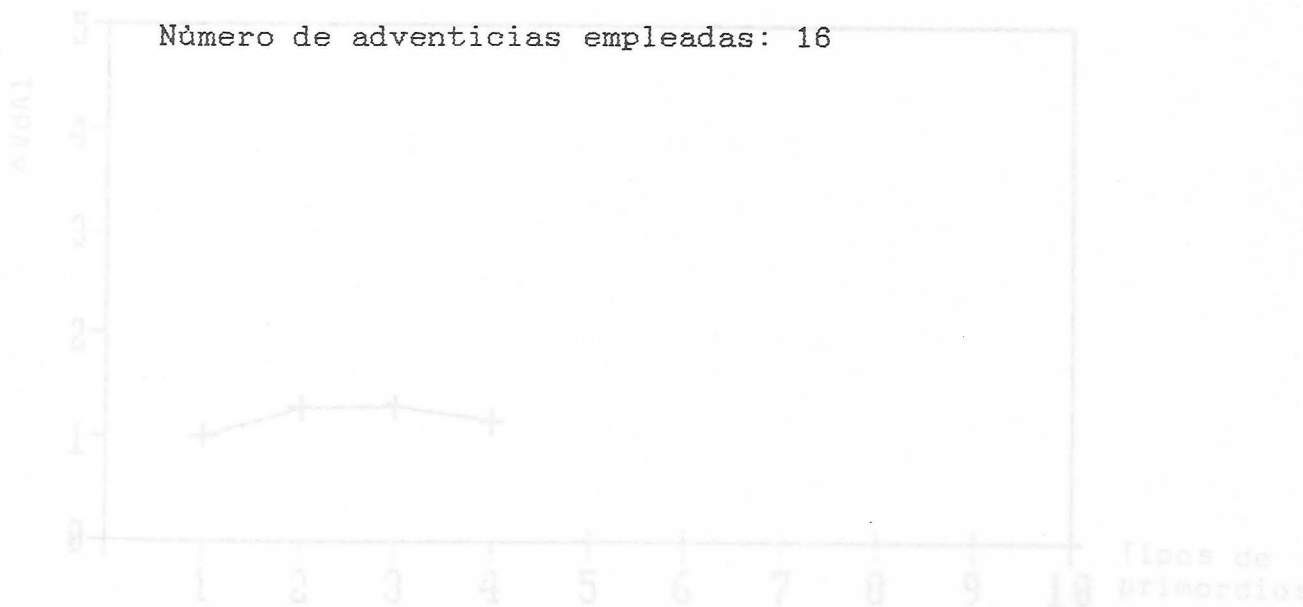
Experiencia IV: Adventicias en desarrollo hasta 48 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6	7
Tipo 1		38.02 ± 2.82	38.02	5.4	1	7	
Tipo 2		80.05 ± 13.5	42.03	7	1.29	54	
Tipo 3		122.50 ± 7.28	42.45	7.1	1.31	22	
Tipo 4		159.97 ± 3.97	37.47	6.2	1.15	11	170.99

Gráfica 3 (a). Representación de la altura media (A) de los distintos tipos de primordios en la Exp. IV.

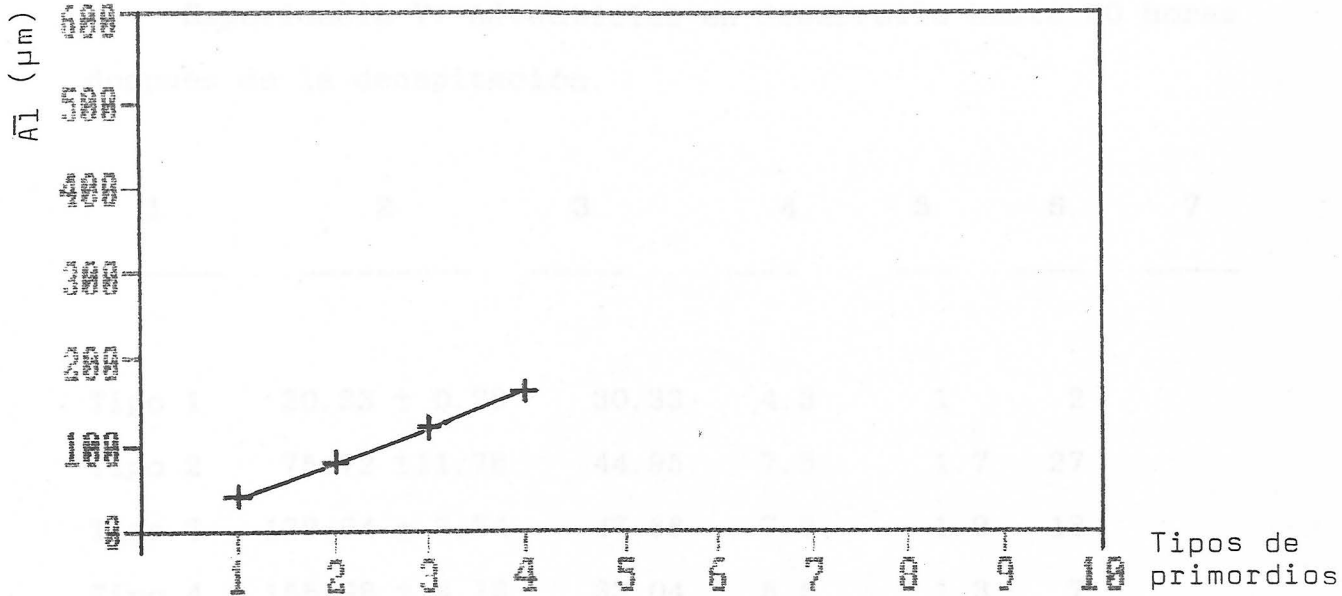
Número total de primordios: 94

Número de adventicias empleadas: 16

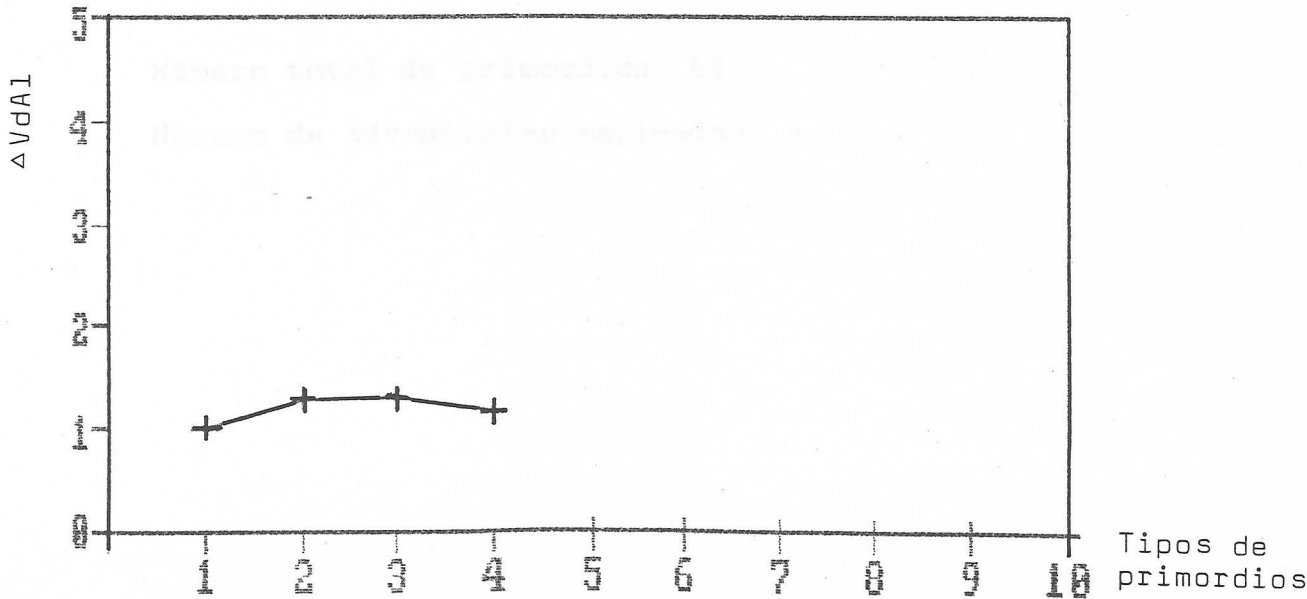


Gráfica 3 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdA) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IV.

EXPERIENCIA IV



Gráfica 3 (a). Representación de la altura media (\bar{A}_1) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. IV.



Gráfica 3 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdA_1) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IV.

TABLA N^o 15. Crecimiento en altura.

Experiencia V: Adventicias en desarrollo hasta 60 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6	7
Tipo 1	30.33 ± 0.28		30.33	4.3	1	2	
Tipo 2	75.72 ± 11.78		44.95	7.5	1.7	27	
Tipo 3	122.94 ± 7.74		47.66	7.9	1.9	18	
Tipo 4	155.98 ± 4.13		33.04	5.5	1.3	7	
Tipo 5	185.84 ± 10.63		29.86	4.1	1.1	2	196.46

Número total de primordios: 56

Número de adventicias empleadas: 9.

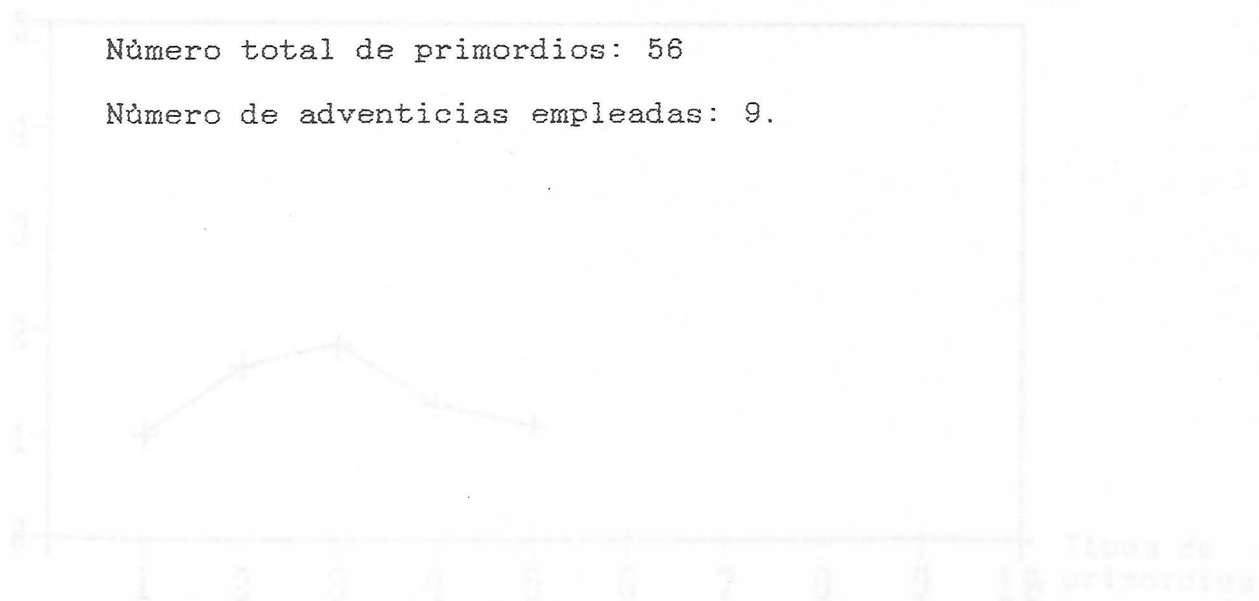
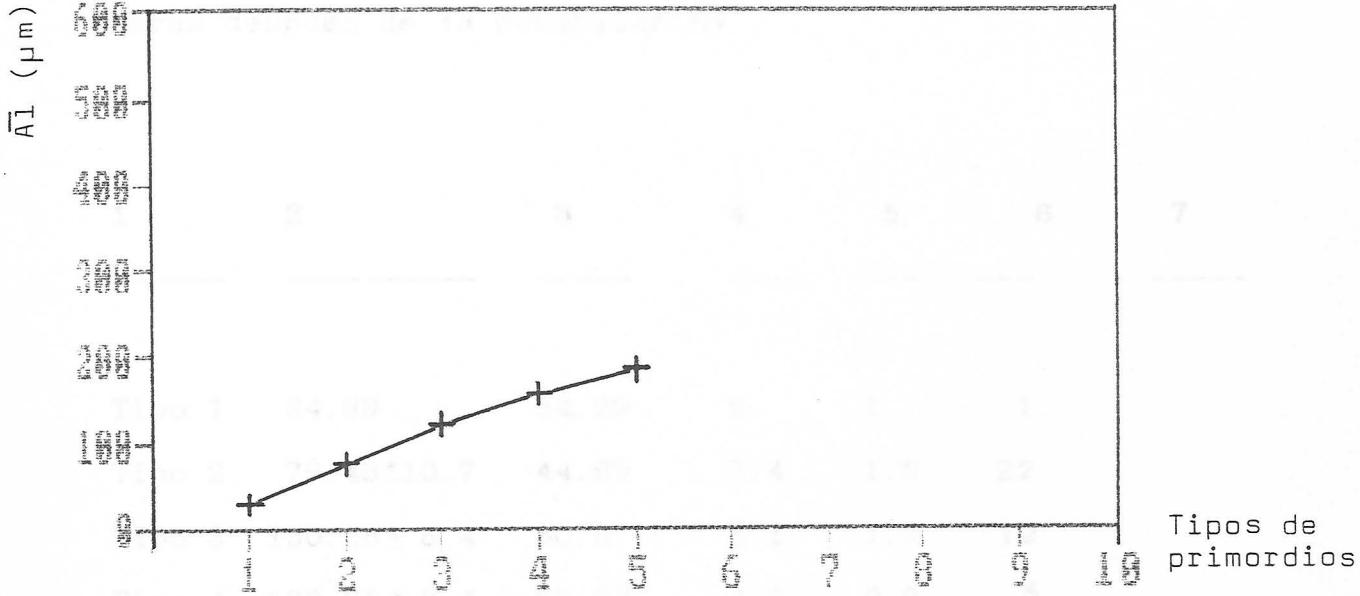
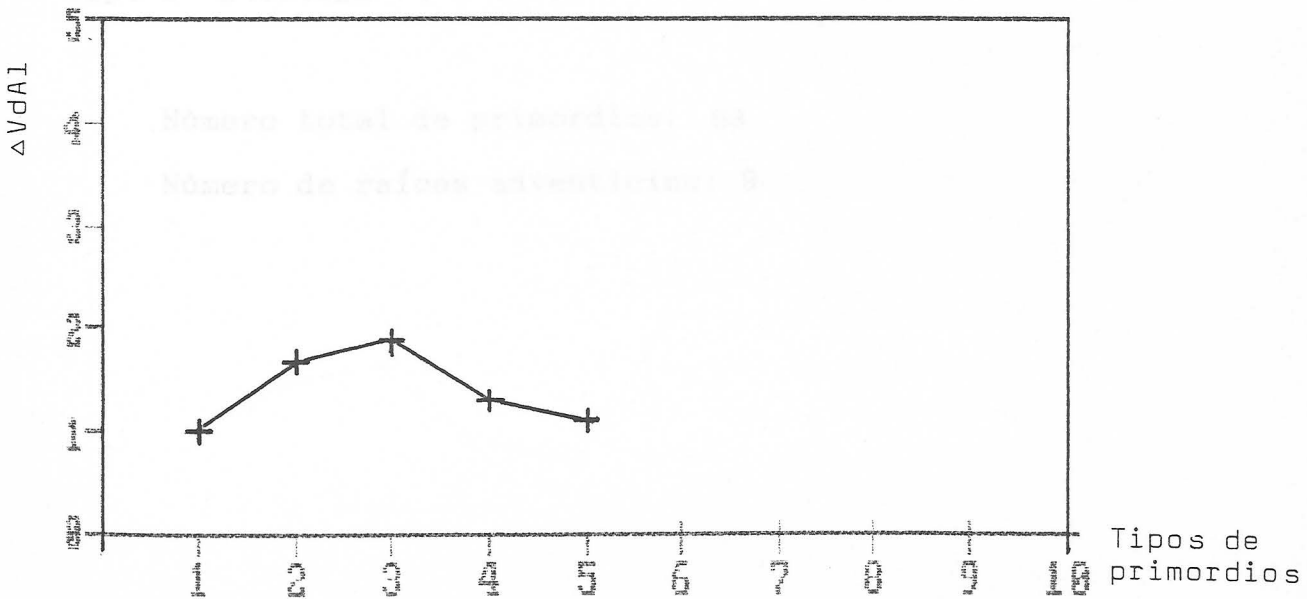


Gráfico A (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVDA) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia V.

EXPERIENCIA V



Gráfica 4 (a). Representación de la altura media (\bar{A}_1) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. V.



Gráfica 4 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔV_{dA1}) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia V.

TABLA N^o 16. Crecimiento en altura

Experiencia VI: Adventicias en desarrollo hasta 72 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6	7
Tipo 1	34.99	34.99	5	1	1		
Tipo 2	79.48 ± 10.7	44.99	7.4	1.5	22		
Tipo 3	130.28 ± 6.4	50.8	8.5	1.7	12		
Tipo 4	160.21 ± 3.4	29.93	4.9	0.9	5		
Tipo 5	180.7 ± 3.2	20.49	3.4	0.7	5		
Tipo 6	243.83 ± 27.4	63.13	10.5	2.1	18	311.58	

Número total de primordios: 63

Número de raíces adventicias: 9

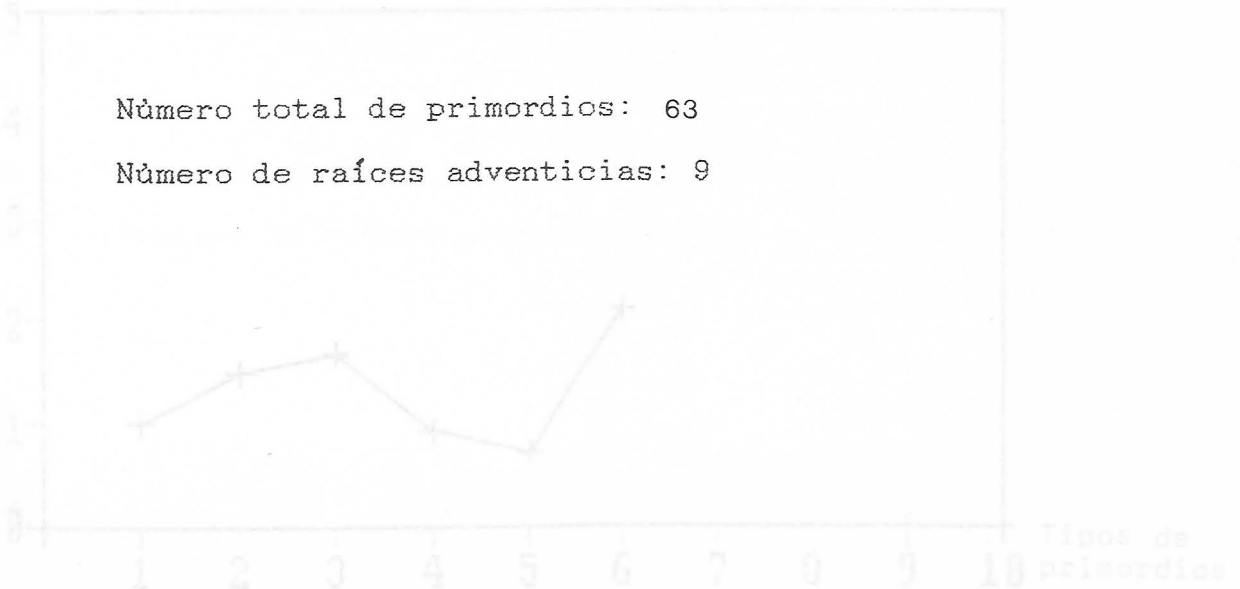
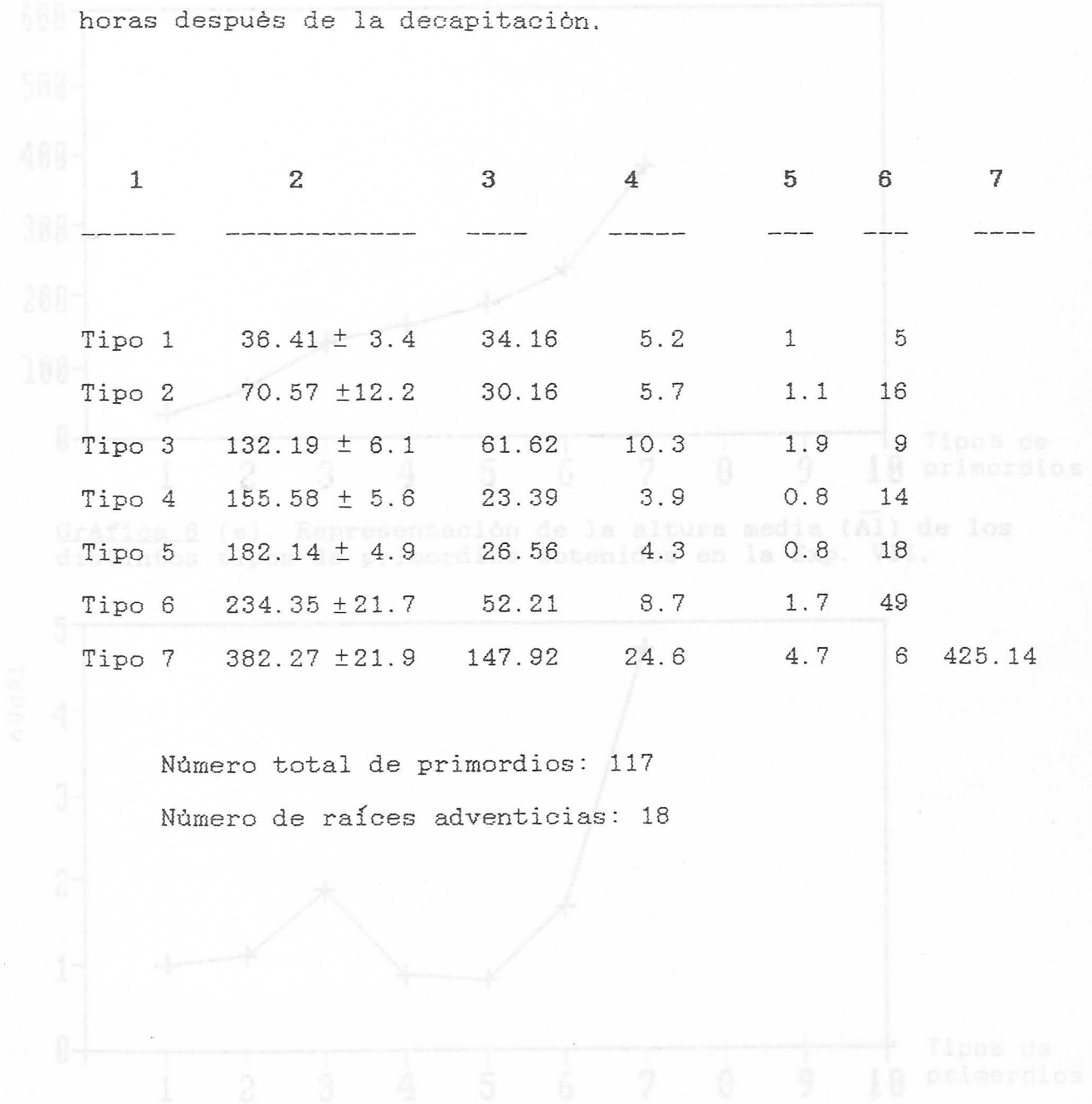


Gráfico 5 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (VdAl) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VI.

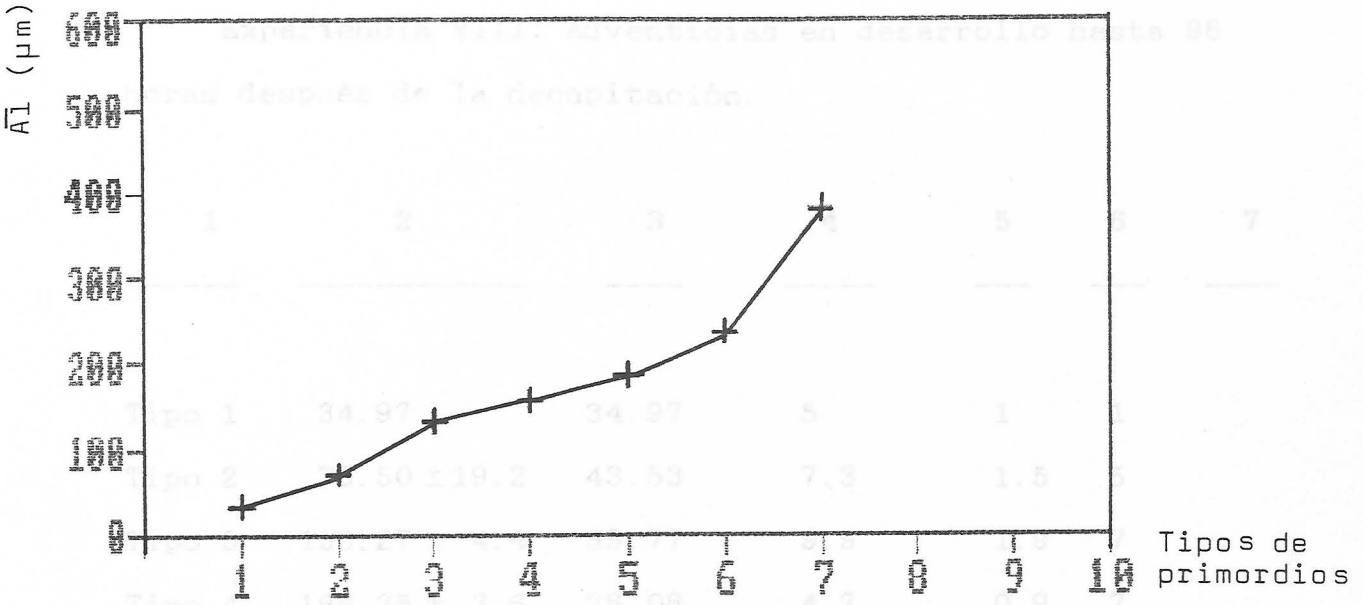
TABLA N^o 17. Crecimiento en altura.

Experiencia VII: Adventicias en desarrollo hasta 84 horas después de la decapitación.

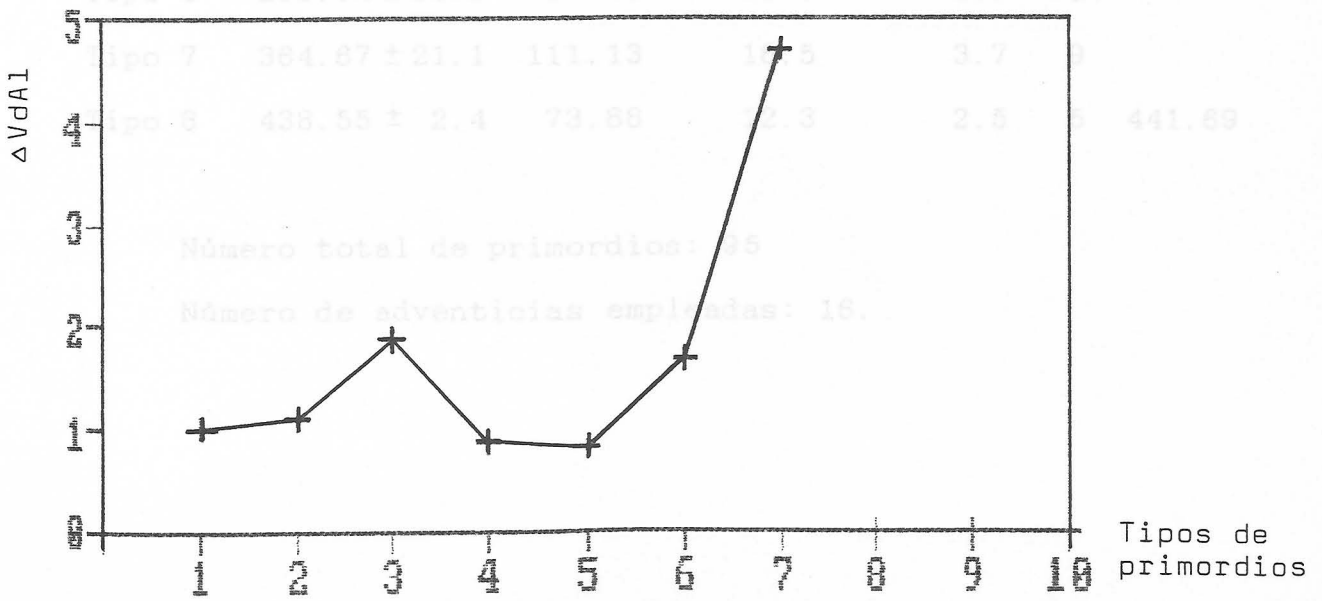


Gráfica 5 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVdAl) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VII.

EXPERIENCIA VII



Gráfica 6 (a). Representación de la altura media (\bar{A}_1) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. VII.



Gráfica 6 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdA_1) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VII.

TABLA N^o 18. Crecimiento en altura

Experiencia VIII: Adventicias en desarrollo hasta 96 horas después de la decapitación.

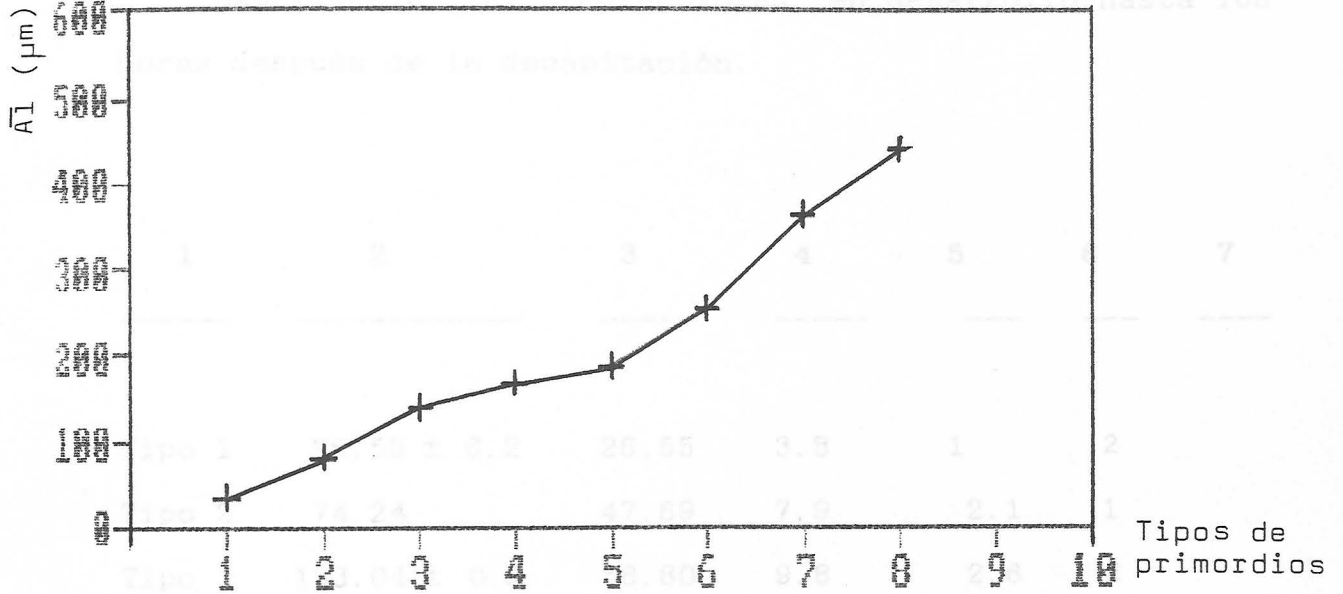
	1	2	3	4	5	6	7
Tipo 1	34.97	34.97	5	1	1		
Tipo 2	78.50 ± 19.2	43.53	7.3	1.5	5		
Tipo 3	138.27 ± 4.4	59.77	9.9	1.9	7		
Tipo 4	166.35 ± 3.6	28.08	4.7	0.9	7		
Tipo 5	185.78 ± 6.6	19.43	3.2	0.6	10		
Tipo 6	253.54 ± 23.9	67.76	11.3	2.3	51		
Tipo 7	364.67 ± 21.1	111.13	18.5	3.7	9		
Tipo 8	438.55 ± 2.4	73.88	12.3	2.5	5	441.69	

Número total de primordios: 95

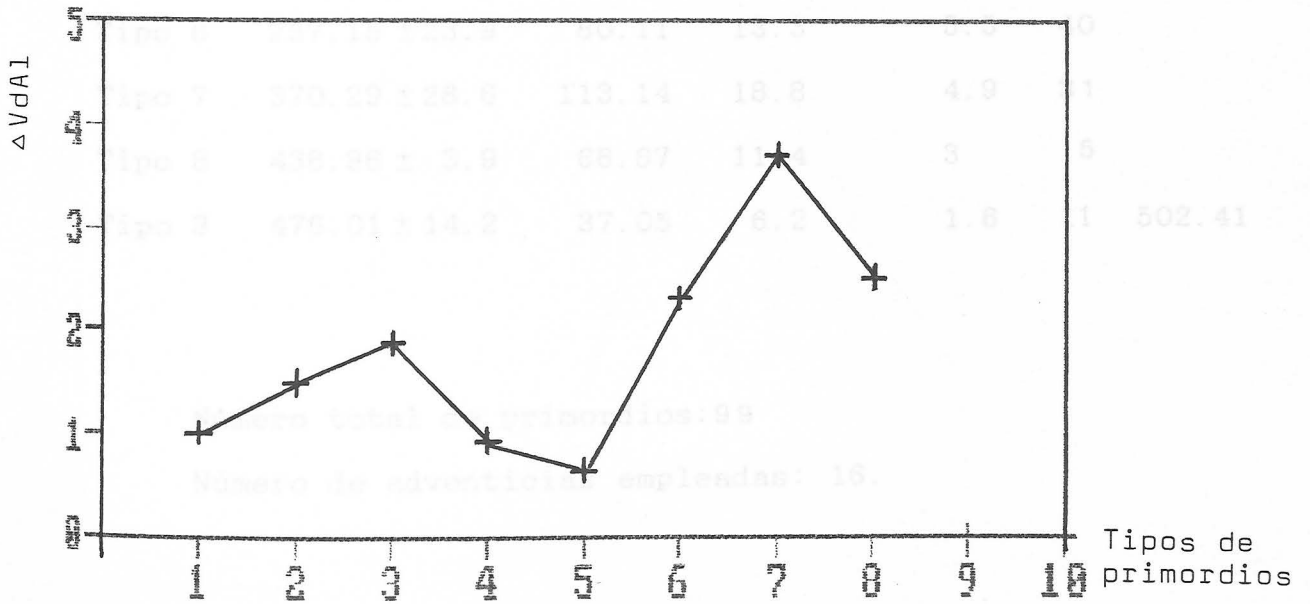
Número de adventicias empleadas: 16.

Gráfica 7 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVDd) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VIII.

EXPERIENCIA VIII



Gráfica 7 (a). Representación de la altura media (\bar{A}_1) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. VIII.



Gráfica 7 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔV_{dA1}) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VIII.

TABLA N^o 19. Crecimiento en altura.

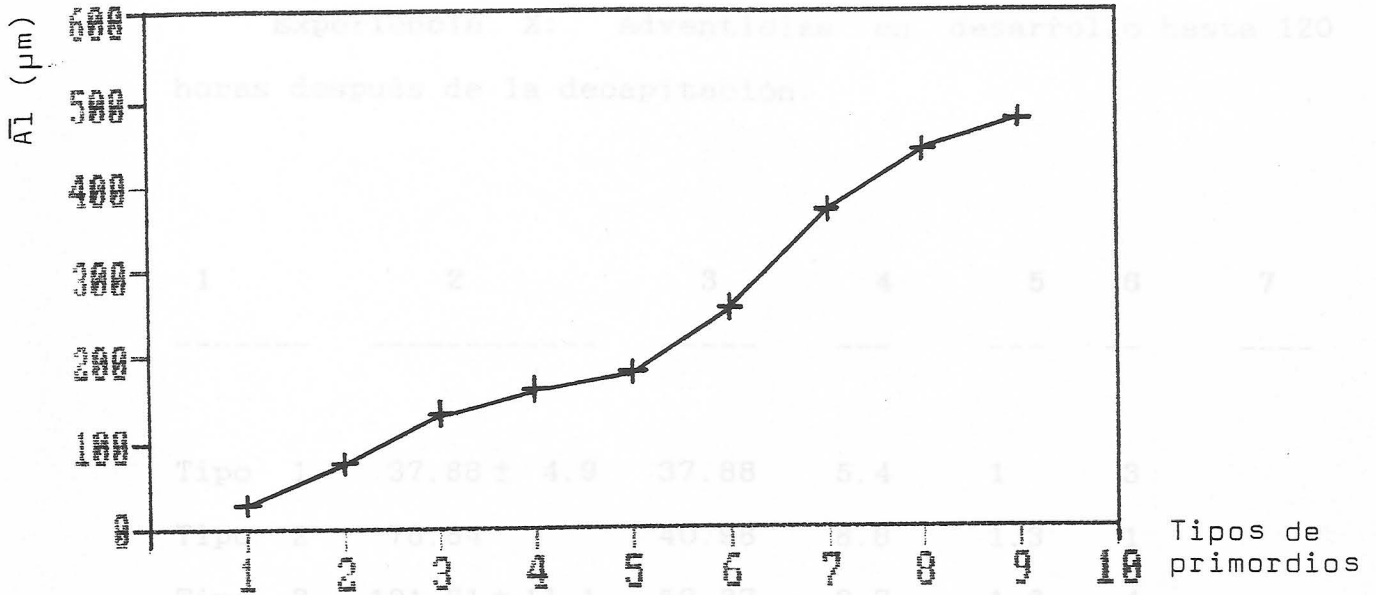
Experiencia IX: Adventicias en desarrollo hasta 108 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6	7
Tipo 1	26.55 ± 6.2	26.55	3.8	1	2		
Tipo 2	74.24	47.69	7.9	2.1	1		
Tipo 3	133.04 ± 0.9	58.80	9.8	2.6	2		
Tipo 4	161.18 ± 7.1	28.14	4.7	1.2	3		
Tipo 5	177.04 ± 2.8	15.86	2.6	0.7	4		
Tipo 6	257.15 ± 23.9	80.11	13.3	3.5	40		
Tipo 7	370.29 ± 26.6	113.14	18.8	4.9	31		
Tipo 8	438.96 ± 3.9	68.67	11.4	3	5		
Tipo 9	476.01 ± 14.2	37.05	6.2	1.6	11	502.41	

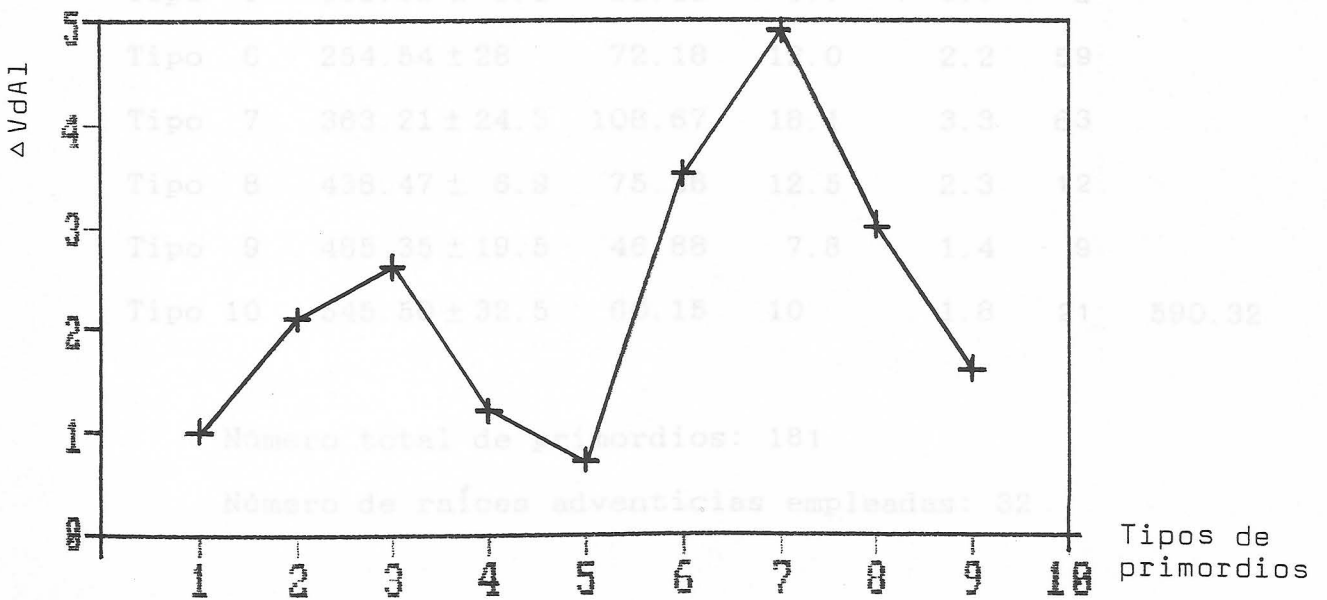
Número total de primordios: 99

Número de adventicias empleadas: 16.

EXPERIENCIA IX



Gráfica 8 (a). Representación de la altura media (\bar{A}_1) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. IX.



Gráfica 8 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔV_{dA1}) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IX.

TABLA N^o20. Crecimiento en altura

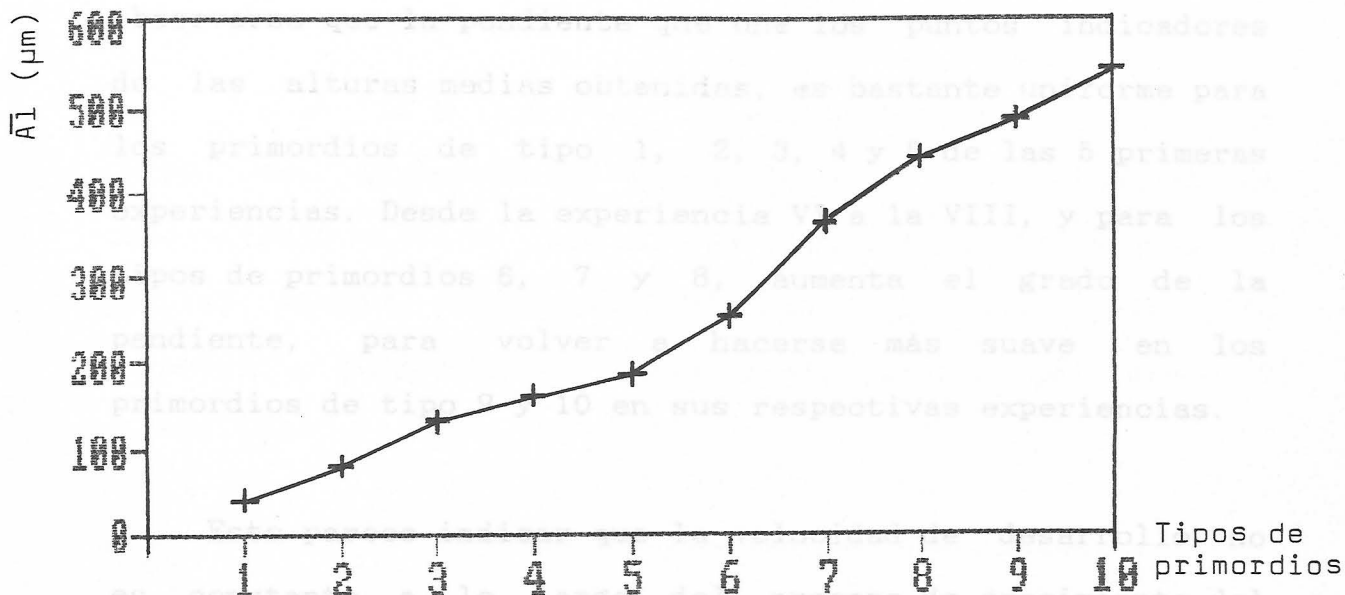
Experiencia X: Adventicias en desarrollo hasta 120 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6	7
Tipo 1	37.88 ± 4.9	37.88	5.4	1	3		
Tipo 2	78.84	40.96	6.8	1.3	1		
Tipo 3	131.21 ± 11.1	52.37	8.7	1.6	4		
Tipo 4	160.18 ± 3.9	28.97	4.8	0.9	7		
Tipo 5	182.36 ± 6.1	22.18	3.7	0.7	2		
Tipo 6	254.54 ± 28	72.18	12.0	2.2	59		
Tipo 7	363.21 ± 24.3	108.67	18.1	3.3	63		
Tipo 8	438.47 ± 6.9	75.26	12.5	2.3	12		
Tipo 9	485.35 ± 19.5	46.88	7.8	1.4	9		
Tipo 10	545.50 ± 32.5	60.15	10	1.8	21	590.32	

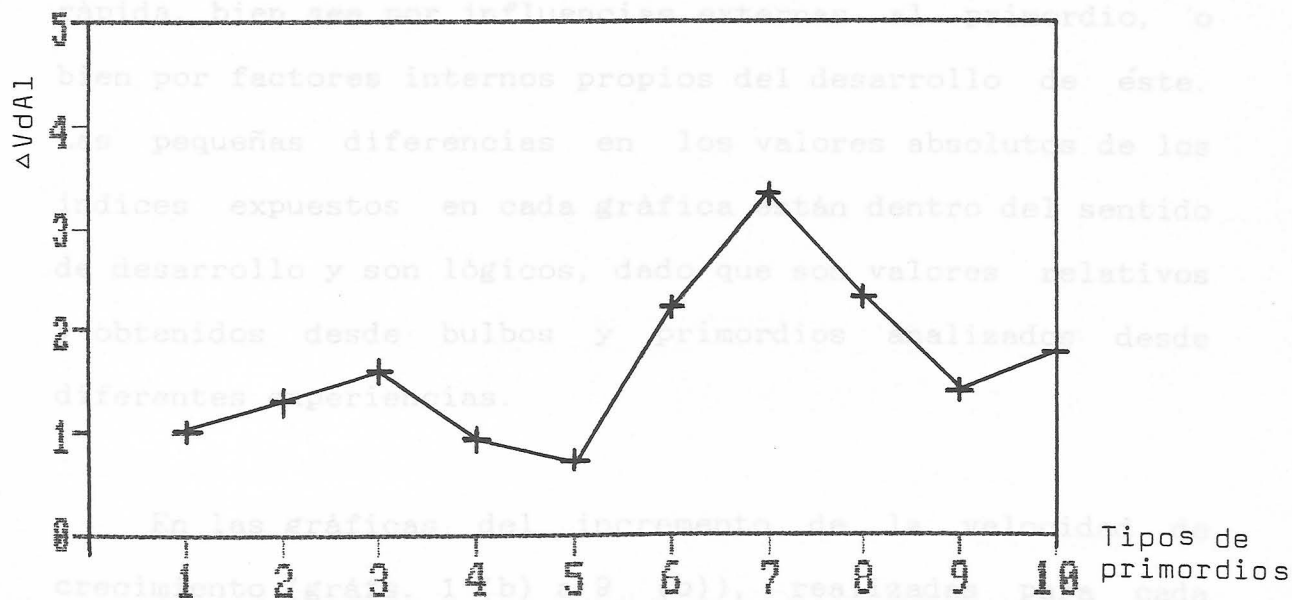
Número total de primordios: 181

Número de raíces adventicias empleadas: 32

EXPERIENCIA X



Gráfica 9 (a). Representación de la altura media (\bar{A}_1) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. X.



Gráfica 9 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔV_{dA_1}) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia X.

En las gráficas anteriores de crecimiento en altura, representadas para cada experiencia realizada, puede observarse que la pendiente que une los puntos indicadores de las alturas medias obtenidas, es bastante uniforme para los primordios de tipo 1, 2, 3, 4 y 5 de las 5 primeras experiencias. Desde la experiencia VI a la VIII, y para los tipos de primordios 6, 7 y 8, aumenta el grado de la pendiente, para volver a hacerse más suave en los primordios de tipo 9 y 10 en sus respectivas experiencias.

Esto parece indicar que la velocidad de desarrollo no es constante a lo largo del proceso de crecimiento del primordio, sino que hay momentos en los que ésta es más rápida, bien sea por influencias externas al primordio, o bien por factores internos propios del desarrollo de éste. Las pequeñas diferencias en los valores absolutos de los índices expuestos en cada gráfica están dentro del sentido de desarrollo y son lógicos, dado que son valores relativos y obtenidos desde bulbos y primordios analizados desde diferentes experiencias.

En las gráficas del incremento de la velocidad de crecimiento (gráfs. 1 (b) a 9 (b)), realizadas para cada experiencia, se observa en casi todas ellas un pico máximo

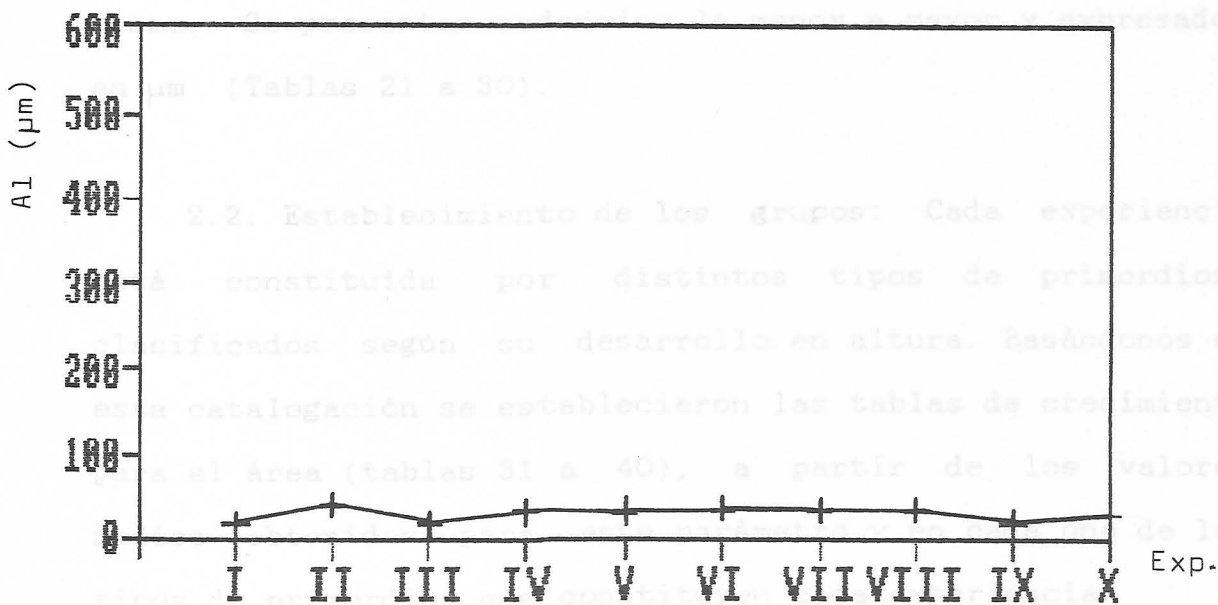
En las gráficas anteriores de crecimiento en altura, representadas para cada experiencia realizada, puede observarse que la pendiente que une los puntos indicadores de las alturas medias obtenidas, es bastante uniforme para los primordios de tipo 1, 2, 3, 4 y 5 de las 5 primeras experiencias. Desde la experiencia VI a la VIII, y para los tipos de primordios 6, 7 y 8, aumenta el grado de la pendiente, para volver a hacerse más suave en los primordios de tipo 9 y 10 en sus respectivas experiencias.

Esto parece indicar que la velocidad de desarrollo no es constante a lo largo del proceso de crecimiento del primordio, sino que hay momentos en los que ésta es más rápida, bien sea por influencias externas al primordio, o bien por factores internos propios del desarrollo de éste. Las pequeñas diferencias en los valores absolutos de los índices expuestos en cada gráfica están dentro del sentido de desarrollo y son lógicos, dado que son valores relativos y obtenidos desde bulbos y primordios analizados desde diferentes experiencias.

En las gráficas del incremento de la velocidad de crecimiento (gráfs. 1 (b) a 9 (b)), realizadas para cada experiencia, se observa en casi todas ellas un pico máximo

en los primordios de tipo 3 y en los de tipo 7, y un valor mínimo alrededor de los de tipo 4 y 5.

Con el fin de analizar la posibilidad de que, en algún tipo de experiencia, variaciones en la velocidad de crecimiento hubieran impedido la formación de primordios de escaso tamaño, observamos el valor de los primordios menores, comprobándose que están dentro del grupo 1 (gráf.10).



Gráfica 10. Curva mostrando el primordio de menor altura obtenido en cada una de las 10 experiencias realizadas. En el eje de abscisas se indica las experiencias (Exp) y en el de ordenadas la altura (Al) expresada en μm .

2.b Morfometría del área del corte central de los primordios.

Esta tabla de crecimiento va acompañada de las

Análogamente al método seguido anteriormente con los valores de las alturas del corte central, se procedió ahora con el de las áreas:

2.1. Obtención de valores: Se muestran, para cada experiencia de la I a la X, los listados correspondientes al área de cada uno de los primordios pertenecientes a la misma. Se presentan ordenados de menor a mayor y expresados en μm (Tablas 21 a 30).

2.2. Establecimiento de los grupos: Cada experiencia está constituida por distintos tipos de primordios, clasificados según su desarrollo en altura. Basándonos en esta catalogación se establecieron las tablas de crecimiento para el área (tablas 31 a 40), a partir de los valores medios obtenidos para este parámetro y en cada uno de los tipos de primordios que constituyen cada experiencia.

2.3. Velocidad de crecimiento: Para los distintos tipos de primordios obtenidos en cada experiencia (Exp. I a Exp. X) se calculó la velocidad de crecimiento del área, de forma

análoga a como se determinó en el caso de las alturas.

RELACIONES DE ÁREAS, EN CÍRCULOS CRECIENTES Y EXPANDIDAS EN μ^2

Cada tabla de crecimiento va acompañada de las representaciones gráficas que indican el desarrollo del área y su variación en la velocidad de crecimiento.

1301.13

1582.04

1857.82

1902.81

1985.34

2084.79

2301.18

2365.81

2859.33

3031.28

3421.67

3910.04

4485.67

4589.49

5267.49

7305.98

TABLA N^o 21.

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 ,
 DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 12 HORAS DE INCUBACION
 DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE
 CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA I.

2202.82	1361.19	221.44
3215.87	1562.04	221.59
3218.82	1857.62	222.22
4225.87	1962.81	222.44
5082.09	1985.34	222.56
5736.14	2064.79	255.85
5794.01	2301.18	119.71
11742.89	2565.91	181.51
12622.89	2659.33	148.83
13677.51	3031.28	185.33
13718.21	3421.67	189.88
13723.37	3910.04	130.51
13818.38	4485.67	188.78
13819.88	4599.49	
13915.80	5267.49	
13917.43	7305.98	
13917.58		
13917.73		
13919.51		
13921.29		

TABLA N°22.

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 24 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA II.

2521.87	859	2202.82	0779.17	10783.70	13921.44	08
3441.22	871	3215.87	0779.35	10784.04	13921.59	28
3831.83	858	3218.92	0773.48	10860.12	13922.22	08
3947.47	1080	4225.87	0779.55	10861.39	13922.44	73
3969.81	1080	8092.09	0779.91	10871.09	13922.56	21
4040.87	1080	8736.14	0779.93	10881.19	14155.65	21
4044.88	1080	9794.01	0780.99	10891.23	14119.71	08
4045.87	1080	11742.89	0781.69	10901.39	14161.51	19
4049.84	1080	12828.69	0782.05	10905.59	14848.83	
4050.87	1080	13677.51	0782.27	10908.99	15285.33	
4140.93	1080	13719.31	0782.43	10961.19	15569.88	
4503.89	1080	13723.37	0782.50	10961.09	16130.51	
5312.81	1080	13916.46	0782.63	11201.41	16166.79	
7441.87	1080	13916.58	0782.91	11405.81		
7478.27	1080	13916.80	0782.93	11924.61		
7479.78	1080	13917.43	0782.91	11915.41		
7487.88	1080	13917.58	0783.11	14569.83		
7626.78	1080	13917.73	0783.23	14590.89		
8127.41	1080	13919.51	0783.51	15319.57		
8010.87	1080	13921.29	0783.71	15564.79		

TABLA N^o23

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 ,
DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 36 HORAS DE INCUBACION
DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE
CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA III.

2521.87	8694.89	10779.17	10783.70	1 821.06
3441.22	8774.13	10779.35	10784.04	20094.26
3831.63	9589.52	10779.48	10860.12	20947.08
3947.43	10600.79	10779.55	10861.39	21063.73
3969.65	10654.99	10779.91	10871.09	21568.21
4043.88	10656.39	10779.93	10881.19	22122.21
4044.99	10650.59	10780.99	10891.23	2 108.09
4048.87	10670.75	10781.89	10901.39	25018.19
4049.64	10680.79	10782.05	10905.59	
4050.02	10690.89	10782.27	10906.99	
4146.43	10700.59	10782.43	10961.19	
4593.09	10777.94	10782.50	10981.09	
5318.41	10778.28	10782.63	11291.41	
7441.07	10778.37	10782.81	11485.81	
7476.27	10778.37	10782.93	11624.61	
7479.78	10778.73	10783.01	13715.41	
7482.08	10778.87	10783.11	14566.63	
7626.75	10778.97	10783.25	14580.89	
8127.41	10779.05	10783.61	15516.57	
8210.63	10779.09	10783.71	15584.78	

TABLA N^o 24

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 ,
 DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 48 HORAS DE INCUBACION
 DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE
 CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA IV.

3530.68	9608.12	10612.76	15905.15	25327.93
3544.66	10282.42	10612.86	18471.11	26928.91
4332.86	10403.63	10613.45	18566.73	27046.12
4632.01	10460.74	10613.79	19093.59	27780.56
4632.81	10476.16	10710.88	19331.75	27825.98
4771.31	10480.52	10712.21	19516.57	27985.02
7306.63	10483.61	10731.15	19961.33	28085.14
7467.22	10490.33	10737.87	20051.27	28189.48
7608.91	10510.60	10740.96	20055.09	29319.85
7608.92	10520.59	10745.35	20159.49	29314.27
7609.10	10520.77	10760.74	20166.79	29315.86
7612.56	10607.79	10800.86	20169.62	29320.45
7729.78	10608.72	11010.85	20336.91	29320.57
7840.34	10608.80	11078.09	20389.57	30648.79
8109.46	10609.23	11155.71	21393.45	
8609.30	10609.68	12964.19	21492.53	
8611.02	10611.80	13960.38	21591.39	
8612.38	10612.18	14745.58	21592.14	
8613.36	10612.25	15464.41	21593.07	
8928.39	10612.68	15608.03	21627.51	

TABLA N° 25

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 ,
 DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 60 HORAS DE INCUBACION
 DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE
 CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA V.

3112.74	11176.41	20938.84	83889.75
4602.61	11203.87	20938.92	83890.99
7828.89	11273.48	20939.61	83887.18
8827.98	11285.91	21037.02	
9763.06	11293.50	21057.34	
10580.89	11571.61	24282.71	
11042.85	11979.11	25352.04	
11053.22	14643.11	27643.61	
11073.24	16076.62	28163.14	
11170.31	18556.33	28518.74	
11170.75	20490.04	28556.68	
11171.24	20603.72	28622.91	
11171.34	20836.78	28721.04	
11171.42	20861.67	28803.32	
11171.85	20891.69	35290.32	
11174.87	20933.85	35640.11	
11175.30	20934.19	83888.17	
11175.38	20934.88	83887.90	
11175.48	20934.96	83888.51	
11176.07	20936.95	83888.88	

TABLA N° 26

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 72 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA VI.

3528.51	14790.47	34634.90	63889.75
10148.39	15093.59	34639.63	63890.99
10409.15	15887.24	34639.97	63987.18
11609.04	22114.39	34906.84	66549.51
12124.42	23740.65	37769.06	66519.61
13218.81	23760.88	44558.72	66549.65
13240.13	23763.67	46508.42	69053.98
13337.20	23858.38	49802.81	69054.91
13337.54	23860.07	50913.32	69055.21
13338.23	23862.60	56202.52	69897.71
13338.31	23863.81	57914.22	79051.62
13338.74	23864.14	61308.66	63379.61
13341.76	23961.30	63883.99	67014.32
13342.19	23979.62	63884.33	91608.21
13342.27	25489.27	63885.10	97007.42
13342.96	28253.51	63813.80	97996.38
13343.30	29309.66	63856.17	97896.33
13440.37	29310.69	63887.90	69055.38
13708.61	31359.51	63888.51	59059.05
14291.42	32315.76	63888.98	59484.19

TABLA N^o 27

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 84 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA VII.

4164.69	13392.14	30869.39	40222.11	49060.08	60043.71
4187.37	18079.02	31410.10	40875.22	49063.11	61363.69
5248.49	18764.82	31879.11	43358.47	49155.01	61553.06
6261.03	19773.31	32810.82	44328.67	49194.14	66549.51
6298.61	21130.75	34979.28	44614.31	49253.52	68519.61
10586.97	21131.09	35281.52	45478.22	49315.26	68549.65
10587.31	21136.51	36286.45	45675.97	49526.71	69053.98
11582.90	21136.85	37286.79	45839.12	49628.09	69054.91
11592.73	23645.22	37287.38	45968.96	49756.93	69055.21
12588.12	25406.61	37287.46	46155.75	49789.86	69897.71
12588.96	27694.21	37287.99	46218.54	50701.05	79051.62
12589.51	28234.71	37288.06	47055.59	51654.97	83379.61
12590.02	28334.11	37288.44	47427.71	53167.31	87014.32
12591.30	28408.09	37290.56	47590.52	57491.62	91608.21
12592.64	28412.65	37290.94	47894.61	58395.12	97007.42
12593.07	28913.85	37291.01	48058.31	58726.80	97996.38
12593.74	28114.19	37291.54	48653.15	59055.10	97998.33
12594.53	29006.12	38291.62	48674.85	59055.39	
12596.08	29308.71	39292.21	49054.32	59059.05	
13191.16	29408.43	40212.55	49054.41	59464.19	

TABLA N^o 28

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 ,
DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 96 HORAS DE INCUBACION
DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE
CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA VIII.

287	3587.21	39027.31	52183.02	56899.94	92343.40
454	7842.83	39918.62	52205.32	56900.02	92344.17
105	10924.21	42077.21	54517.71	56900.12	92348.05
202	11142.70	42375.14	54865.09	56900.62	92348.82
247	11148.80	42375.48	56894.95	56900.71	92349.16
285	14670.21	42380.90	56895.29	56901.05	92544.02
286	19102.21	42381.24	56895.38	57244.02	94840.71
315	23920.31	42424.81	56895.88	57342.81	99653.62
332	25091.49	42443.02	56895.98	58716.68	99683.82
349	25390.82	43473.42	56896.06	59495.82	104834.51
353	25397.17	44391.71	56896.36	62207.31	106233.05
359	25895.71	45214.32	56896.49	65324.05	112239.15
354	26564.39	45466.79	56896.56	65476.11	116239.97
355	28475.61	45684.02	56896.72	65968.32	118602.15
441	33360.41	45942.93	56896.94	67165.39	118931.12
476	34181.51	47948.12	56899.06	67977.79	
488	34203.02	48614.21	56899.28	68029.21	
456	34302.80	49512.21	56899.44	69320.01	
	34303.47	51490.72	56899.51	69344.80	
	34309.15	51712.02	56899.64	92343.06	

TABLA N^o 29

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 ,
 DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 108 HORAS DE INCUBACION
 DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE
 CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA IX.

2876.51	50629.71	58779.24	82332.21	98765.39	120209.18
4645.40	52164.32	58797.82	83446.73	98804.18	120606.06
10558.22	54383.51	58821.31	84465.31	98861.62	120991.65
20273.12	55403.72	58828.26	87054.43	98895.61	122079.09
24706.62	57600.41	58860.30	88799.43	99015.60	122105.03
28527.02	57956.14	58962.32	90392.05	99045.30	123127.81
29659.23	58058.16	59707.92	90754.22	99317.66	124193.03
31533.12	58090.20	59811.92	91203.08	99427.65	125147.51
33277.91	58097.15	61148.31	91664.81	99471.64	128803.60
34929.32	58139.22	61373.41	92348.63	99529.08	129901.16
35356.40	58154.19	62407.12	92564.59	99536.40	
35362.50	58188.18	62947.09	94132.62	99567.87	
35435.71	58210.21	63572.12	94423.07	99670.29	
35513.31	58308.17	68030.71	94549.03	104639.72	
44104.21	58610.29	73705.09	95968.41	106678.13	
47681.52	58708.25	75213.58	96157.52	106752.68	
48808.62	58730.28	79257.61	96284.05	107020.13	
48887.91	58764.27	80448.32	98274.02	116965.31	

TABLA N^o 30

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 120 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA X. (1)

3625.21	48852.26	58085.33	61204.25	85780.12	88403.13
4940.37	48904.59	58090.81	61290.71	85790.17	
5782.79	50161.87	58239.14	63552.09	85841.73	
10801.24	50605.71	58266.36	64575.32	85890.08	
21784.03	50701.53	58319.20	65198.44	85897.28	
22394.11	51811.62	58390.47	65688.66	85925.16	
22586.97	51872.41	58461.66	68936.41	85980.31	
26222.62	52111.62	58541.80	72564.63	85991.06	
33047.96	53326.13	58690.13	73114.41	86011.05	
34527.72	53614.82	58695.61	79801.16	86058.18	
34737.88	54704.82	58737.88	81985.22	86077.72	
34785.11	54869.56	58781.71	82074.72	86327.12	
40521.42	54962.71	58792.35	82211.42	86346.66	
40846.70	57658.61	58830.60	82334.33	86351.35	
44334.17	57876.35	59003.04	83141.09	86380.91	
45777.89	57887.85	59024.75	83890.13	86413.78	
45808.72	57950.34	59041.72	84251.44	86479.78	
46479.62	57988.59	59701.11	85388.25	86507.56	
47863.33	57999.23	60531.32	85592.45	86514.76	
48149.92	58043.06	60666.76	85735.84	86538.62	

TABLA N° 30

RELACION DE AREAS, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS EN 120 HORAS DE INCUBACION DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA X. (2)

86563.11	94508.31	120438.81	154198.14	168463.13
86614.67	94675.86	121681.05	155756.14	
86669.01	95332.63	126884.06	155886.45	
86713.23	95740.21	129320.07	156848.71	
86764.34	95858.61	129770.05	156979.02	
86764.63	96591.61	131395.03	157297.56	
86823.89	96837.32	135038.05	157463.65	
86846.83	97305.26	136423.14	158320.07	
87132.16	98640.50	136904.13	158904.13	
87209.51	99515.33	138406.45	158515.33	
87969.81	99580.95	138945.44	159297.01	
88686.34	100682.92	139328.71	159327.30	
88837.32	101206.12	139495.17	159945.61	
89920.11	107425.80	141312.02	160038.45	
90006.32	107590.81	143877.16	160206.12	
91191.12	108566.65	145637.15	160721.81	
91233.61	111489.15	147938.21	161232.21	
92721.81	115566.14	148432.16	161325.53	
92797.51	11586.79	149794.61	162305.26	
94397.52	117589.25	153228.43	163052.27	

Tablas de crecimiento en área.

Recordemos que de la misma forma como establecimos las tablas y tratamiento de gráficas de crecimiento en altura, hemos realizado aquí las correspondientes al área y, siguiendo dicho orden, procedemos a:

1: Clasificación de los tipos de primordios que integran la experiencia.

2: Área media del corte central (expresada en μm^2), obtenida para cada tipo de primordios que componen las experiencias.

3: Crecimiento medio alcanzado en las últimas 12 horas. Es la diferencia de áreas entre el tipo de primordios considerado y el tipo o grupo anterior.

4: Velocidad de crecimiento media para el área en cada tipo de primordios. Este valor recordemos que se obtiene dividiendo el crecimiento medio hallado para cada tipo de primordios por seis (valor que, como se recordará, es la media de cada período unidad de incubación).

5: Incremento de la velocidad de crecimiento para el área con relación al grupo base. Se obtiene dividiendo cada uno de los valores de la columna 4, por el valor hallado en esa misma columna para el tipo 1 (valor que consideramos como unidad base de cálculo).

6: Número de primordios obtenidos para cada tipo.

Expuestos los valores descritos anteriormente se representan, acto seguido, las gráficas correspondientes a las columnas 2 y 5 de las tablas, que indican según cada caso:

TABLA N.º 12. Crecimiento en área.

(a) Gráficas de crecimiento para el área, representando el área media para cada tipo de primordios que componen la experiencia (gráfs. 11 a - 19 a).

(b) Gráficas de incremento de la velocidad de crecimiento para el área : Incremento de la velocidad de desarrollo para el área con relación al grupo base o primero, en cada tipo de primordios que componen la experiencia (gráfs. 11 b - 19 b).

Número de raíces adventicias empleadas: 11

TABLA N° 31. Crecimiento en área.

Experiencia I: Adventicias en desarrollo hasta 12 horas después de la decapitación.

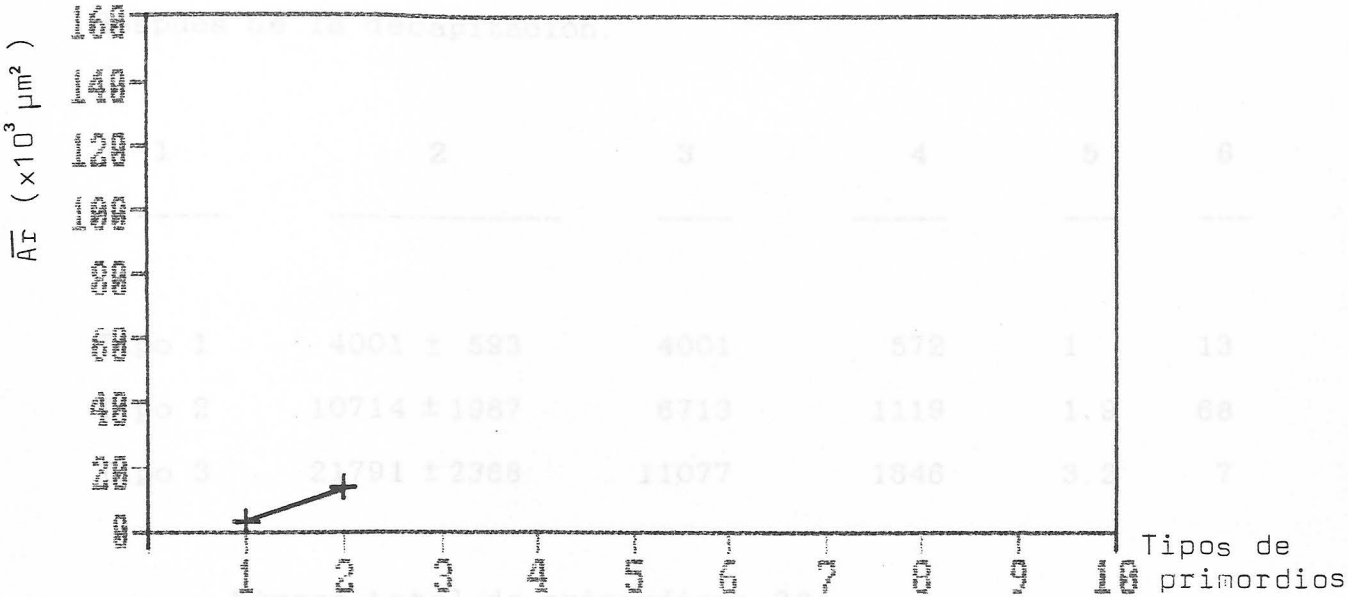
	1	2	3	4	5	6
Tipo 1		3146 ± 1733	3146	459	1	16
Número total de primordios: 16						
Número de raíces adventicias empleadas: 25						

TABLA N° 32. Crecimiento en área. Media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. II.

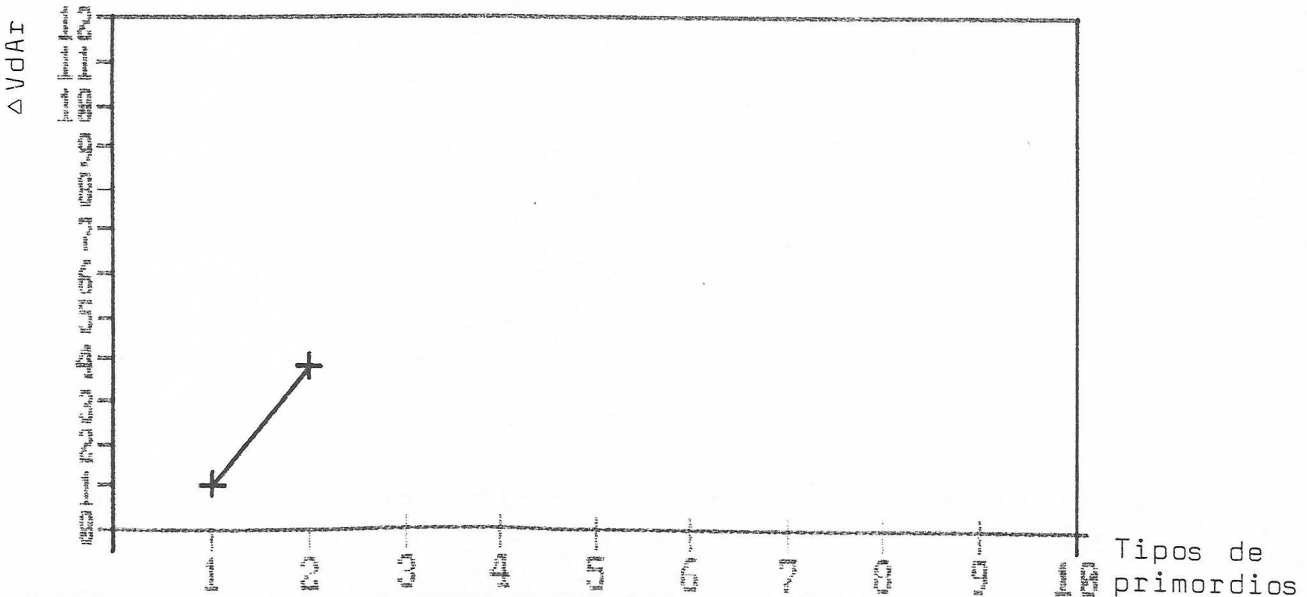
Experiencia II: Adventicias en desarrollo hasta 24 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1		3215 ± 715	3215	459	1	4
Tipo 2		13575 ± 4599	10360	1727	3.8	29
Número total de primordios: 33						
Número de raíces adventicias empleadas: 11						

EXPERIENCIA II



Gráfica 11 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. II.



Gráfica 11 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔV_{dAr}) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia II.

TABLA N^o 33. Crecimiento en área.

Experiencia III: Adventicias en desarrollo hasta 36 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1	4001 ± 593	4001	572	1	13	
Tipo 2	10714 ± 1967	6713	1119	1.9	68	
Tipo 3	21791 ± 2368	11077	1846	3.2	7	

Número total de primordios: 88

Número de raíces adventicias empleadas: 16

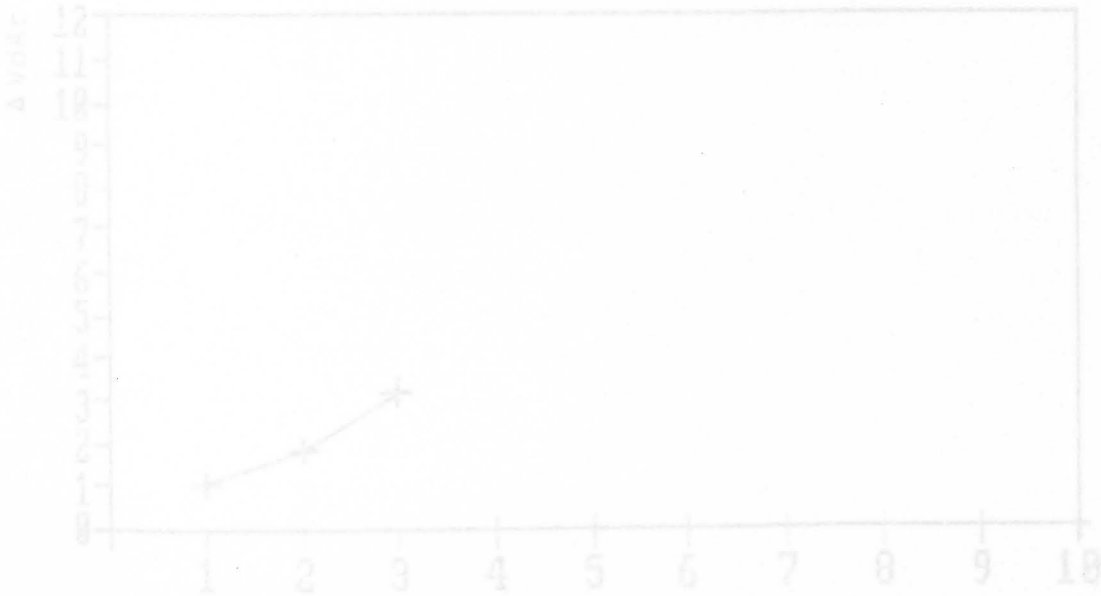
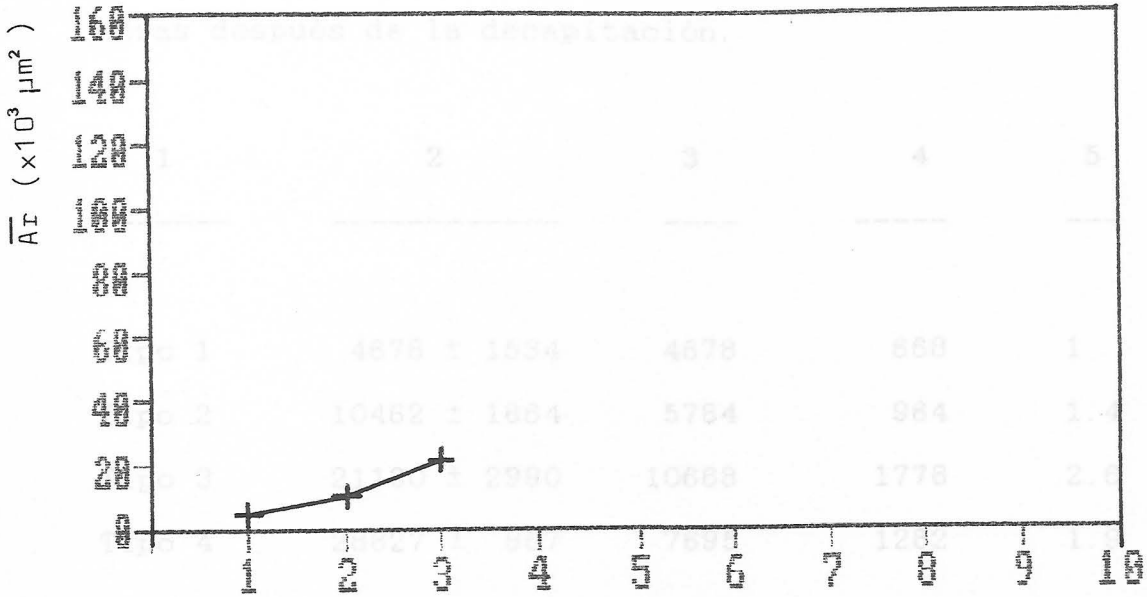
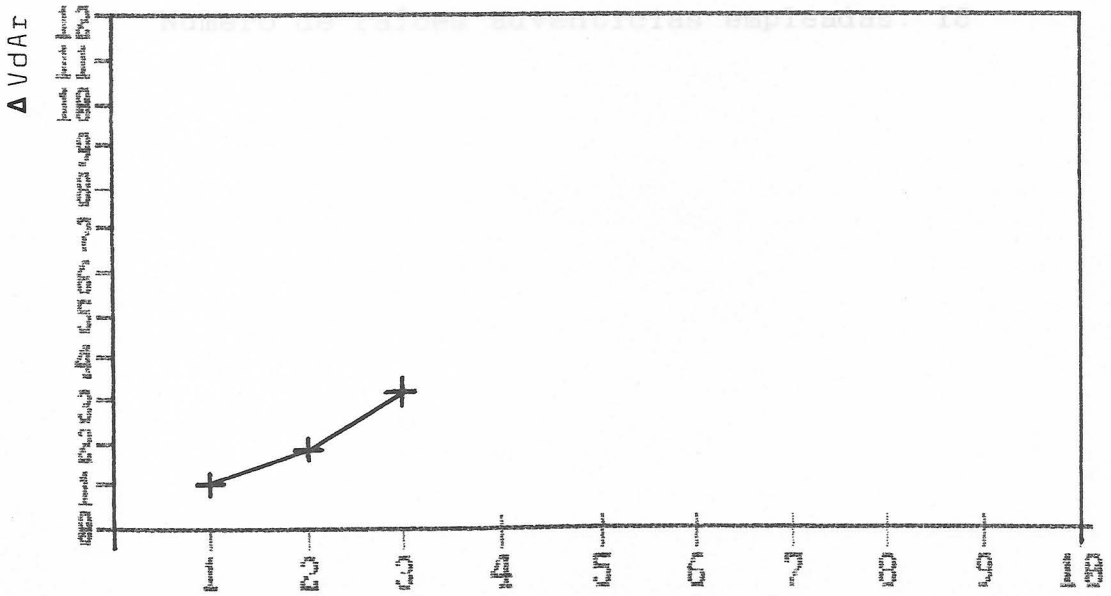


Gráfico 12 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta VdAr$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia III.

EXPERIENCIA III

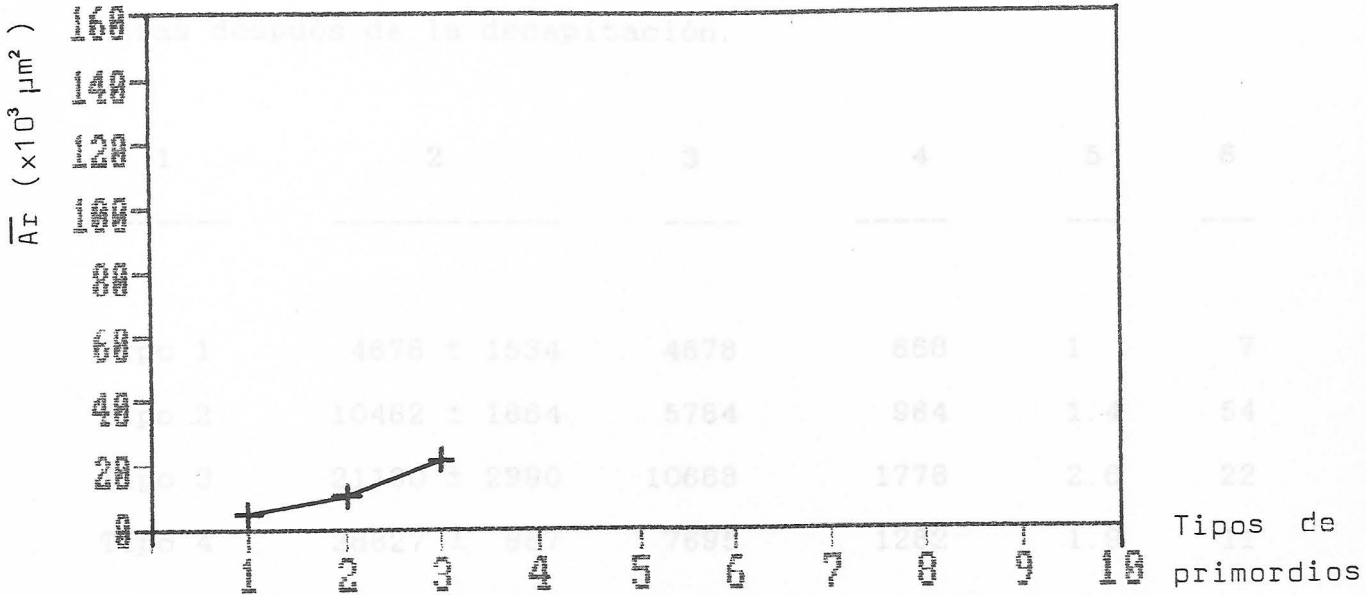


Gráfica 12 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. III.

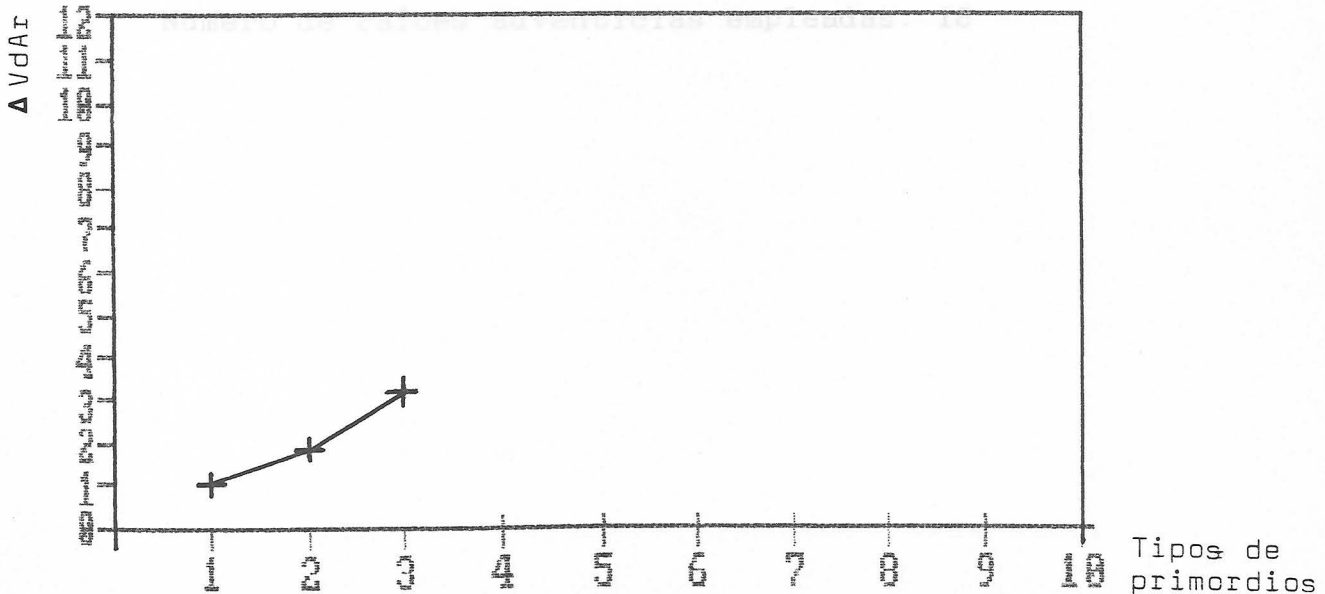


Gráfica 12 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta VdAr$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia III.

EXPERIENCIA III

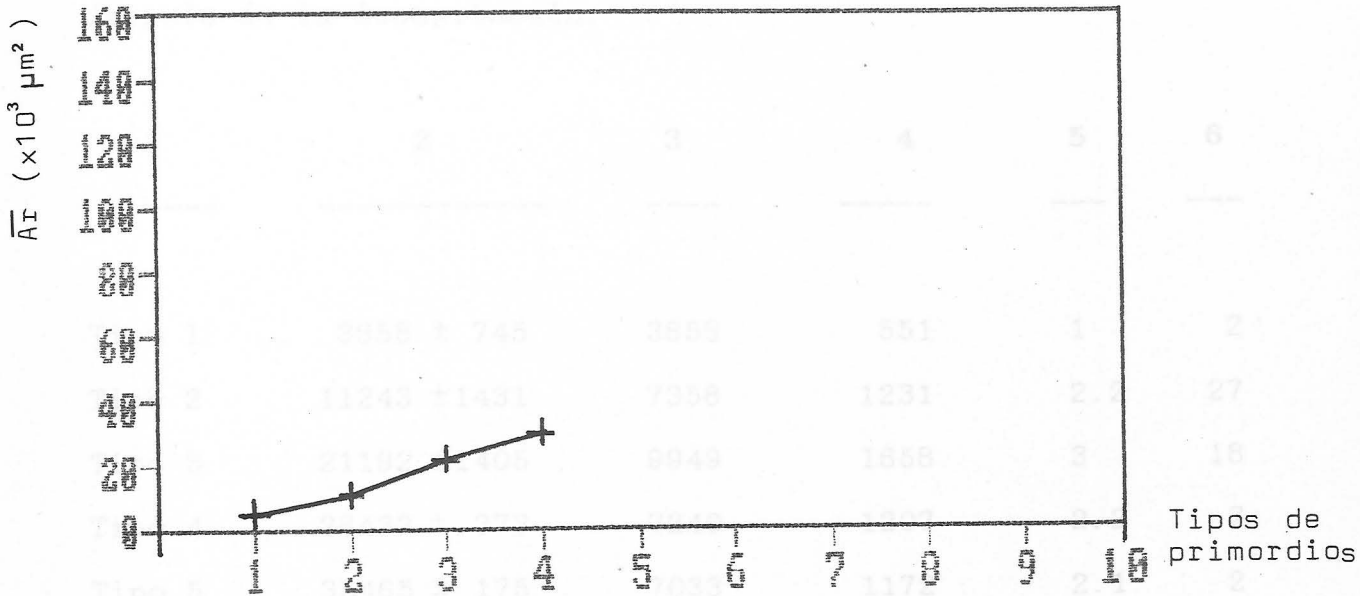


Gráfica 12 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. III.

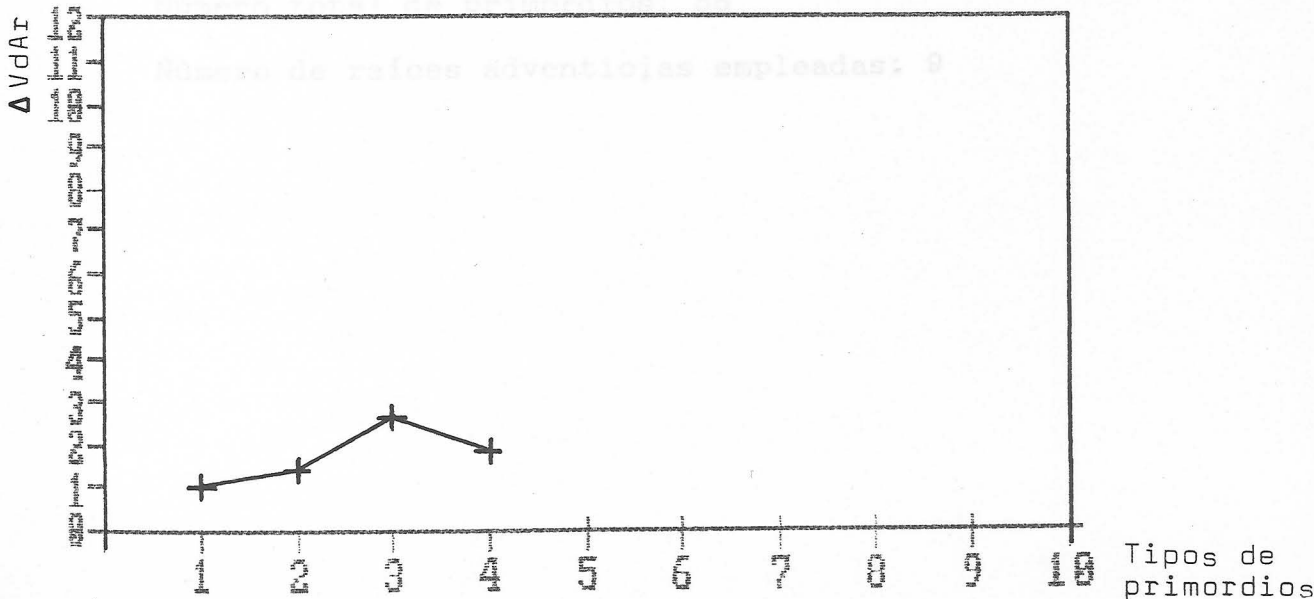


Gráfica 12 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta VdAr$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia III.

EXPERIENCIA IV



Gráfica 13 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. IV.



Gráfica 13 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta VdAr$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IV.

TABLA N^o 35. Crecimiento en área.

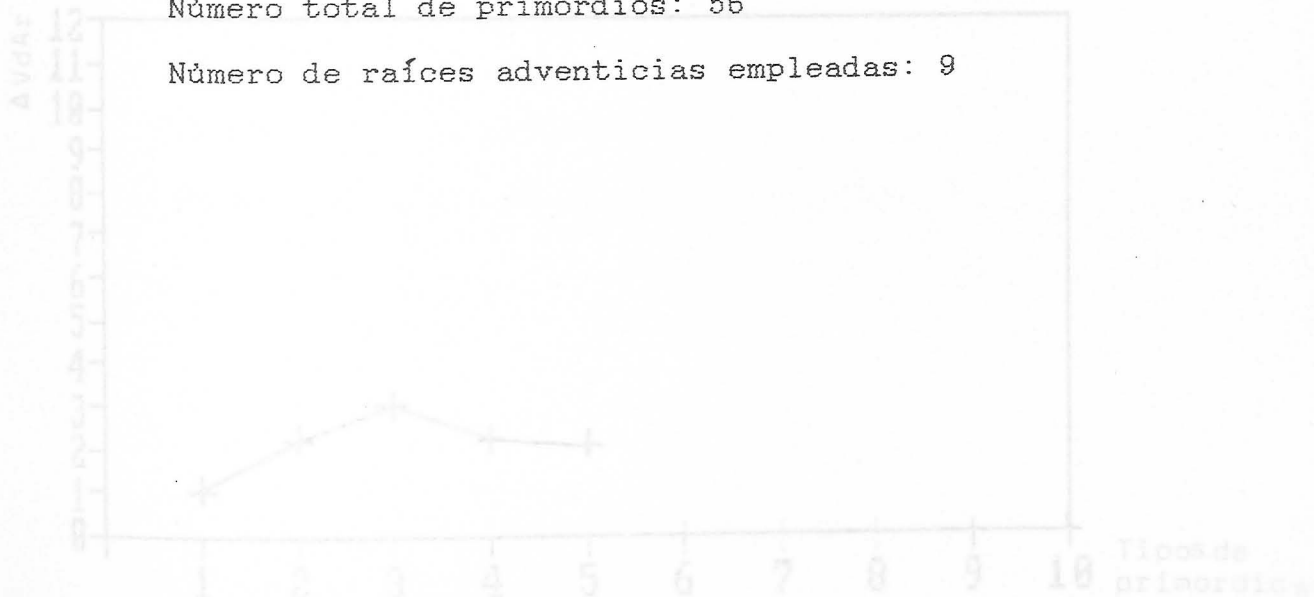
Experiencia V: Adventicias en desarrollo hasta 60 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1		3858 ± 745	3858	551	1	2
Tipo 2		11243 ± 1431	7358	1231	2.2	27
Tipo 3		21192 ± 1405	9949	1658	3	18
Tipo 4		28432 ± 373	7240	1207	2.2	7
Tipo 5		35465 ± 175	7033	1172	2.1	2

Gráfica 14 (a). Representación del Área media (\bar{A}) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. V.

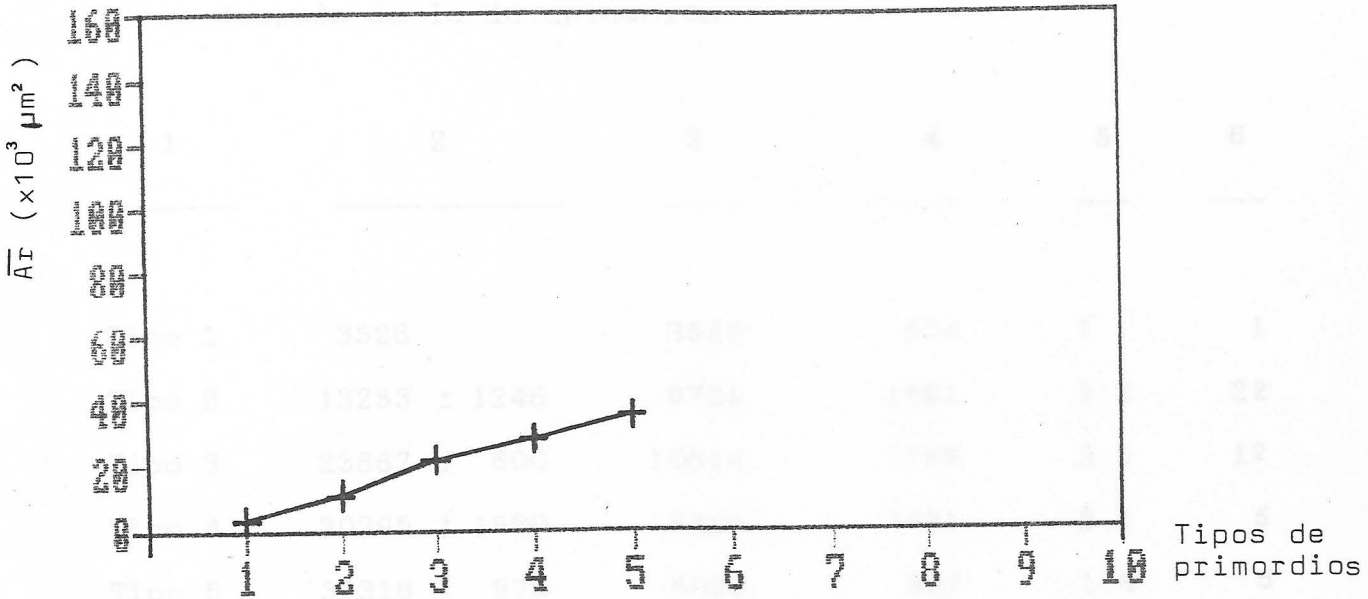
Número total de primordios: 56

Número de raíces adventicias empleadas: 9

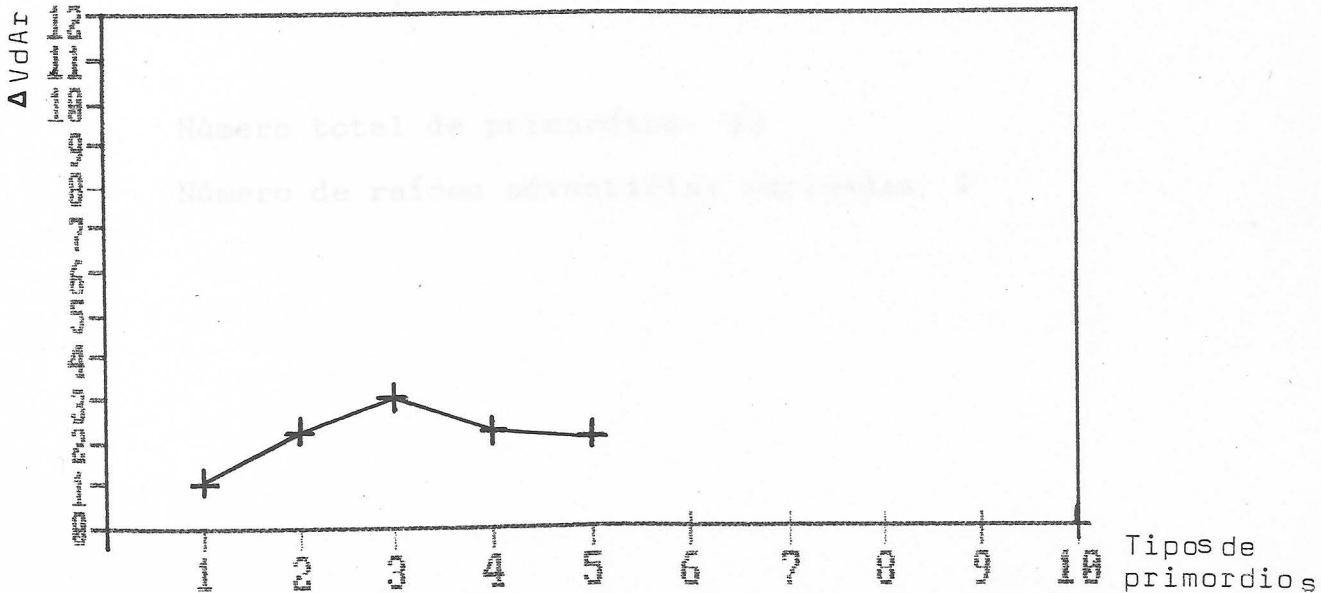


Gráfica 14 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVdAr) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia V.

EXPERIENCIA V



Gráfica 14 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. V.

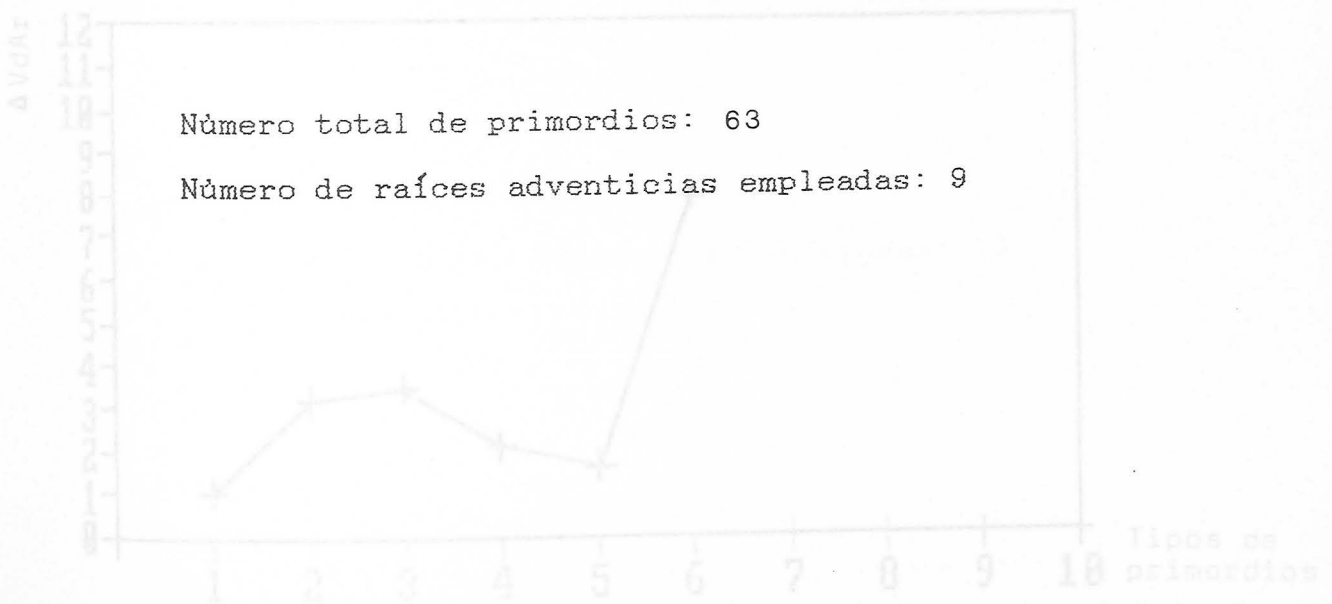


Gráfica 14 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdA_r) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia V.

TABLA N° 36. Crecimiento en área.

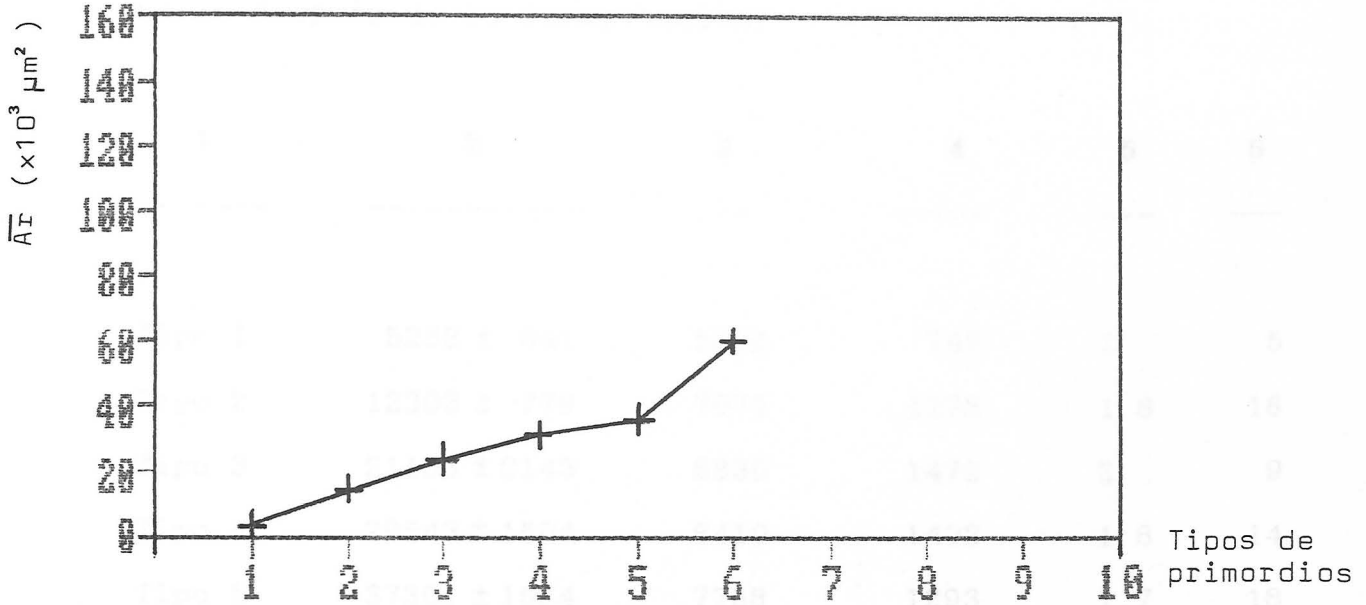
Experiencia VI: Adventicias en desarrollo hasta 72 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1	3528		3528	504	1	1
Tipo 2	13253 ± 1248		9725	1621	3.2	22
Tipo 3	23867 ± 600		10614	1769	3.5	12
Tipo 4	30295 ± 1520		6428	1071	2.1	5
Tipo 5	35318 ± 979		5023	837	1.6	5
Tipo 6	59448 ± 5709		24130	4022	7.9	18

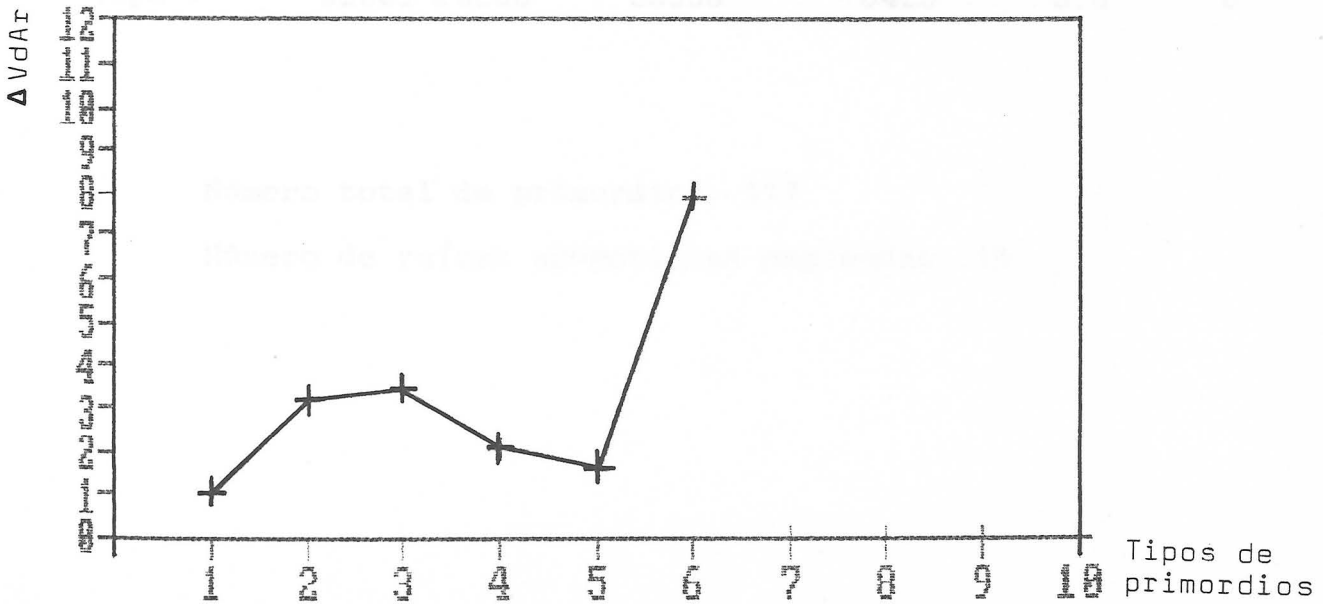


Gráfica 15 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVdAr) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VI.

EXPERIENCIA VI



Gráfica 15 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. VI.



Gráfica 15 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔV_{dAr}) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VI.

TABLA N^o 37. Crecimiento en área.

Experiencia VII: Adventicias en desarrollo hasta 84 horas después de la decapitación.

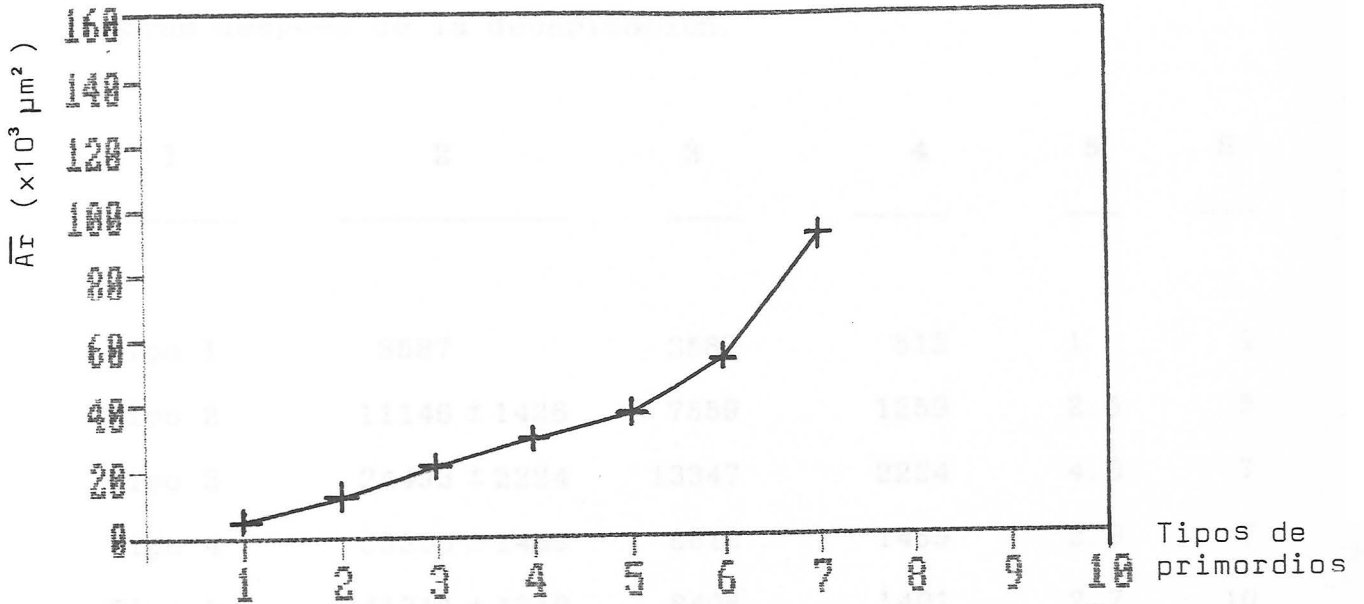
	1	2	3	4	5	6
Tipo 1	5232 ± 941	5232	747	1	5	
Tipo 2	12303 ± 779	7071	1178	1.6	16	
Tipo 3	21133 ± 2143	8830	1472	2	9	
Tipo 4	29543 ± 1504	8410	1402	1.8	14	
Tipo 5	37301 ± 1564	7758	1293	1.7	18	
Tipo 6	53965 ± 8665	16664	2777	3.7	49	
Tipo 7	92501 ± 5698	38536	6423	8.6	6	

Número total de primordios: 117

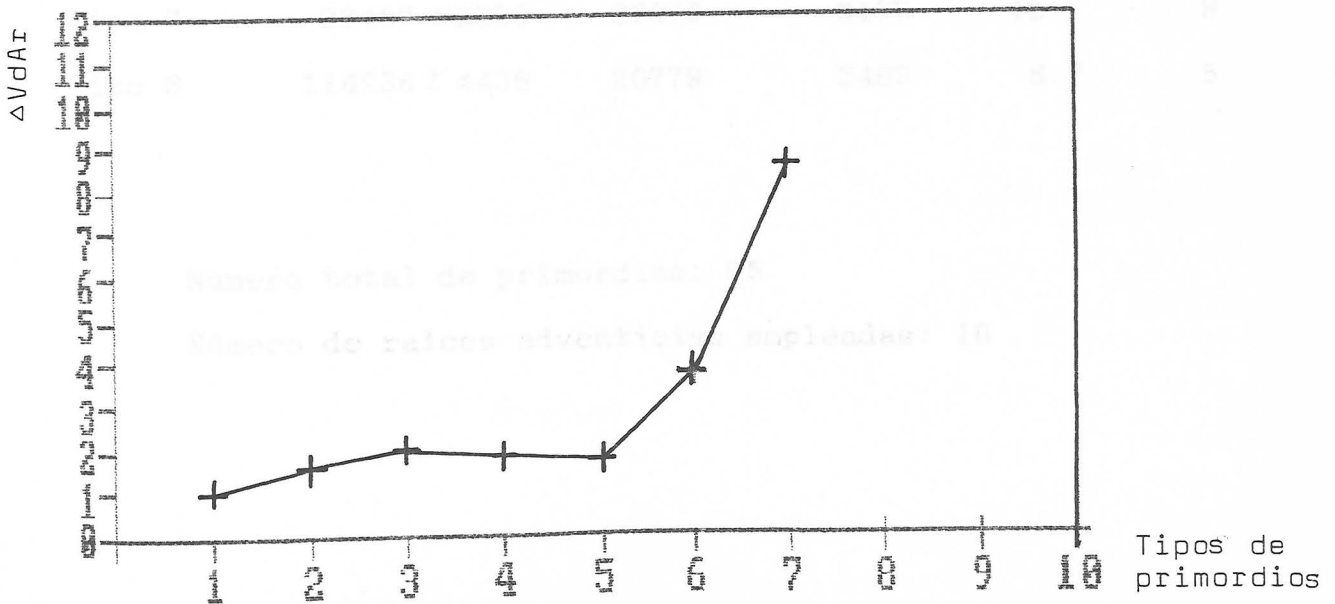
Número de raíces adventicias empleadas: 18

Gráfica 18 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVdAr) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VII.

EXPERIENCIA VII



Gráfica 16 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. VII.



Gráfica 16 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdA_r) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VII.

TABLA N^o 38. Crecimiento en área.

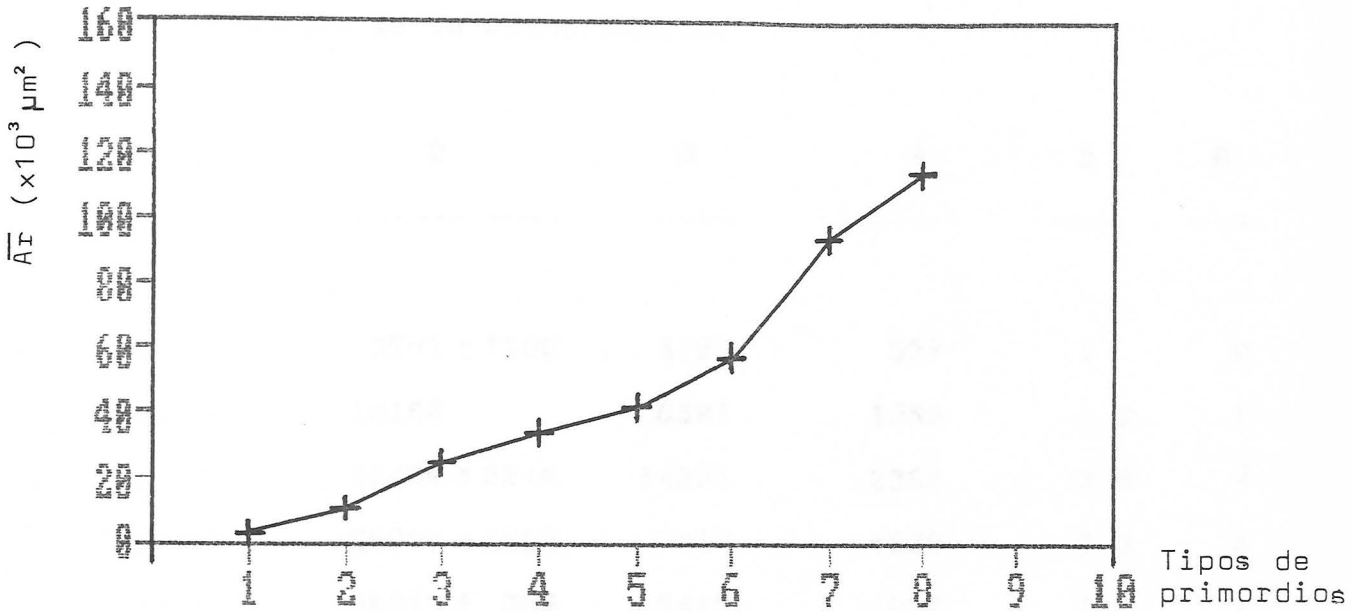
Experiencia VIII: Adventicias en desarrollo hasta 96 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1	3587	3587	512	1	1	
Tipo 2	11146 ± 1426	7559	1259	2.5	5	
Tipo 3	24493 ± 2224	13347	2224	4.3	7	
Tipo 4	33305 ± 1469	8812	1469	2.9	7	
Tipo 5	41711 ± 1219	8406	1401	2.7	10	
Tipo 6	56378 ± 7432	14667	2444	4.7	51	
Tipo 7	93457 ± 2322	37079	6179	12	9	
Tipo 8	114236 ± 4436	20779	3463	6.7	5	

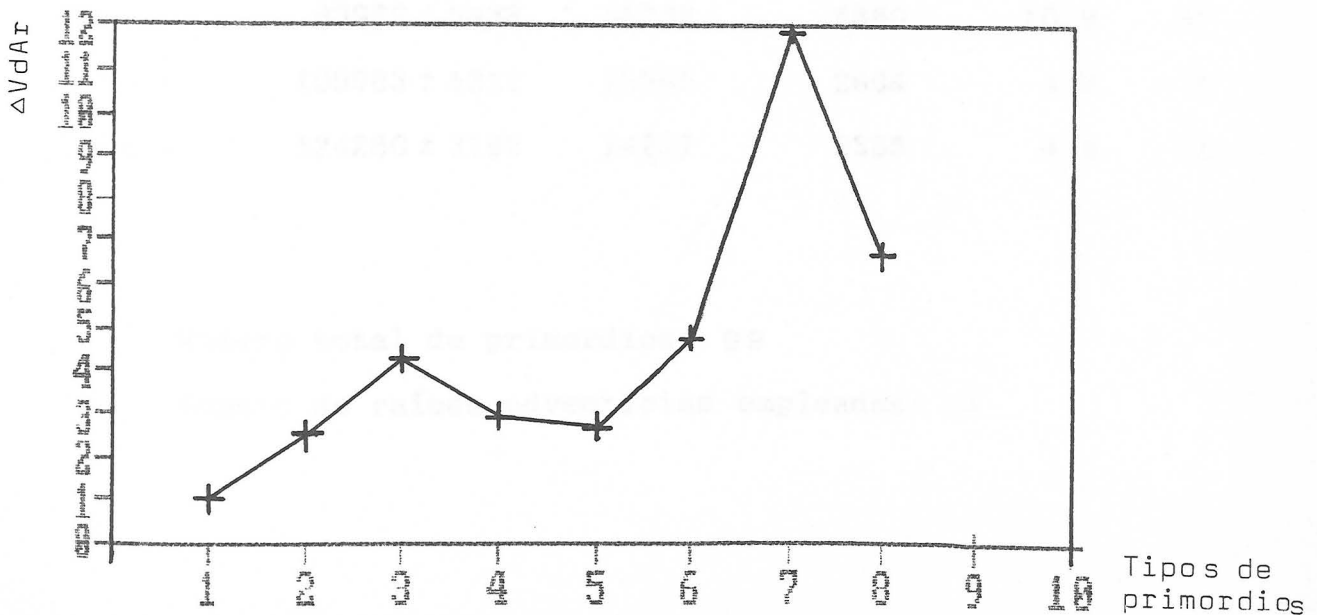
Número total de primordios: 95

Número de raíces adventicias empleadas: 16

EXPERIENCIA VIII



Gráfica 17 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. VIII.



Gráfica 17 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔV_{dAr}) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VIII.

TABLA N^o39. Crecimiento en área.

Experiencia IX: Adventicias en desarrollo hasta 108 horas después de la decapitación.

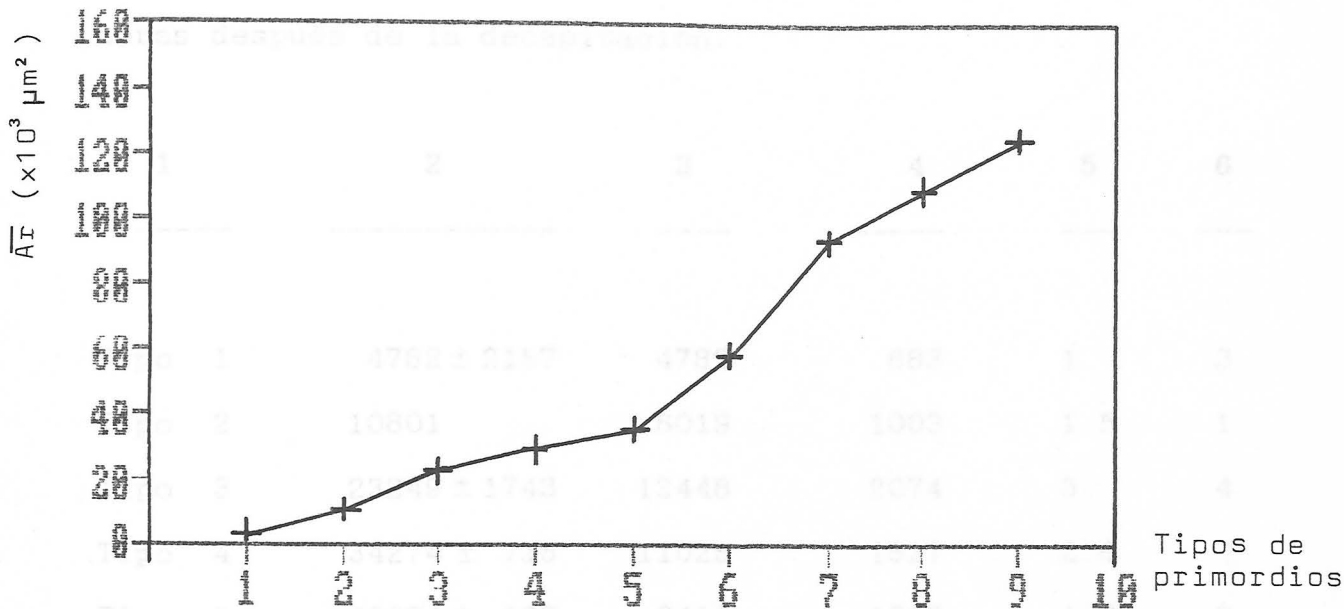
	1	2	3	4	5	6
Tipo 1		3761 ± 1262	3761	537	1	2
Tipo 2		10158	6397	1066	1.9	1
Tipo 3		22489 ± 2216	14331	2388	3.8	2
Tipo 4		29907 ± 2222	7418	1236	2.3	3
Tipo 5		35319 ± 203	5412	902	1.7	4
Tipo 6		58706 ± 6738	23390	3898	7.3	40
Tipo 7		93988 ± 5938	35282	5880	10.9	31
Tipo 8		109983 ± 5311	15995	2666	4.9	5
Tipo 9		124280 ± 3162	14297	2383	4.4	11

Número total de primordios: 99

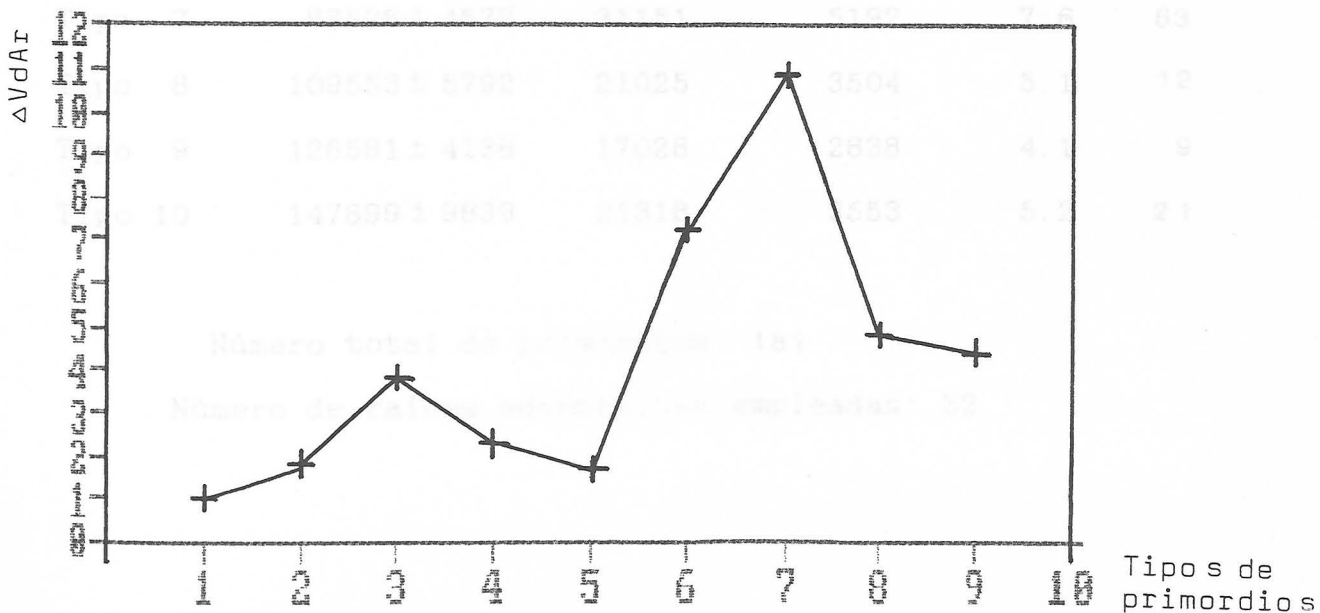
Número de raíces adventicias empleadas: 16

Gráfica 12 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVD) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IX.

EXPERIENCIA IX



Gráfica 18 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. IX.



Gráfica 18 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta V_d A_r$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IX.

TABLA N^o 40. Crecimiento en área.

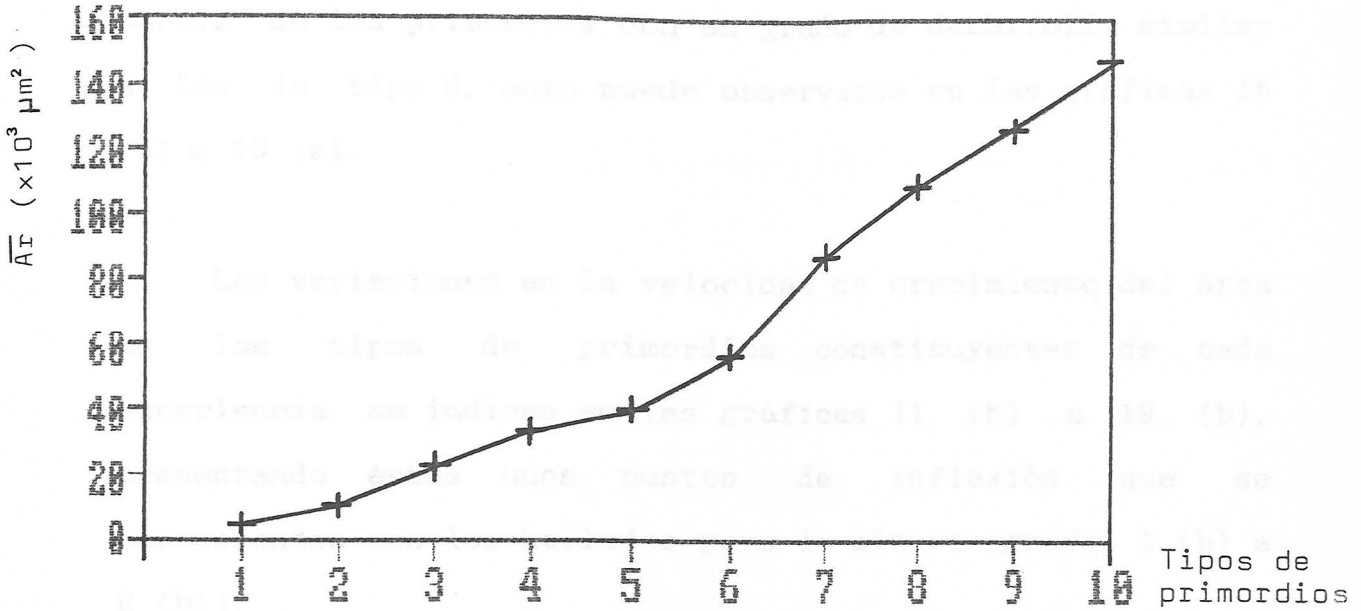
Experiencia X: Adventicias en desarrollo hasta 120 horas después de la decapitación.

1	2	3	4	5	6
Tipo 1	4782 ± 2157	4782	683	1	3
Tipo 2	10801	6019	1003	1.5	1
Tipo 3	23249 ± 1743	12448	2074	3	4
Tipo 4	34274 ± 715	11025	1837	2.6	7
Tipo 5	40684 ± 162	6410	1068	1.6	2
Tipo 6	57377 ± 6783	16693	2782	4.1	59
Tipo 7	88528 ± 4577	31151	5192	7.6	63
Tipo 8	109553 ± 5792	21025	3504	5.1	12
Tipo 9	126581 ± 4136	17028	2838	4.1	9
Tipo 10	147899 ± 9839	21318	3553	5.2	21

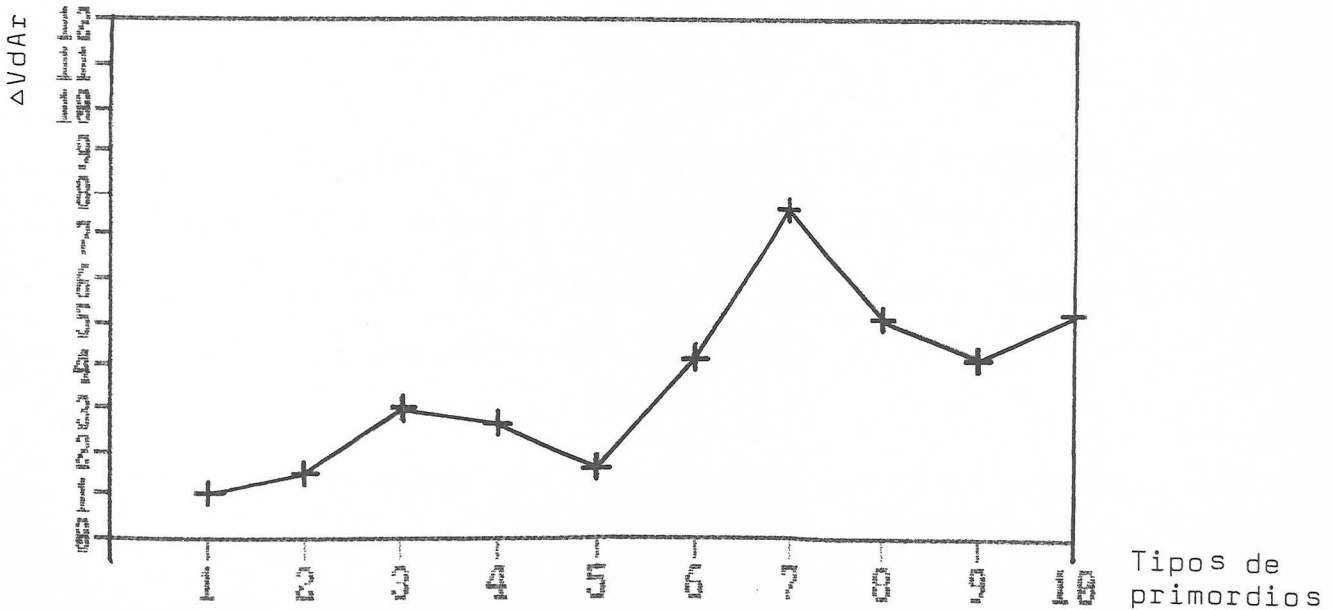
Número total de primordios: 181

Número de raíces adventicias empleadas: 32

EXPERIENCIA X



Gráfica 19 (a). Representación del área media (\bar{A}_r) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. X.



Gráfica 19 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔV_{dAr}) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia X.

El crecimiento del área media del corte central en los distintos tipos de primordios, sufre un aumento importante a partir de los primordios con un grado de desarrollo similar a los de tipo 6, como puede observarse en las gráficas 15 (a) a 19 (a).

Las variaciones en la velocidad de crecimiento del área en los tipos de primordios constituyentes de cada experiencia, se indican en las gráficas 11 (b) a 19 (b), presentando éstas unos puntos de inflexión que se corresponden con los hallados para la altura (gráfs. 1 (b) a 9 (b)).

El cálculo de la velocidad de crecimiento en el desarrollo del volumen para cada tipo de primordio obtenido en cada experiencia (E-I a E-X), siguiendo la metodología ya expuesta para las alturas.

A continuación de cada tabla de crecimiento se muestran las representaciones gráficas que indican la evolución en valores absolutos y en incremento de velocidad de desarrollo de este parámetro.

2.c Morfometría de los volúmenes

Por último, se realizó el mismo tipo de estudios anteriormente descritos para alturas y áreas, pero ahora refiriéndonos a los valores de los volúmenes de los primordios:

2.1 Obtención de valores. Presentación de los volúmenes de los primordios que se obtuvieron en cada una de las experiencias de la I a la X (Tablas 41 a 50).

2.2 Clasificación de los tipos de primordios que integran cada experiencia. Se realizaron a partir de los valores medios obtenidos para cada tipo de primordios.

2.3 Cálculo de la velocidad de crecimiento en el desarrollo del volumen para cada tipo de primordios obtenidos en cada experiencia: E-I a E-X, siguiendo la metodología ya expuesta para las alturas.

A continuación de cada tabla de crecimiento se encuentran las representaciones gráficas que indican la evolución, en valores absolutos y en incremento de velocidad de desarrollo, de este parámetro.

TABLA N^o 41

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN
 $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 12 HORAS DESPUES DE
 LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA
 EXPERIENCIA I

3.71	32.22
4.31	31.25
4.61	32.34
5.71	32.52
21.26	32.91
22.55	32.95
23.01	33.19
24.24	33.83
28.33	33.87
25.91	34.21
27.32	34.57
29.93	35.61
30.05	35.71
30.29	5.78
30.89	6.56
33.90	8.09
30.98	17.52
31.05	
31.20	
31.88	

TABLA N^o42

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN
 $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 24 HORAS DESPUES DE
 LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA
 EXPERIENCIA II

2.56	19.05	3.71	32.22	40.14
3.31	20.04	4.31	32.98	40.71
3.52	20.10	4.61	33.81	42.12
3.77	20.14	5.71	33.92	42.77
4.77	20.18	21.26	34.36	42.81
5.52	20.18	22.55	34.82	42.68
7.58	20.18	23.01	34.91	
8.92	20.25	24.24	34.91	
9.38	20.28	25.33	35.06	
9.67	20.30	25.91	35.24	
11.23	20.31	27.32	35.69	
11.83	20.35	29.93	35.87	
13.54	20.40	30.05	36.03	
15.25	20.70	30.29	36.69	
15.26	20.78	30.89	37.38	
17.31	20.80	30.90	37.40	
18.33	20.92	30.98	37.48	
18.59	21.24	31.05	37.58	
18.78	21.36	31.20	37.76	
18.80	21.42	31.88	38.29	

TABLA N^o 43

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN
 $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 36 HORAS DESPUES DE
 LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA
 EXPERIENCIA III

2.86	19.86	21.74	24.32	40.14
3.51	20.04	21.83	24.32	48.71
3.63	20.10	21.92	24.92	52.12
3.77	20.14	22.24	24.44	52.77
4.77	20.16	22.30	24.44	52.81
5.52	20.16	22.84	24.46	52.88
7.56	20.18	22.93	24.50	62.66
8.92	20.28	23.36	24.56	63.13
9.58	20.28	23.37	24.71	67.52
9.87	20.30	23.58	24.81	68.56
11.28	20.31	23.70	25.51	69.18
11.62	20.35	23.74	25.35	69.18
15.54	20.49	23.81	27.36	70.73
19.25	20.76	23.94	29.89	77.49
19.28	20.79	24.06	32.38	
19.31	20.90	24.12	35.40	
19.39	20.92	24.20	35.48	
19.59	21.24	24.24	35.58	
19.76	21.36	24.30	35.76	
19.68	21.42	24.31	38.29	

TABLA N^o44

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN $x 10^5 \mu m^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 48 HORAS DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA IV

3.47	22.82	25.89	35.95	52.35
6.30	22.89	25.94	41.27	52.80
6.42	23.01	25.96	41.62	53.31
6.78	23.19	25.97	41.69	57.93
8.14	23.24	26.11	42.27	58.54
9.57	23.32	26.27	42.37	62.46
11.33	23.38	26.34	42.41	62.88
19.73	23.39	26.47	44.17	63.13
20.42	23.55	26.65	44.21	67.52
20.89	23.69	26.77	44.31	68.56
21.74	23.70	26.94	44.43	69.18
21.76	23.72	26.95	44.49	69.18
21.76	23.77	27.43	44.89	70.73
21.78	23.82	27.45	44.96	77.49
21.85	23.83	27.54	45.23	
22.11	23.93	27.54	46.34	
22.21	24.34	27.88	46.58	
22.71	25.38	28.19	50.54	
22.72	25.73	29.75	21.78	
22.81	25.84	35.92	52.15	

TABLA N^o 45

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 60 HORAS DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA V

4.82	25.68	48.88
4.96	25.76	49.67
20.69	25.86	49.75
20.99	26.45	50.44
21.03	27.22	50.78
21.62	27.24	52.71
21.72	28.79	53.66
21.80	30.26	54.48
21.88	33.12	55.91
22.23	43.74	63.66
22.32	44.68	65.11
22.44	45.02	66.19
22.61	45.79	66.91
22.73	46.53	72.73
22.91	46.69	91.61
24.75	47.11	100.29
24.87	47.20	
25.16	47.23	
25.25	47.51	
25.67	48.77	

TABLA N^o 46

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 72 HORAS DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA VI

6.29	30.72	78.36	172.06
20.74	31.06	79.79	174.81
24.12	36.89	80.20	175.31
24.96	46.40	82.62	178.01
25.01	47.40	96.68	188.83
25.30	47.74	120.64	188.85
25.99	49.15	126.96	193.96
26.07	49.34	127.07	198.06
26.50	49.42	127.43	190.21
26.68	49.96	128.57	190.24
26.69	51.56	130.95	190.39
26.80	51.77	132.62	191.50
26.83	51.96	139.17	191.51
29.06	53.16	163.58	192.58
29.22	53.50	166.30	192.59
29.33	62.56	167.59	192.60
29.52	68.68	167.97	193.19
29.95	69.05	168.99	193.62
30.03	70.01	170.52	193.91
30.13	73.75	171.72	194.84

TABLA N^o 47

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN
 $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 84 HORAS DESPUES DE
 LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA
 EXPERIENCIA VII

30.05	37.30	68.39	83.77	127.29	136.28
17.64	40.07	68.69	103.91	127.51	136.64
18.21	41.53	71.75	121.39	127.52	136.89
18.72	46.22	77.08	121.54	128.01	137.75
19.03	46.31	78.14	122.78	128.63	139.79
24.29	46.56	78.75	122.78	128.85	139.79
24.86	51.98	78.79	122.86	129.06	142.12
25.63	52.32	79.03	123.52	129.08	143.06
25.87	53.07	79.11	123.86	130.21	143.27
26.54	53.36	79.15	123.95	130.24	151.81
34.58	57.48	79.32	124.55	130.39	174.11
35.07	57.85	79.69	124.64	131.50	180.26
35.52	60.11	79.78	125.06	131.51	226.27
35.53	60.87	79.83	125.45	132.58	231.29
35.56	62.59	80.19	125.75	132.59	241.61
35.60	62.93	80.45	125.80	132.69	243.56
35.64	64.60	80.59	126.06	133.19	252.65
35.72	65.17	81.27	126.08	133.62	
35.97	67.15	81.65	126.13	133.91	
35.99	68.35	81.69	126.93	134.84	

TABLA N^o 48

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 96 HORAS DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA VIII

6.52	77.62	126.71	137.71	171.47
21.91	80.87	128.93	137.88	173.05
22.73	87.25	131.61	138.22	173.41
23.72	89.47	131.98	138.29	180.53
28.83	90.01	132.04	138.96	201.32
31.72	90.85	133.04	139.41	211.16
43.51	111.95	134.22	139.84	219.84
47.04	112.54	134.85	139.85	222.19
51.37	119.82	135.19	139.92	223.69
52.92	119.91	135.28	140.02	226.07
53.13	119.51	135.78	140.61	227.18
53.27	120.54	135.88	143.24	227.42
53.59	120.59	135.96	147.91	267.68
59.08	120.95	136.26	149.81	271.58
64.71	121.34	136.39	150.68	280.28
70.68	121.68	136.42	150.91	297.77
71.27	122.52	136.46	155.63	322.73
91.94	125.09	136.62	163.56	345.12
76.96	127.18	136.84	171.35	362.73

TABLA N^o49

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 108 HORAS DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA IX

5.80	123.17	135.74	241.32	270.85
7.10	123.56	138.13	244.94	286.85
19.54	124.13	138.38	246.21	300.16
41.43	124.31	140.17	252.33	315.65
43.43	124.45	140.26	252.60	319.47
57.87	124.52	142.32	253.62	328.97
59.94	124.94	143.15	254.01	335.70
72.90	125.09	147.43	254.58	369.77
74.11	125.43	145.18	254.92	370.89
80.01	125.65	167.43	255.15	381.92
86.11	126.63	169.21	256.42	384.22
86.83	129.65	178.97	259.14	386.22
120.63	130.85	193.98	259.84	390.21
120.64	131.19	200.12	260.34	392.56
120.99	131.34	201.25	260.68	403.17
121.03	131.83	204.18	261.64	403.76
121.33	132.73	212.66	262.32	404.01
121.76	134.37	226.73	265.51	409.27
122.15	134.44	227.65	266.56	
123.11	135.16	229.77	268.47	

TABLA N^o 50

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 120 HORAS DESPUES DE LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA EXPERIENCIA X (1)

6.23	121.27	125.24	140.91	195.58
12.30	121.37	125.79	141.35	196.84
15.36	121.54	126.21	141.93	202.03
20.31	121.73	126.26	142.92	205.56
45.31	121.74	130.35	143.02	215.13
47.14	121.93	131.01	146.16	216.74
52.28	122.32	133.26	146.65	219.15
53.02	123.24	134.82	146.75	219.75
56.81	123.34	135.23	153.26	220.25
62.91	123.69	135.14	160.33	220.45
62.98	123.69	136.13	163.18	220.56
66.36	123.71	136.98	166.15	220.70
67.51	123.72	137.11	167.17	221.02
74.72	123.76	137.23	169.12	221.14
76.73	123.86	137.85	174.11	221.24
81.72	124.14	138.78	175.06	221.76
87.50	124.34	139.17	176.22	222.31
120.39	124.35	139.28	182.72	222.34
120.91	124.36	139.59	183.91	222.56
121.26	124.96	140.45	192.74	223.14

TABLA N^o 50

RELACION DE VOLUMENES, EN ORDEN CRECIENTE Y EXPRESADOS EN
 $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS OBTENIDOS 120 HORAS DESPUES DE
 LA DECAPITACION DE LA RAIZ ADVENTICIA Y QUE CONSTITUYEN LA
 EXPERIENCIA X (2).

223.25	231.57	297.37	422.67	593.32
223.29	231.80	297.46	425.32	
223.92	237.67	300.02	430.21	
224.12	242.69	307.08	441.67	
225.43	242.85	309.23	444.55	
226.60	243.42	311.42	444.89	
226.80	243.44	312.22	456.49	
227.47	245.96	316.79	458.71	
228.13	247.38	317.78	460.31	
228.41	247.52	321.21	461.26	
228.48	250.43	330.42	471.83	
228.82	253.65	360.62	472.03	
228.96	254.65	365.93	473.15	
228.96	259.05	372.48	475.26	
229.48	260.23	380.66	482.19	
229.36	268.63	385.94	483.51	
229.42	270.37	387.46	490.00	
230.02	291.73	394.36	496.05	
230.46	293.49	412.22	518.32	
230.97	294.42	418.76	539.94	

Se obtienen, a continuación, las tablas de crecimiento en volumen para las 10 experiencias realizadas:

1: Tipo de primordios que integran la experiencia.

2: Volumen medio (expresado en $\times 10^5 \mu\text{m}^3$) obtenido para cada tipo de primordios.

3: Aumento del volumen producido en las últimas 12 horas. Es la diferencia de volumen entre el tipo de primordios considerado y el tipo o grupo anterior.

4: Velocidad de crecimiento media para el volumen en cada tipo de primordios que componen la experiencia.

5: Incremento de la velocidad de crecimiento para el volumen con relación al grupo o tipo base.

6: Número de primordios obtenidos para cada tipo.

Los valores de las columnas 4 y 5 se obtienen por el mismo procedimiento explicado en las tablas de crecimiento en altura y área.

Al igual que para las alturas y áreas, se realizaron las gráficas correspondientes a las columnas 2 y 5 de las tablas de crecimiento:

- gráficas de crecimiento en volumen : Representan el volumen medio ($\times 10^5 \mu\text{m}^3$) encontrado para cada tipo de primordios que componen la experiencia.

- gráficas de incremento de la velocidad de crecimiento: Representan el incremento de la velocidad de desarrollo para el volumen con relación al grupo base o primero, en cada tipo de primordios que componen la experiencia.

TABLA N° 22. Crecimiento en volumen.

Experiencia II: Adventicias en desarrollo hasta 24 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1		4.83 ± 0.7	4.89	6.9	1	8
Tipo 2		33.93 ± 4.3	26.34	4.4	7.2	29

Número total de primordios: 33

Número de ráfocs adventicias empleadas: 11

TABLA N^o 51. Crecimiento en volumen.

Experiencia I. Adventicias en desarrollo hasta 12 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1		5.06 ± 4.5	5.06	0.7	1	16

Número total de primordios: 16

Número de raíces adventicias empleadas: 25

TABLA N^o 52. Crecimiento en volumen.

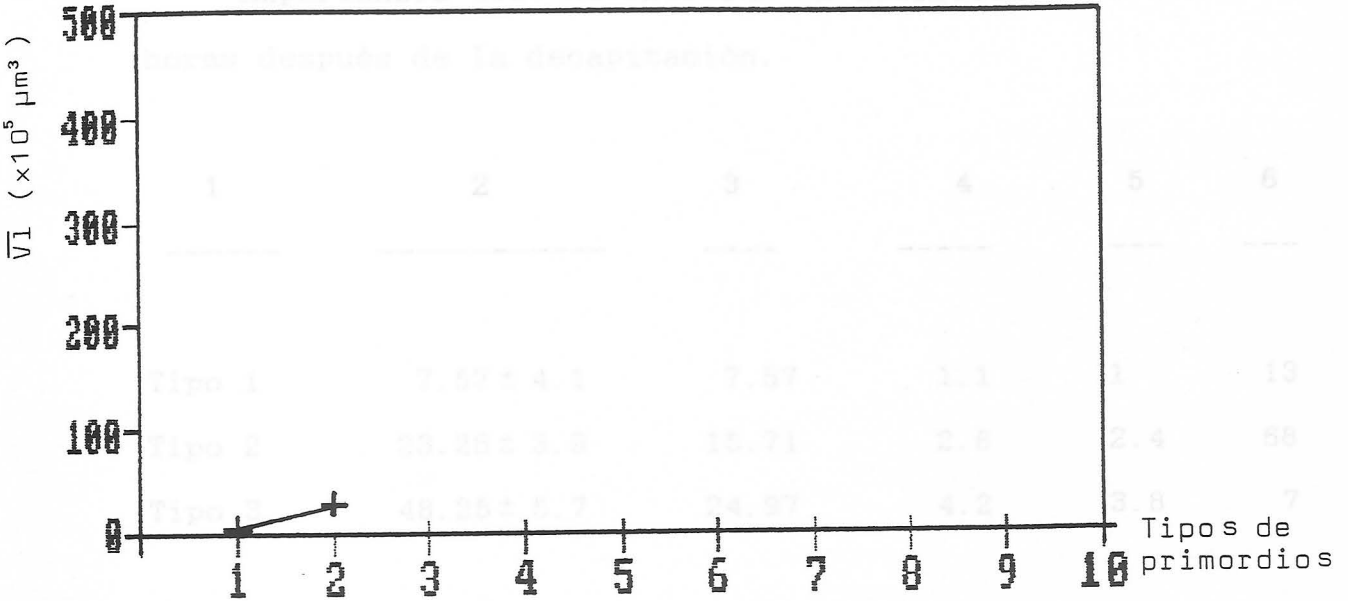
Experiencia II: Adventicias en desarrollo hasta 24 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1		4.59 ± 0.7	4.59	0.6	1	4
Tipo 2		30.93 ± 4.3	26.34	4.4	7.3	29

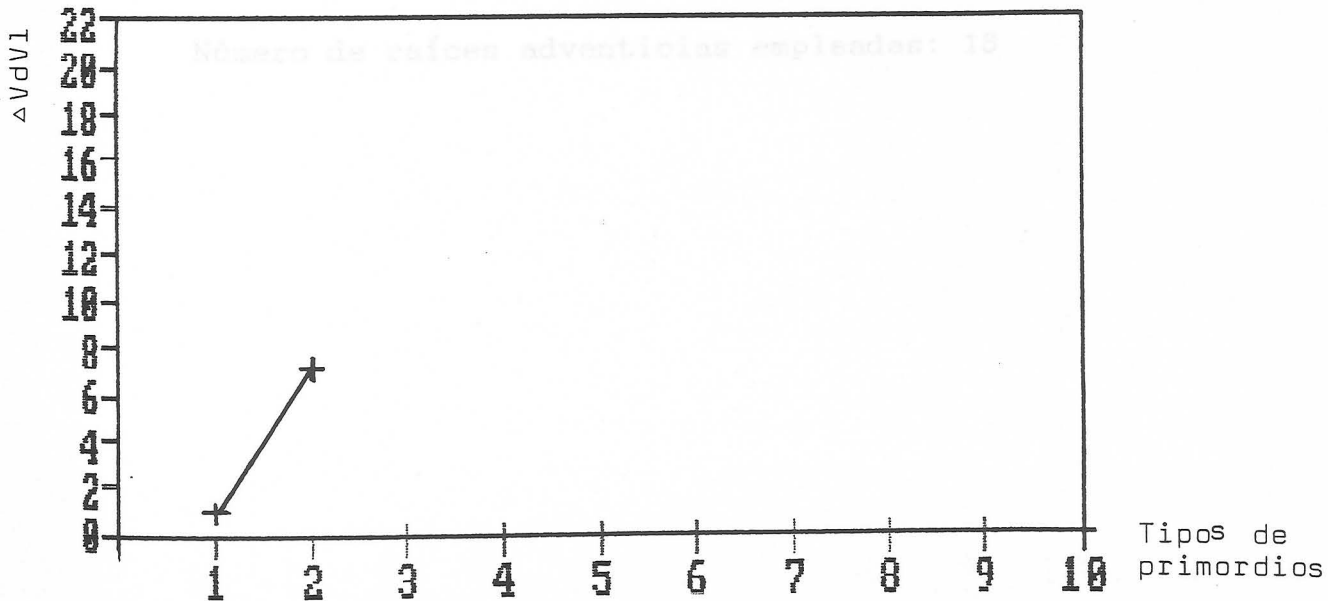
Número total de primordios: 33

Número de raíces adventicias empleadas: 11

EXPERIENCIA II



Gráfica 20 (a). Representación del volumen medio (\bar{V}_l) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. II.

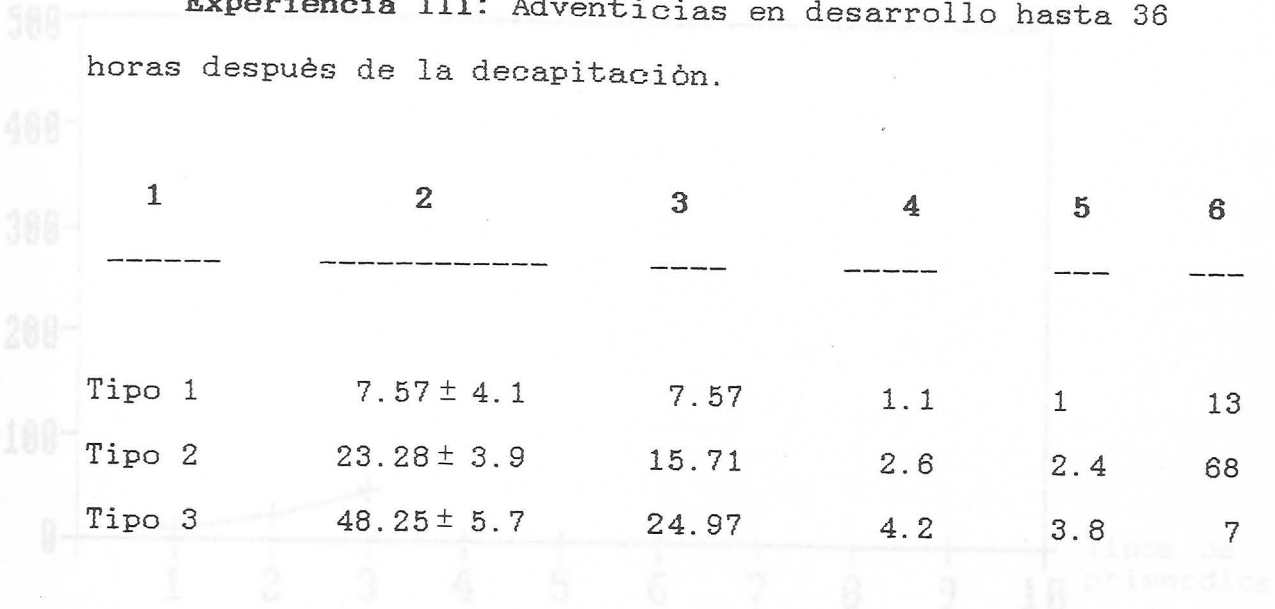


Gráfica 20 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔV_{dV_l}) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia II.

TABLA N^o 53. Crecimiento en volumen.

EXPERIENCIA III

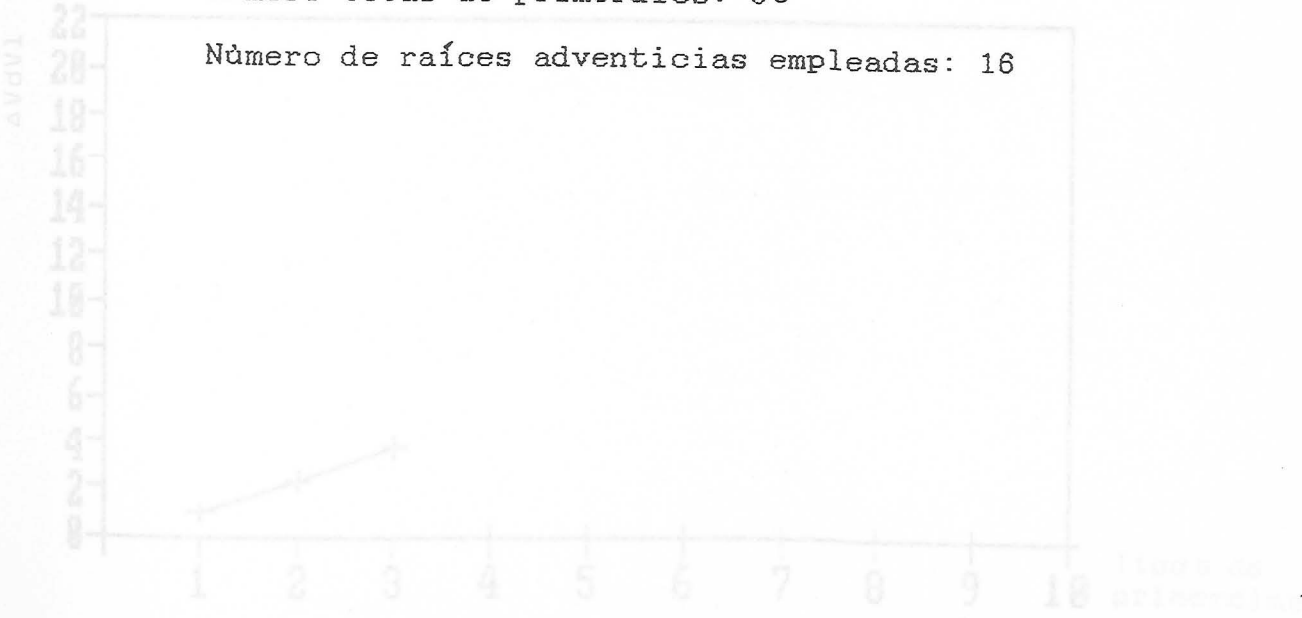
Experiencia III: Adventicias en desarrollo hasta 36 horas después de la decapitación.



Gráfica 21 (a). Representación del volumen medio (V_i) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. III.

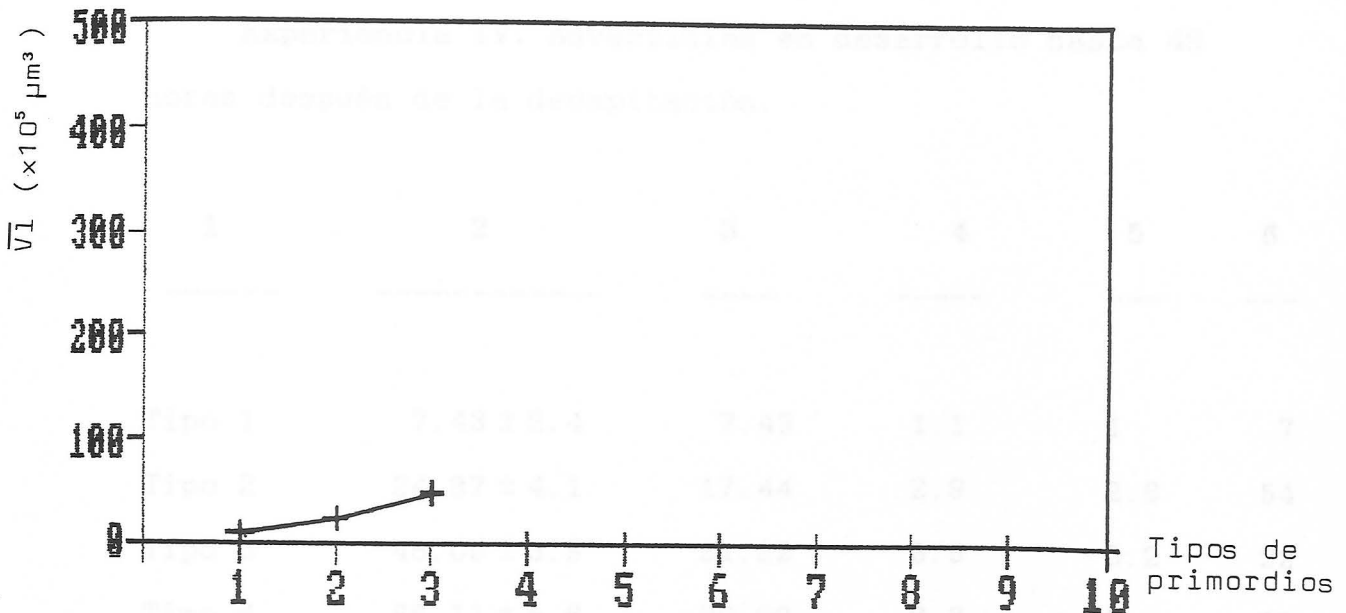
Número total de primordios: 88

Número de raíces adventicias empleadas: 16

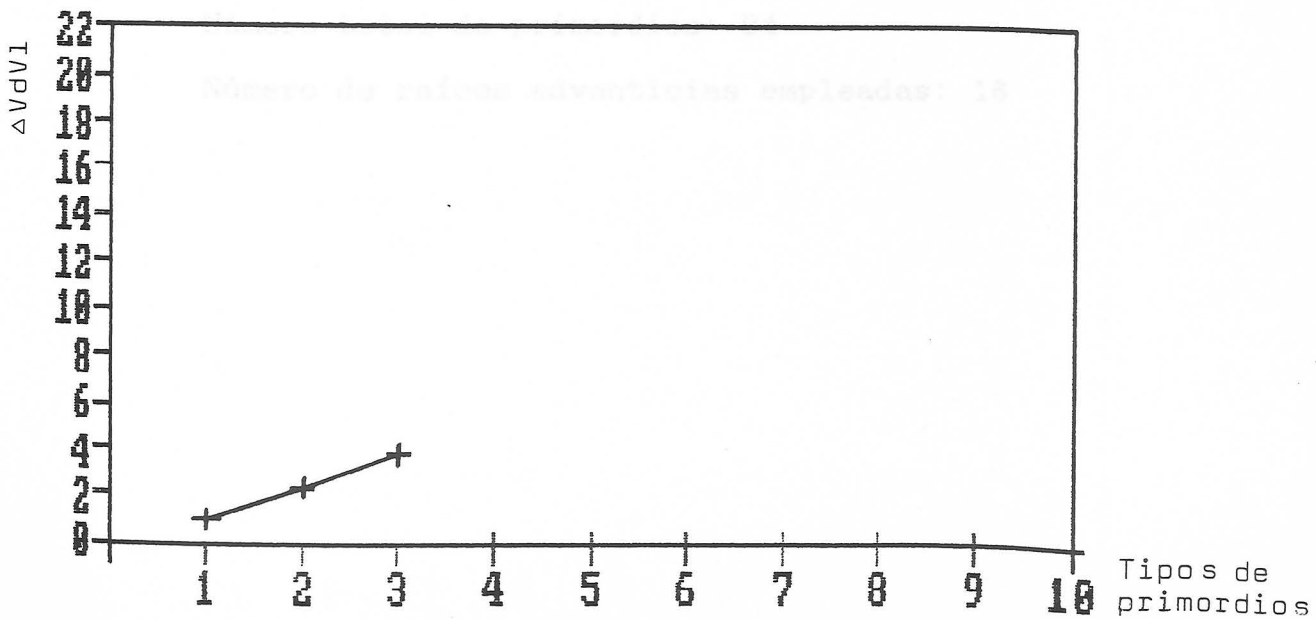


Gráfica 21 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdV_i) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia III.

EXPERIENCIA III



Gráfica 21 (a). Representación del volumen medio (\bar{V}_l) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. III.



Gráfica 21 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta V_d V_l$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia III.

TABLA N^o 54. Crecimiento en volumen.

Experiencia IV: Adventicias en desarrollo hasta 48 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1		7.43 ± 2.4	7.43	1.1	1	7
Tipo 2		24.87 ± 4.1	17.44	2.9	2.6	54
Tipo 3		46.09 ± 3.9	21.22	3.5	3.2	22
Tipo 4		66.11 ± 5.6	20.02	3.3	3	11

Número total de primordios: 94

Número de raíces adventicias empleadas: 16

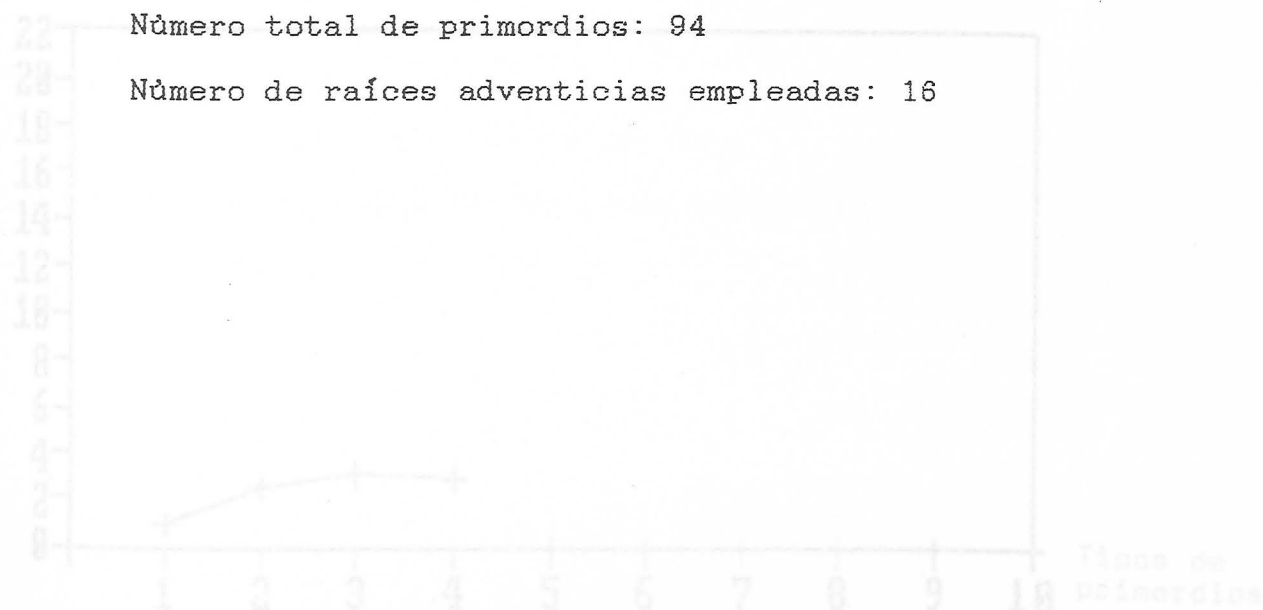
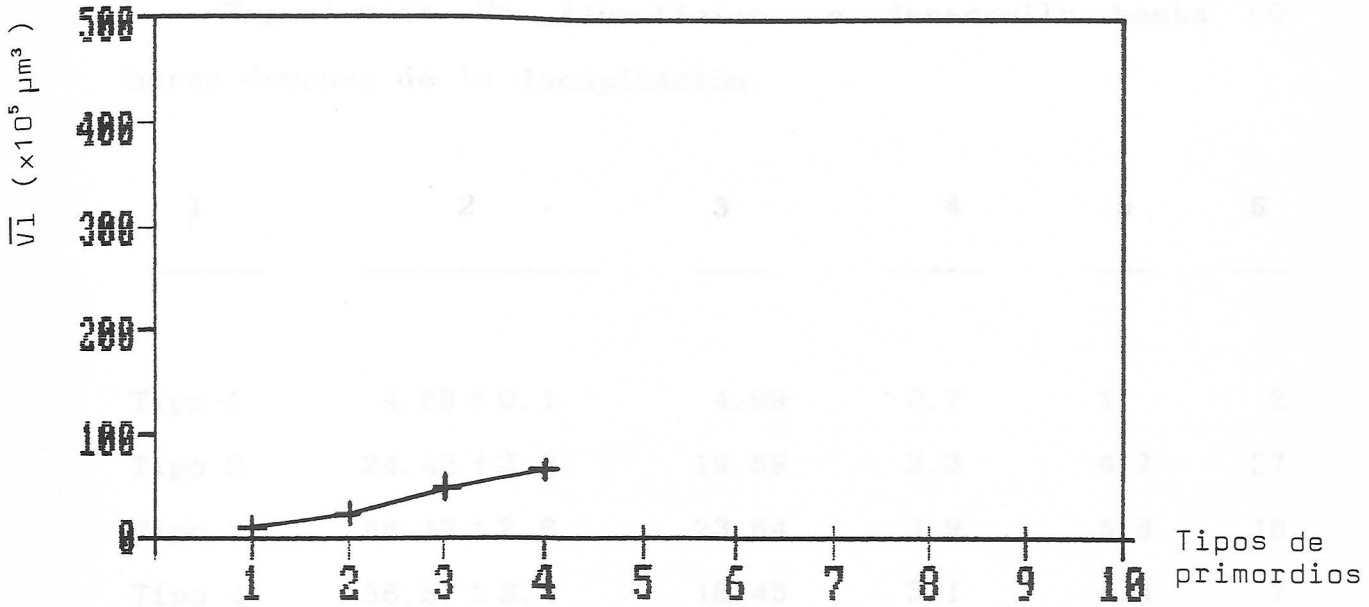
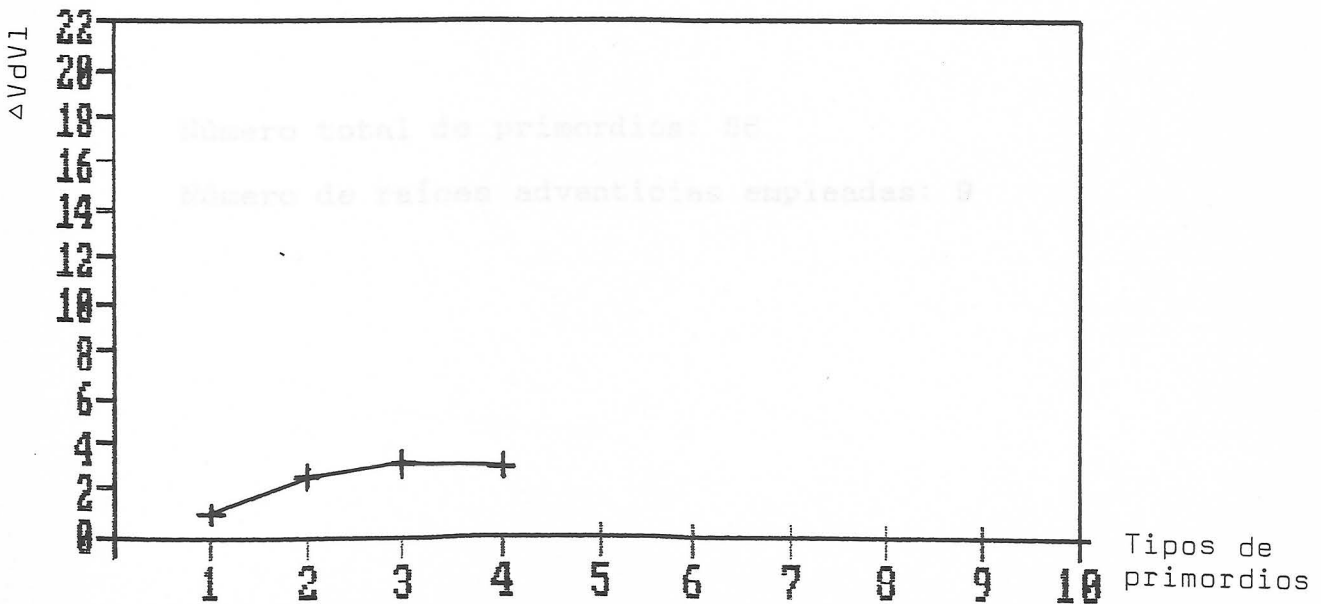


Gráfico 23 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdV) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IV.

EXPERIENCIA IV



Gráfica 22 (a). Representación del volumen medio (\bar{V}_l) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. IV.



Gráfica 22 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta V_d V_l$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IV.

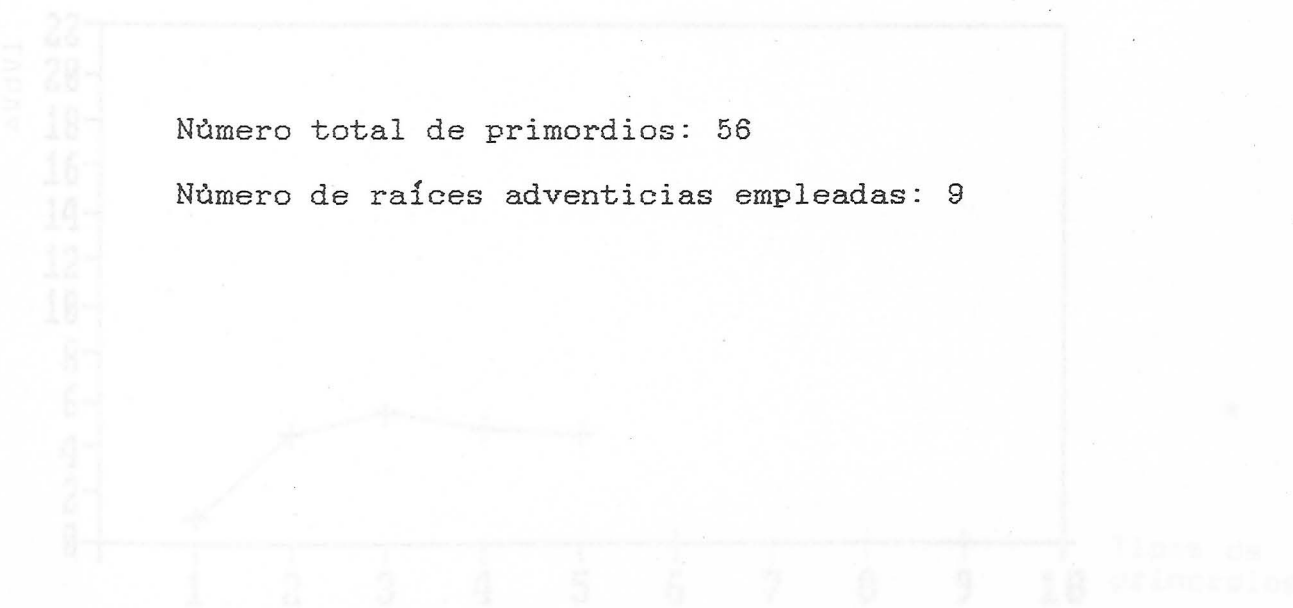
TABLA N^o 55. Crecimiento en volumen.

Experiencia V: Adventicias en desarrollo hasta 60 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1	4.89 ± 0.1	4.89	0.7	1	2	
Tipo 2	24.48 ± 3.2	19.59	3.3	4.7	27	
Tipo 3	48.12 ± 2.6	23.64	3.9	5.6	18	
Tipo 4	66.57 ± 3.9	18.45	3.1	4.4	7	
Tipo 5	86.45 ± 1.5	19.88	3.3	4.7	2	

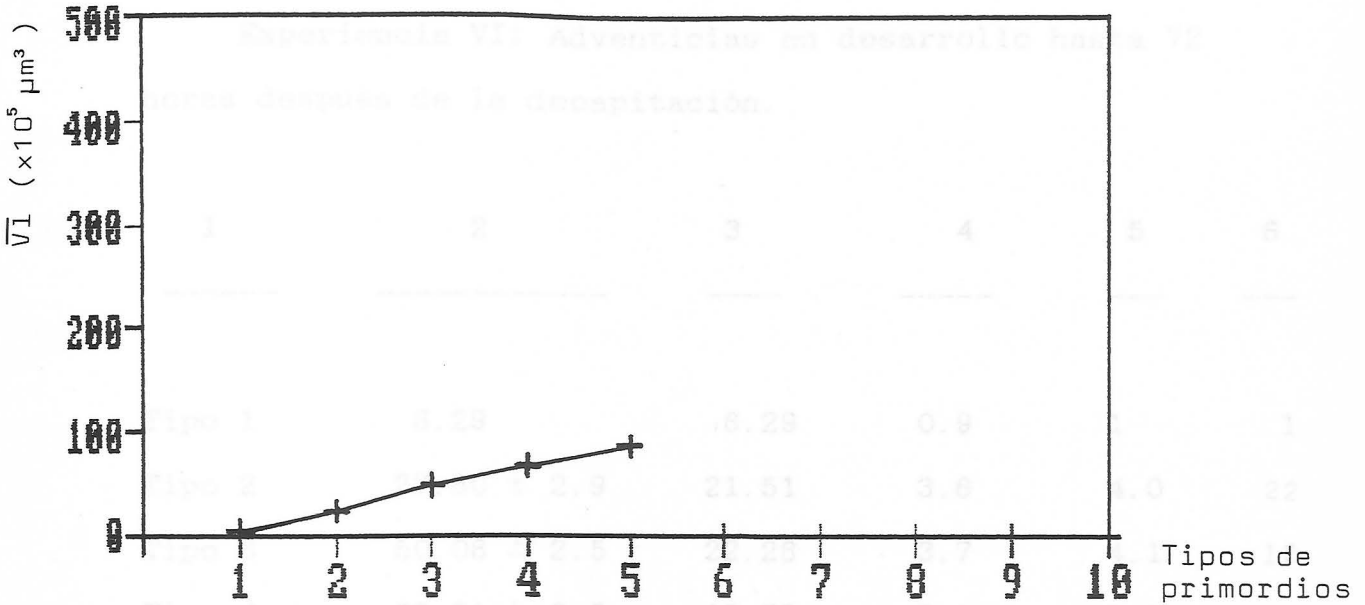
Número total de primordios: 56

Número de raíces adventicias empleadas: 9

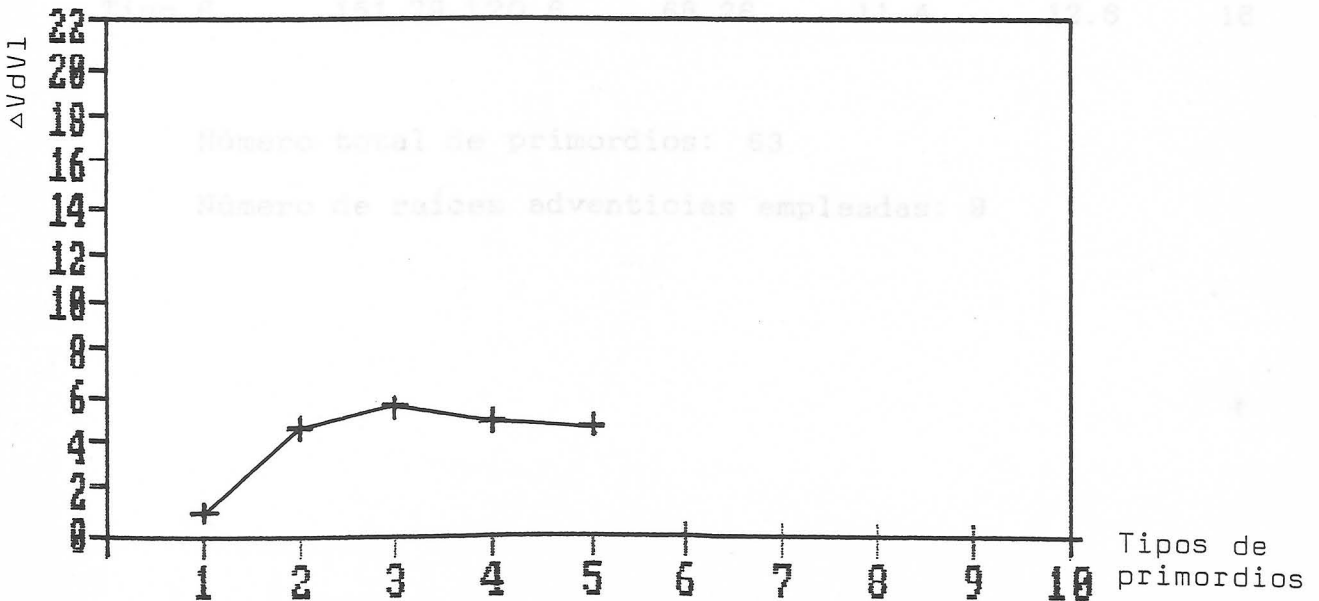


Gráfica 22 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVD) en los distintos tipos de adventicias, en la experiencia V.

EXPERIENCIA V



Gráfica 23 (a). Representación del volumen medio (\bar{V}_l) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. V.



Gráfica 23 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta V_d V_l$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia V.

TABLA N^o 56. Crecimiento en volumen.

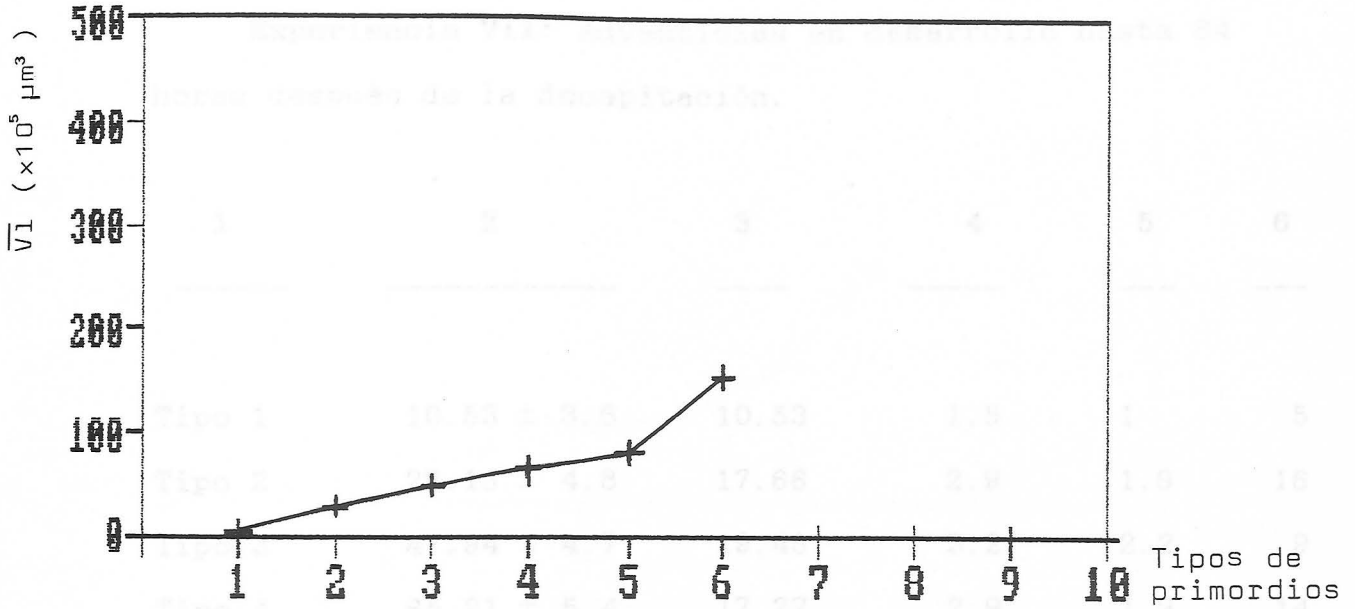
Experiencia VI: Adventicias en desarrollo hasta 72 horas después de la decapitación.

	1	2	3	4	5	6
Tipo 1	6.29	6.29	0.9	1	1	1
Tipo 2	27.80 ± 2.9	21.51	3.6	4.0	22	
Tipo 3	50.08 ± 2.5	22.28	3.7	4.1	12	
Tipo 4	68.81 ± 6.3	18.73	3.1	3.5	5	
Tipo 5	83.53 ± 6.7	14.72	2.4	2.7	5	
Tipo 6	151.79 ± 20.6	68.26	11.4	12.6	18	

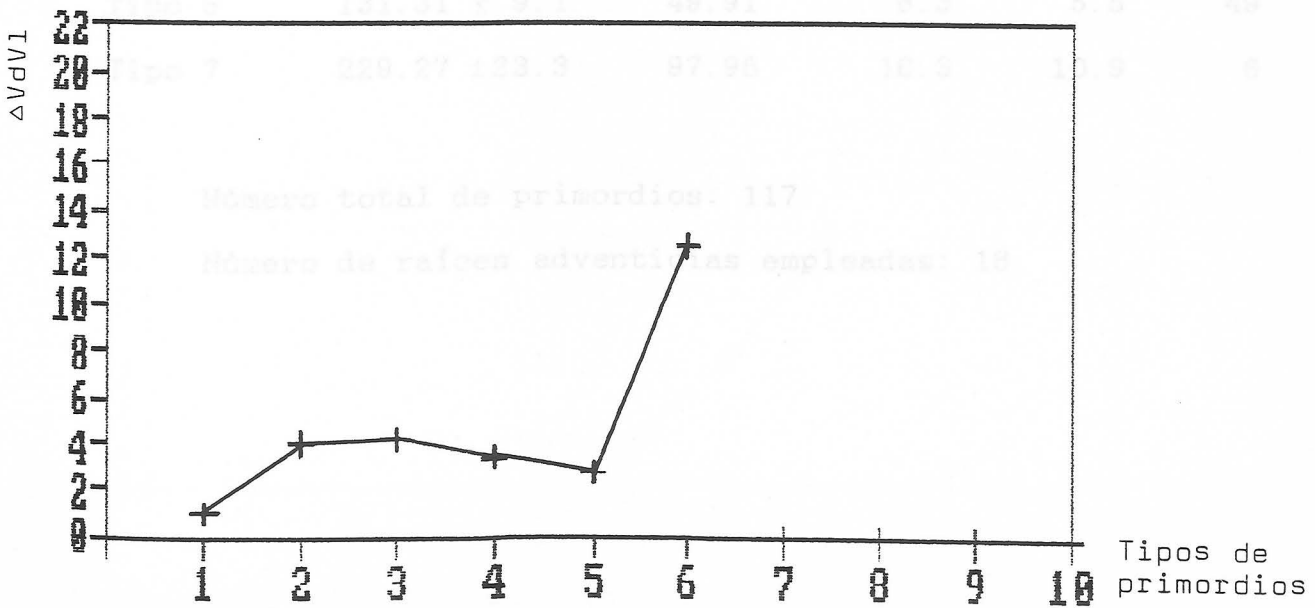
Número total de primordios: 63

Número de raíces adventicias empleadas: 9

EXPERIENCIA VI



Gráfica 24(a). Representación del volumen medio (\bar{V}_l) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. VI.



Gráfica 24 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta V_d V_l$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VI.

EXPERIENCIA VII: TABLA N^o 57. Crecimiento en volumen.

Experiencia VII: Adventicias en desarrollo hasta 84 horas después de la decapitación.

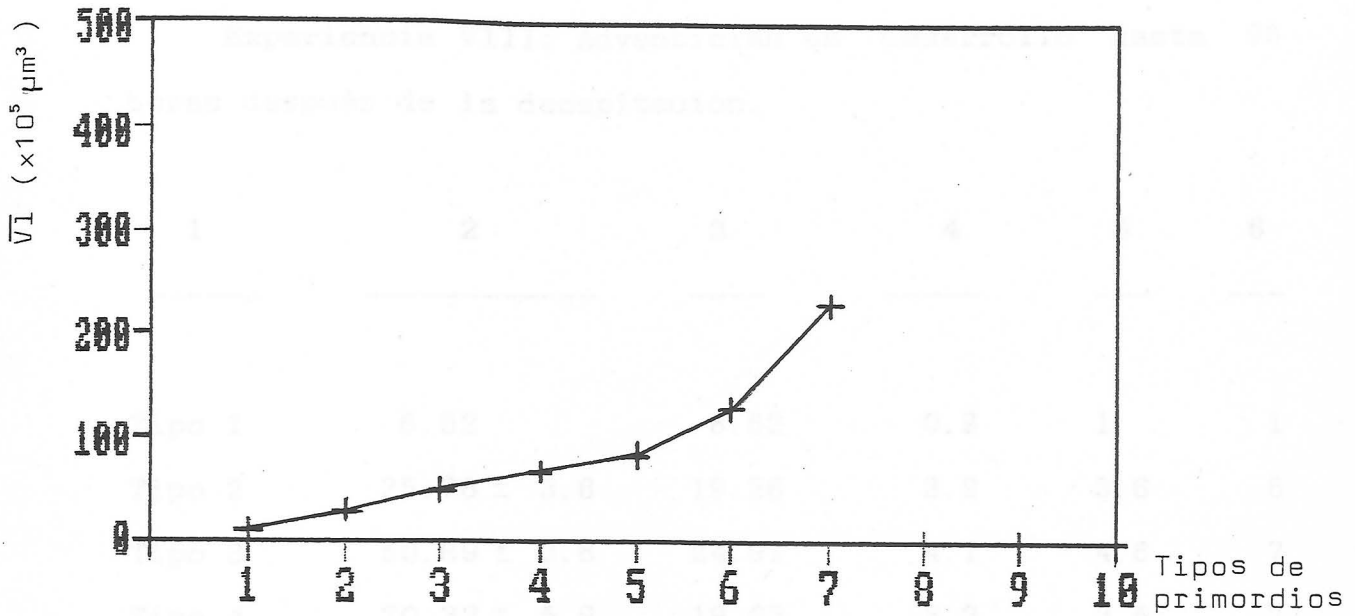
	1	2	3	4	5	6
Tipo 1	10.53 ± 3.6	10.53	1.5	1	5	
Tipo 2	28.16 ± 4.8	17.66	2.9	1.9	16	
Tipo 3	47.94 ± 4.7	19.46	3.2	2.2	9	
Tipo 4	65.21 ± 5.4	17.27	2.9	1.9	14	
Tipo 5	81.4 ± 5.5	16.19	2.7	1.8	18	
Tipo 6	131.31 ± 9.1	49.91	8.3	5.5	49	
Tipo 7	229.27 ± 23.3	97.96	16.3	10.9	6	

Número total de primordios: 117

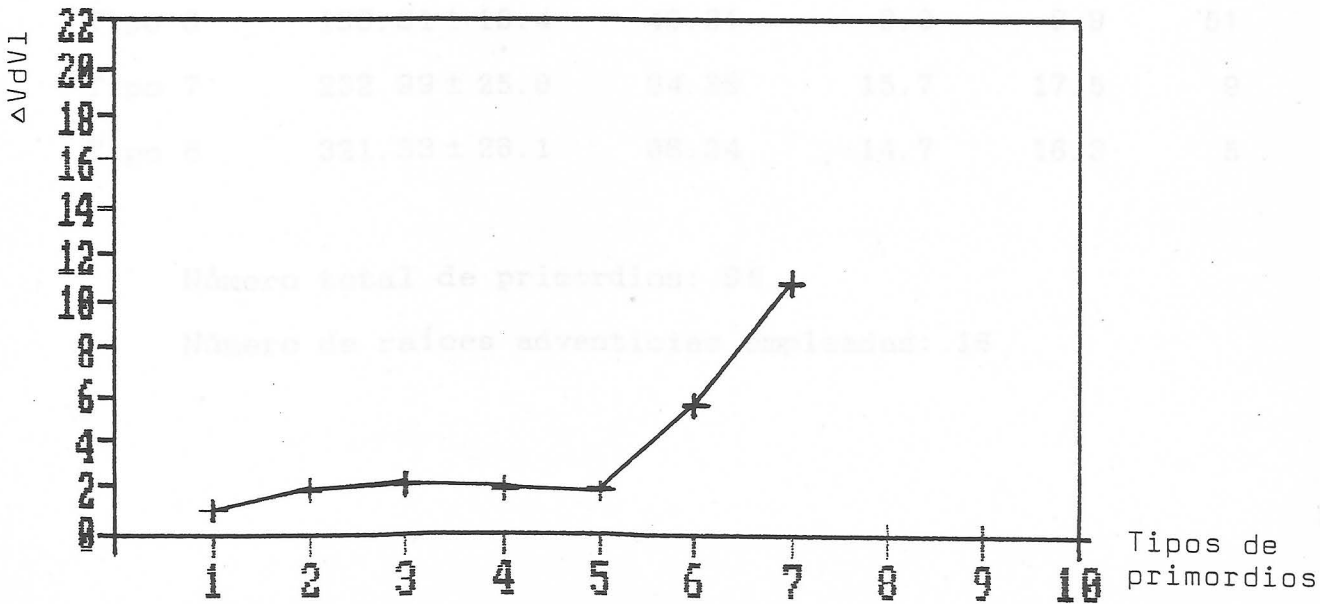
Número de raíces adventicias empleadas: 18

Gráfica 25 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVdVI) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VII.

EXPERIENCIA VII



Gráfica 25 (a). Representación del volumen medio (\bar{V}_I) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. VII.



Gráfica 25 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta V_d \bar{V}_I$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VII.

TABLA N^o 58. Crecimiento en volumen.

Experiencia VIII: Adventicias en desarrollo hasta 96 horas después de la decapitación.

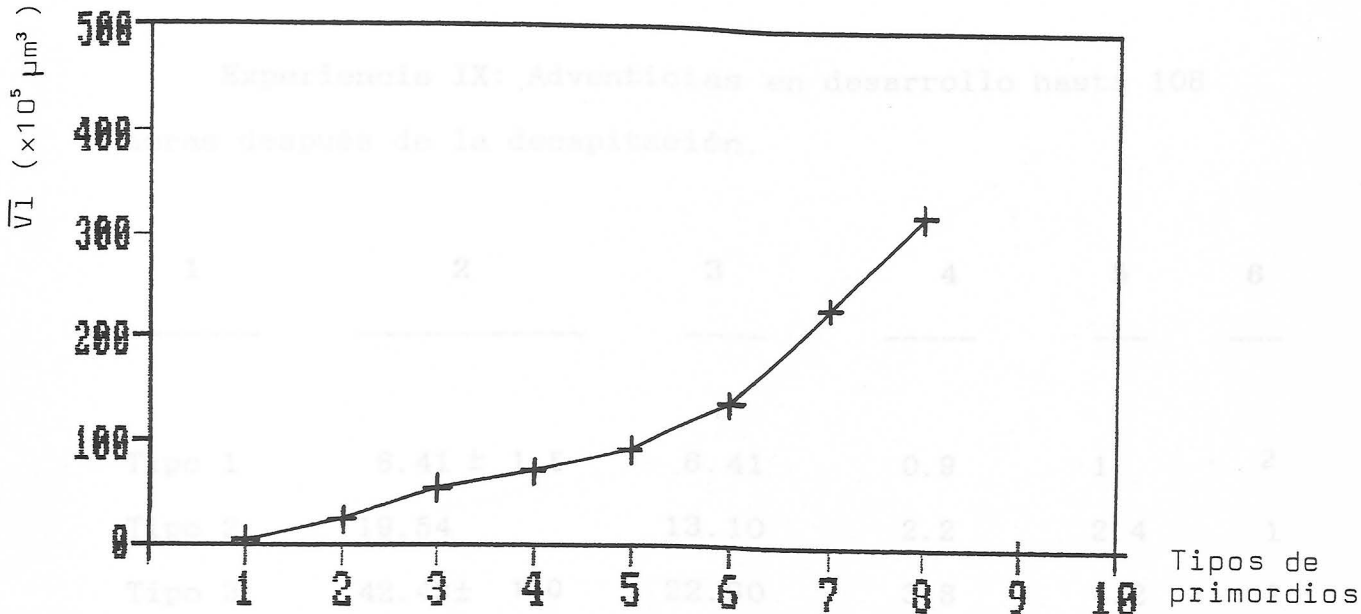
	1	2	3	4	5	6
Tipo 1	6.52	6.52	0.9	1	1	
Tipo 2	25.78 ± 3.8	19.26	3.2	3.6	5	
Tipo 3	50.69 ± 3.6	24.91	4.1	4.6	7	
Tipo 4	70.32 ± 5.9	19.63	3.3	3.6	7	
Tipo 5	90.30 ± 15.6	99.98	3.3	3.6	10	
Tipo 6	138.61 ± 13.4	48.31	8.0	8.9	51	
Tipo 7	232.99 ± 25.8	94.38	15.7	17.5	9	
Tipo 8	321.33 ± 28.1	88.34	14.7	16.3	5	

Número total de primordios: 95

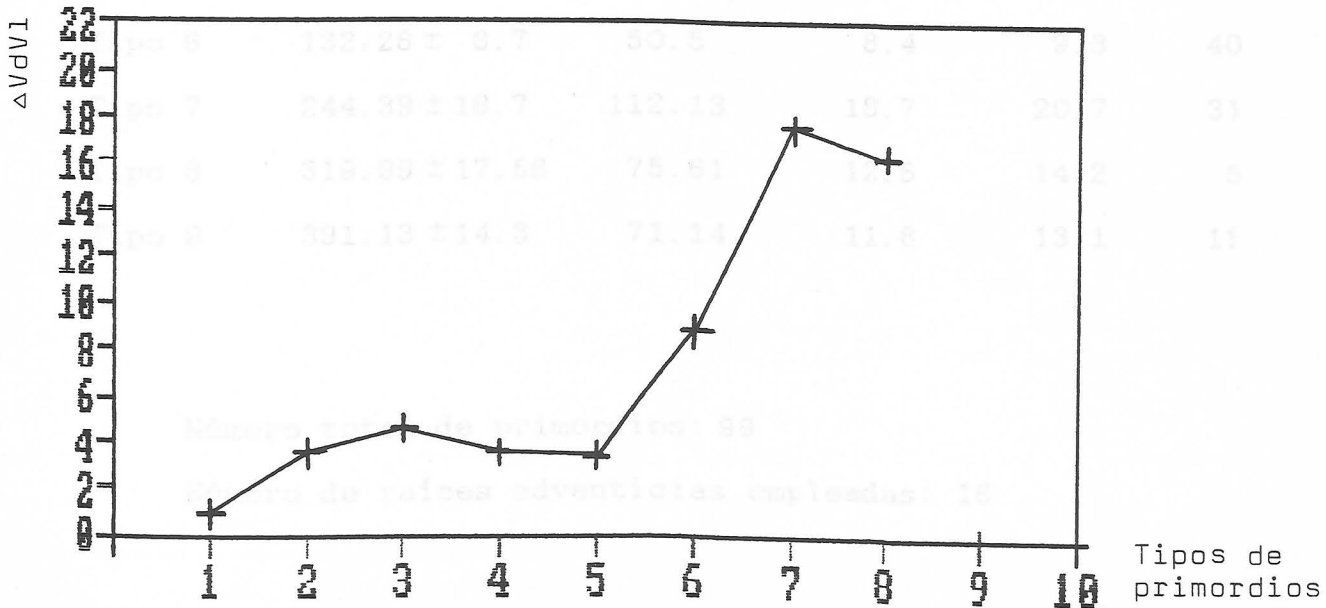
Número de raíces adventicias empleadas: 16

Gráfica 26 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (AVdVI) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VIII.

EXPERIENCIA VIII



Gráfica 26 (a). Representación del volumen medio (\bar{V}) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. VIII.



Gráfica 26 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta Vd\bar{V}$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia VIII.

TABLA N^o 59. Crecimiento en volumen.

Experiencia IX: Adventicias en desarrollo hasta 108 horas después de la decapitación.

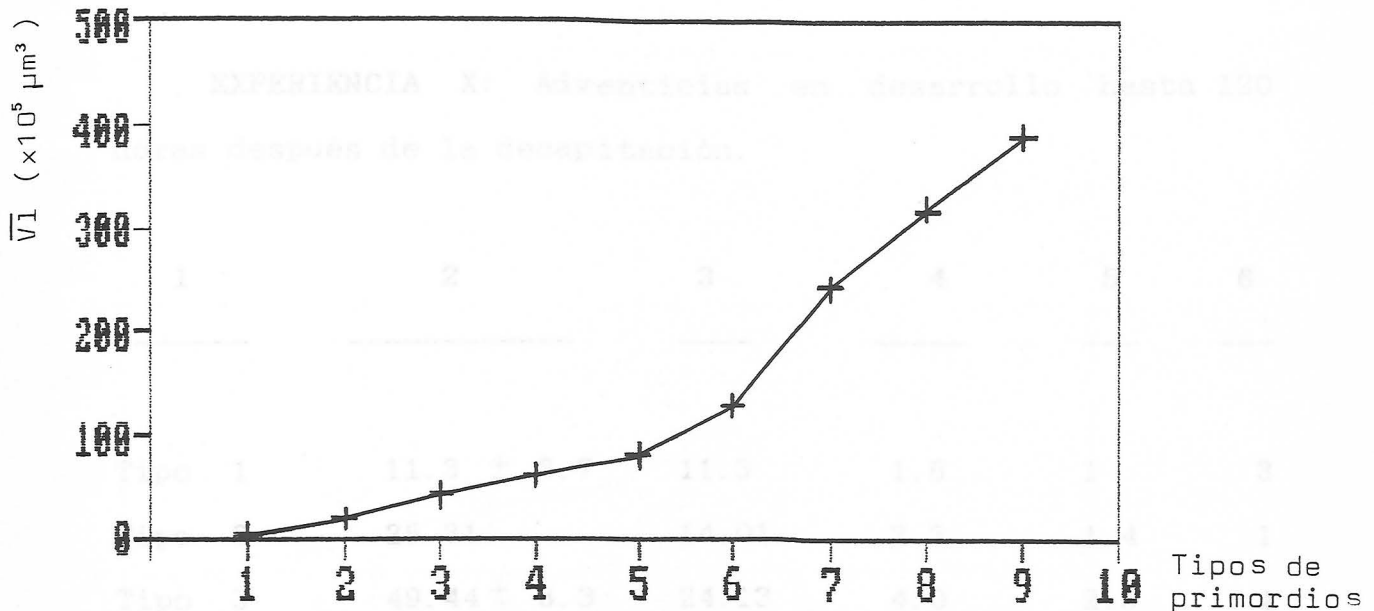
	1	2	3	4	5	6
Tipo 1	6.41 ± 1.5	6.41	0.9	1	2	
Tipo 2	19.54	13.10	2.2	2.4	1	
Tipo 3	42.43 ± 1.0	22.90	3.8	4.2	2	
Tipo 4	62.95 ± 6.9	20.52	3.4	3.8	3	
Tipo 5	81.76 ± 5.3	18.81	3.1	3.5	4	
Tipo 6	132.26 ± 6.7	50.5	8.4	9.3	40	
Tipo 7	244.39 ± 18.7	112.13	18.7	20.7	31	
Tipo 8	319.99 ± 17.56	75.61	12.6	14.2	5	
Tipo 9	391.13 ± 14.3	71.14	11.8	13.1	11	

Número total de primordios: 99

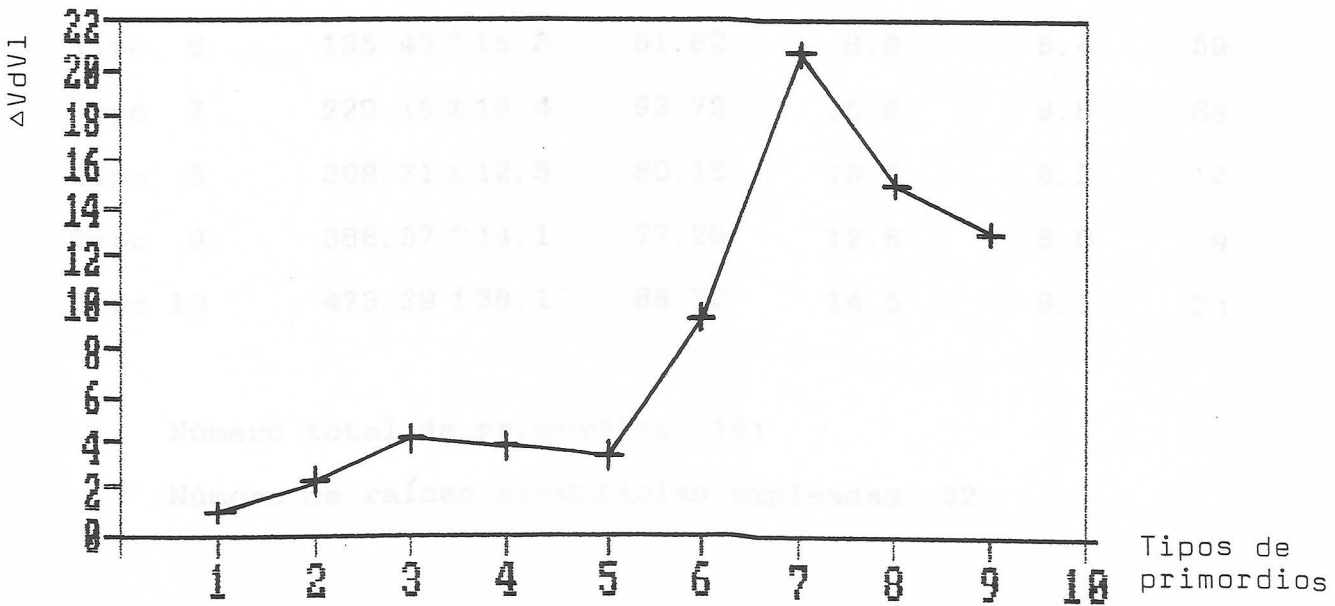
Número de raíces adventicias empleadas: 16

Gráfica 27 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta V/V$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IX.

EXPERIENCIA IX



Gráfica 27 (a). Representación del volumen medio (\bar{V}_l) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. IX.



Gráfica 27 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta V_d V_l$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia IX.

EXPERIENCIA TABLA N^o 60. Crecimiento en volumen.

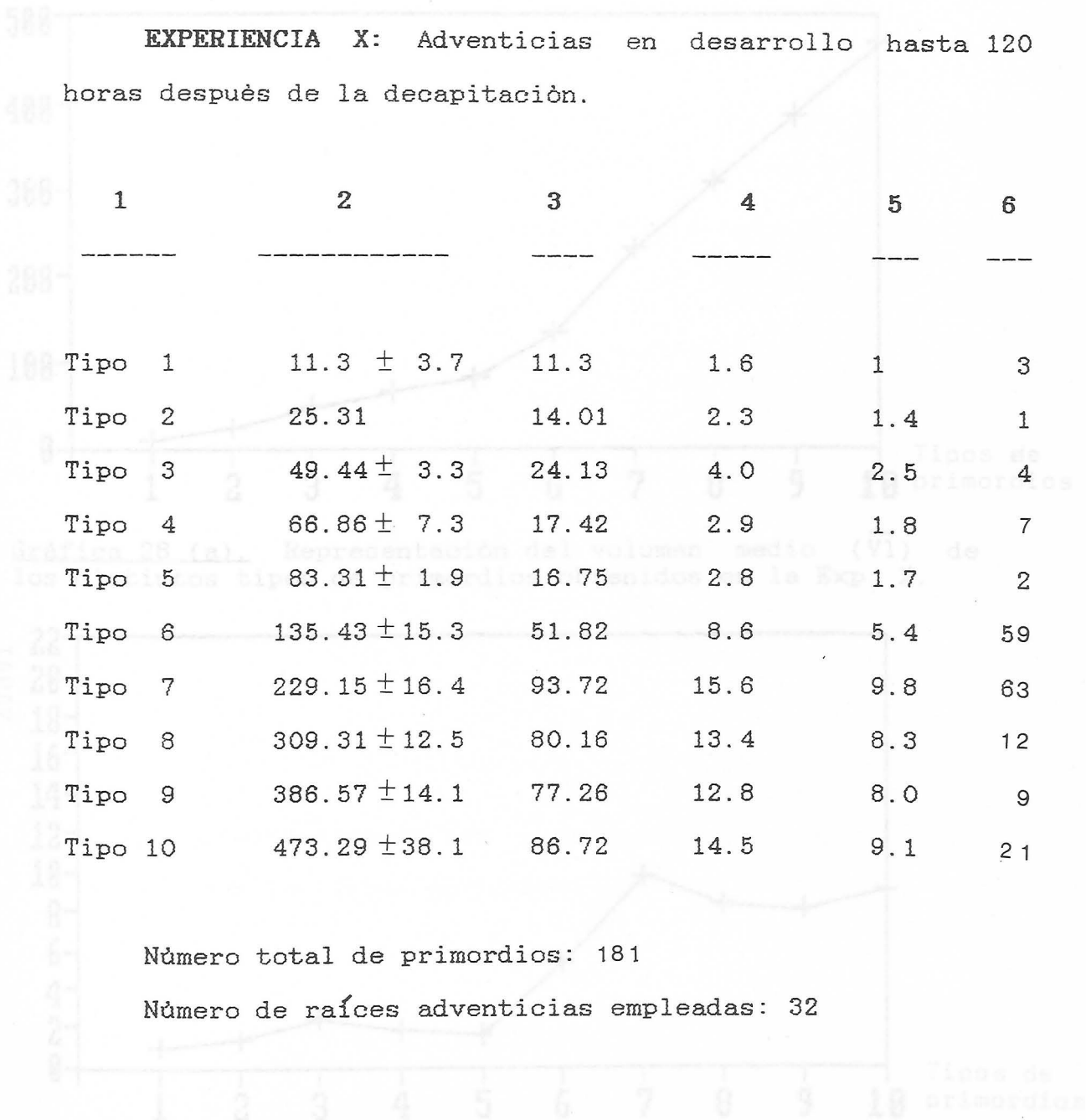
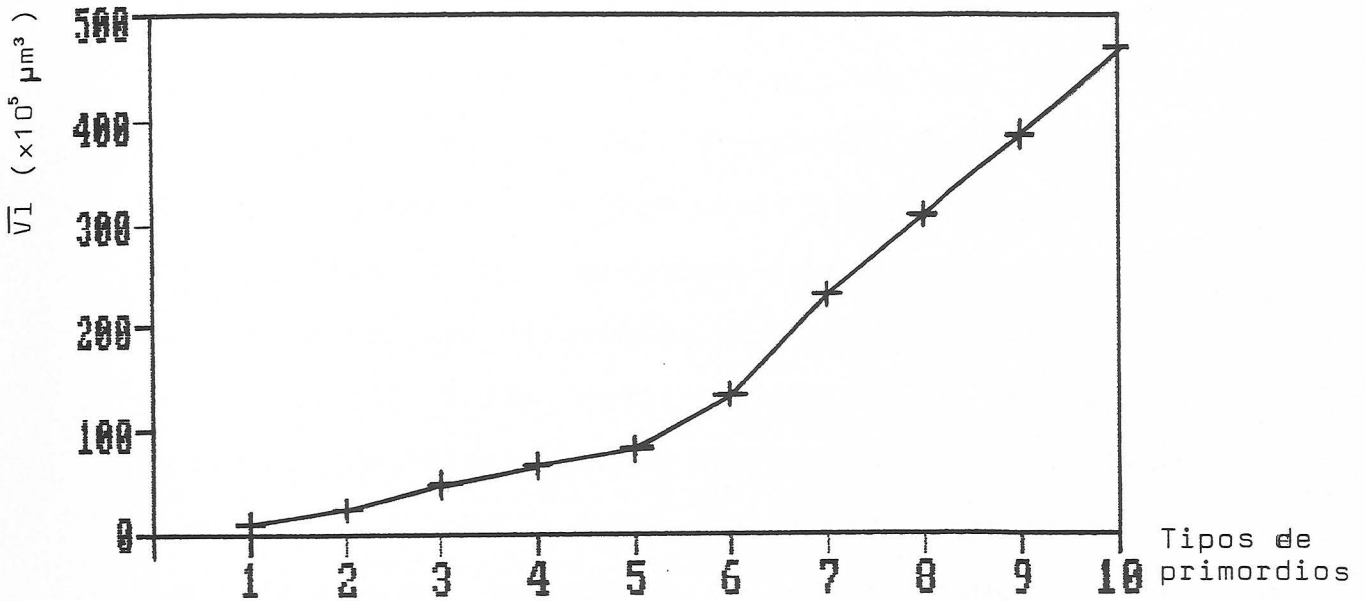
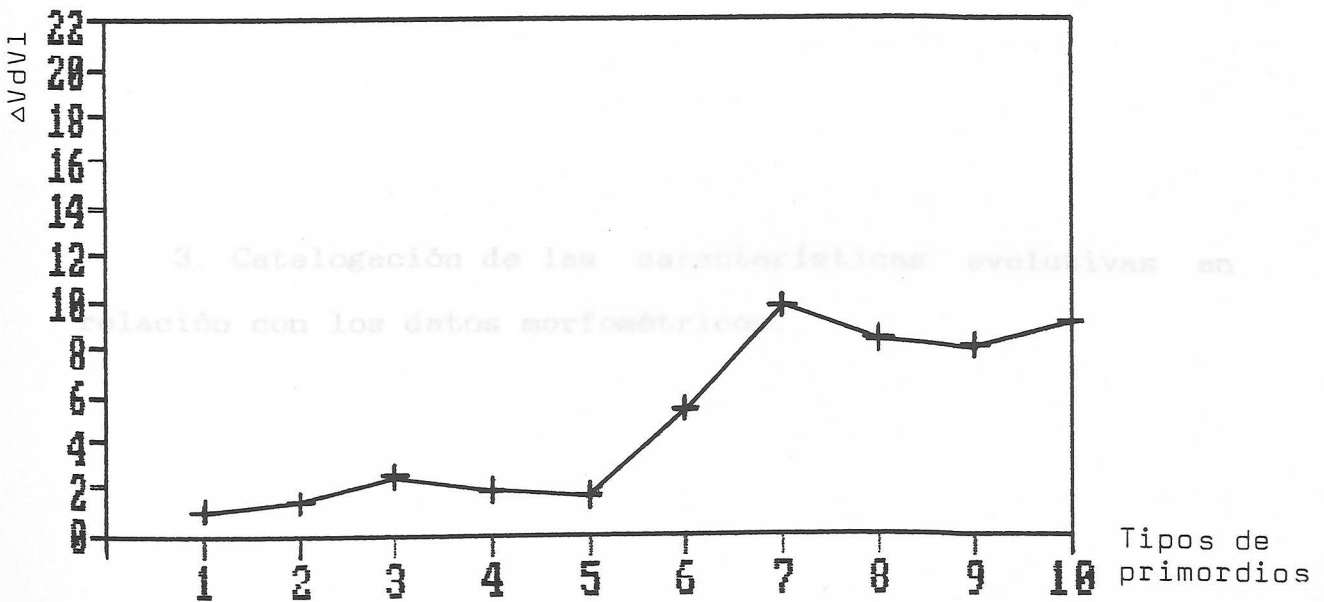


Gráfico 28 (a). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo ($\Delta VdVl$) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia X.

EXPERIENCIA X



Gráfica 28 (a). Representación del volumen medio (\bar{V}_l) de los distintos tipos de primordios obtenidos en la Exp. X.



Gráfica 28 (b). Representación del incremento de la velocidad de desarrollo (ΔVdV_l) en los distintos tipos de primordios, en la experiencia X.

Como ya hemos mencionado, los diferentes tipos de primordios clasificados indican diferentes períodos del crecimiento de los álamos a lo largo de su desarrollo, de forma que los de tipo 1, se desarrollan en las 12 primeras horas de crecimiento del primordio, el tipo 2 pertenecen a aquellos que han estado creciendo 12 horas más, es decir 24, los de tipo 3 se localizaron durante 36 horas y así sucesivamente, los diferentes tipos se surgen a intervalos de 12 en 12 horas hasta las 120 horas. Por lo tanto, si hallamos los valores medios del crecimiento en cada tipo de primordios (1 a 10), podemos tener una idea general de lo que ocurre en el desarrollo de cada primordio desde su inicial constitución (primordios de tipo 1), hasta que se encuentra a punto de emerger de la raíz adventicia (primordios de tipo 10), y de este modo ver cómo va evolucionando en cada período de 12 horas.

3. Catalogación de las características evolutivas en relación con los datos morfométricos.

En esta parte de la tesis, se han tomado los primordios de cada grupo de experimentos y se estudiaron todos juntos, aquellos que pertenecen a su mismo tipo. Con ello se pretende obtener los siguientes resultados de valores y la siguiente información:

Como ya hemos mencionado, los distintos tipos de primordios clasificados indican diferentes períodos del crecimiento de los mismos a lo largo de su desarrollo, de forma que los de tipo 1, se corresponden con las 12 primeras horas de crecimiento del primordio, al tipo 2 pertenecen aquéllos que han estado creciendo 12 horas más, es decir 24, los de tipo 3 se incubaron durante 36 horas y así, sucesivamente, los diferentes tipos se suceden a intervalos de 12 en 12 horas hasta las 120 horas. Por lo tanto, si hallamos los valores medios del crecimiento en cada tipo de primordios (1 a 10), podemos tener una idea general de lo que ocurre en el desarrollo de cada primordio desde su inicial constitución (primordios de tipo 1), hasta que se encuentra a punto de emerger de la raíz adventicia (primordios de tipo 10), y de este modo ver cómo va evolucionando en cada período de 12 horas.

La diferencia entre estos análisis y los ofrecidos con anterioridad estriba en que, en este caso, se han tomado los primordios de cada grupo de experiencias y se estudian, todos juntos, aquéllos que pertenecen a su mismo tipo. Con ello se pretende obtener los siguientes conjuntos de valores y la siguiente información:

a) Estudiar las características en un número muy superior de primordios de cada tipo.

b) Comprobar la similitud o diferencias existentes entre los valores cuando se estudian los primordios de una sola experiencia (o de cada experiencia aisladamente considerada) y cuando se agrupan los obtenidos desde cada experiencia (por supuesto después de diferenciarlos en los distintos tipos).

c) Poder emplear estos valores, que son más amplios, en otros estudios si la situación ofrece semejanza entre los análisis aislados de cada tipo y el general (o de tipos agrupados).

No se puede pensar que estos estudios representan un círculo vicioso o innecesario porque podría ocurrir que modificaciones en la velocidad de crecimiento produjeran variación en los valores medios, en sus desviaciones tipo y consiguientemente en sus estudios comparativos.

Para llevar a cabo este trabajo se procedió de la siguiente forma:

1º Se agruparon todos los primordios pertenecientes a un mismo tipo, extraídos entre las 10 experiencias realizadas y se obtuvieron los listados correspondientes a cada parámetro estudiado (altura, área y volumen).

2º Se establecieron las tablas generales para el crecimiento en altura, área y volumen a partir de los valores medios obtenidos en cada tipo de primordios, hallando en cada caso la variación en la velocidad de crecimiento. Estas tablas contienen por tanto, el desarrollo del primordio a intervalos de 12 en 12 horas.

3º A partir de las tablas generales, se realizaron las representaciones gráficas correspondientes a la evolución del parámetro estudiado en cada caso, para los diferentes tipos de primordios catalogados.

Presentamos seguidamente los resultados obtenidos para cada uno de los parámetros mencionados: altura (a), área (b) y volumen (c).

De igual forma se ha procedido en las tablas siguientes obtenidas para los diferentes tipos de primordios.

3 (a) VALORES CORRESPONDIENTES
A LAS ALTURAS.

A continuación pasamos a la exposición general sobre el crecimiento en altura, ofreciéndose en primer lugar, los listados de los distintos tipos de primordios.

Inferior Mediano Superior

TABLA N° 61.

RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 1 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior Mediano Superior

15.39 34.49 46.91

El resto de valores de la altura correspondientes a los primordios de tipo 1 se encuentran recogidos en las tablas 1 a 10.

De igual forma se ha procedido en las tablas siguientes obtenidas para los diferentes tipos de primordios.

TABLA N° 62

RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 2 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior -----	Mediano -----	Superior -----
47.61	81.37	110.01

TABLA N° 63

RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 3 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior -----	Mediano -----	Superior -----
110.03	125.99	146.61

TABLA N^o 64
 RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS
 TIPO 4 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.
 Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este
 conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
-----	-----	-----
146.62	157.14	170.99

TABLA N^o 65
 RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS
 TIPO 5 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.
 Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este
 conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
-----	-----	-----
171.16	182.15	196.41

TABLA N^o 66

RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 6 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
198.91	254.98	311.58

TABLA N^o 67

RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 7 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
322.72	368.48	425.14

TABLA N^o 68

RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 8 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
426.41	439.39	449.31

TABLA N^o 69

RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 9 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
450.27	474.29	503.57

TABLA N^o 70

RELACION DE ALTURAS, EXPRESADAS EN μm , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 10 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior -----	Mediano -----	Superior -----
504.71	544.55	590.32

columna 1: Clasificación de los distintos tipos de primordios.

columna 2: Indica la altura media del corte central de todos los primordios pertenecientes a un mismo tipo. A partir de estos valores vamos obteniendo las columnas 3, 4 y 5, según el proceso expuesto ya anteriormente.

columna 3: Indica las μm que han crecido cada tipo de primordios en las últimas 12 horas y se obtiene restando al valor de la altura media de ese tipo, la media del grupo anterior.

columna 4: Muestra, para cada tipo de primordio, la velocidad media de desarrollo en valores relativos a sus últimas 12 horas. Se obtiene dividiendo aquellos valores obtenidos en la columna 3 por 5.

Valores conjunto obtenidos de las tablas generales de crecimiento en altura.

Los datos recogidos como valores generales de crecimiento en altura de cada tipo de primordios, a partir del corte central de los mismos en las distintas experiencias, los hemos resumido en la tabla 71. Estos valores están ordenados en distintas columnas cuyo significado es el siguiente:

- columna 1: Clasificación de los distintos tipos de primordios.

- columna 2: Indica la altura media del corte central de todos los primordios pertenecientes a un mismo tipo. A partir de estos valores vamos obteniendo las columnas 3, 4 y 5, según el proceso expuesto ya anteriormente.

- columna 3: Indica las μm que han crecido cada tipo de primordios en las últimas 12 horas y se obtiene restando al valor de la altura media de ese tipo, la media del grupo anterior.

- columna 4: Muestra, para cada tipo de primordio, la velocidad media de desarrollo en valores relativos a sus últimas 12 horas. Se obtiene dividiendo aquellos valores obtenidos en la columna 3 por 6.

Número de raíces adventicias espaldas: 168.

- columna 5: Incremento de la velocidad de desarrollo de cada período con relación al grupo base (o tipo 1).

- columna 6: Indica el número total de primordios recogidos en las 10 experiencias, que presentan un grado de desarrollo similar y que, por lo tanto, pertenecen al mismo tipo.

TABLA N^o 71

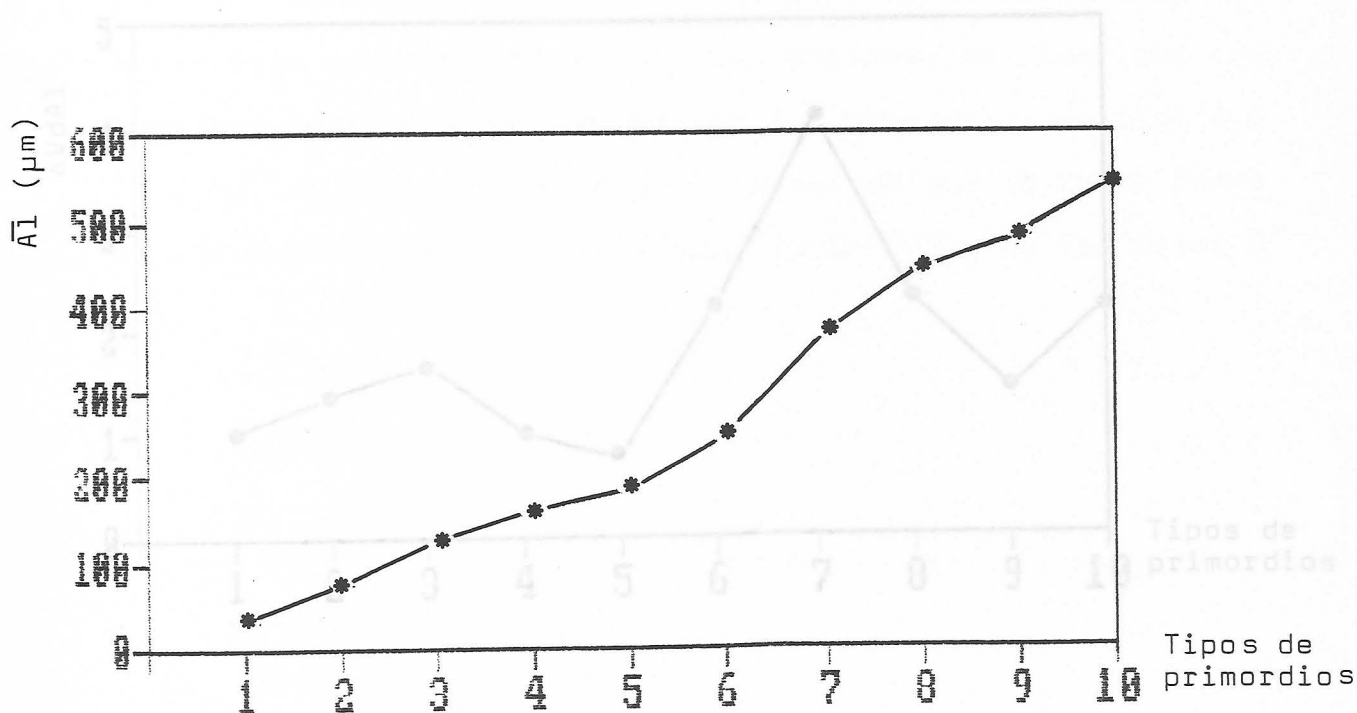
1	2	3	4	5	6
Tipo 1	35.00 ± 6.8	35.00	5.0	1.0	54
Tipo 2	77.04 ± 13.9	42.00	7.0	1.4	223
Tipo 3	129.24 ± 9.1	52.20	8.7	1.7	81
Tipo 4	159.91 ± 4.9	30.71	5.1	1.0	54
Tipo 5	182.31 ± 5.7	22.40	3.7	0.76	41
Tipo 6	248.72 ± 26.7	66.42	11.1	2.2	217
Tipo 7	370.14 ± 26.3	121.42	20.2	4.1	109
Tipo 8	438.74 ± 5.6	68.60	11.4	2.3	22
Tipo 9	480.72 ± 16.7	42.40	7.0	1.4	20
Tipo 10	545.50 ± 32.5	64.80	10.8	2.2	21

Número total de primordios: 842

Número de raíces adventicias empleadas: 168.

Ya que la curva obtenida no presenta, al igual que

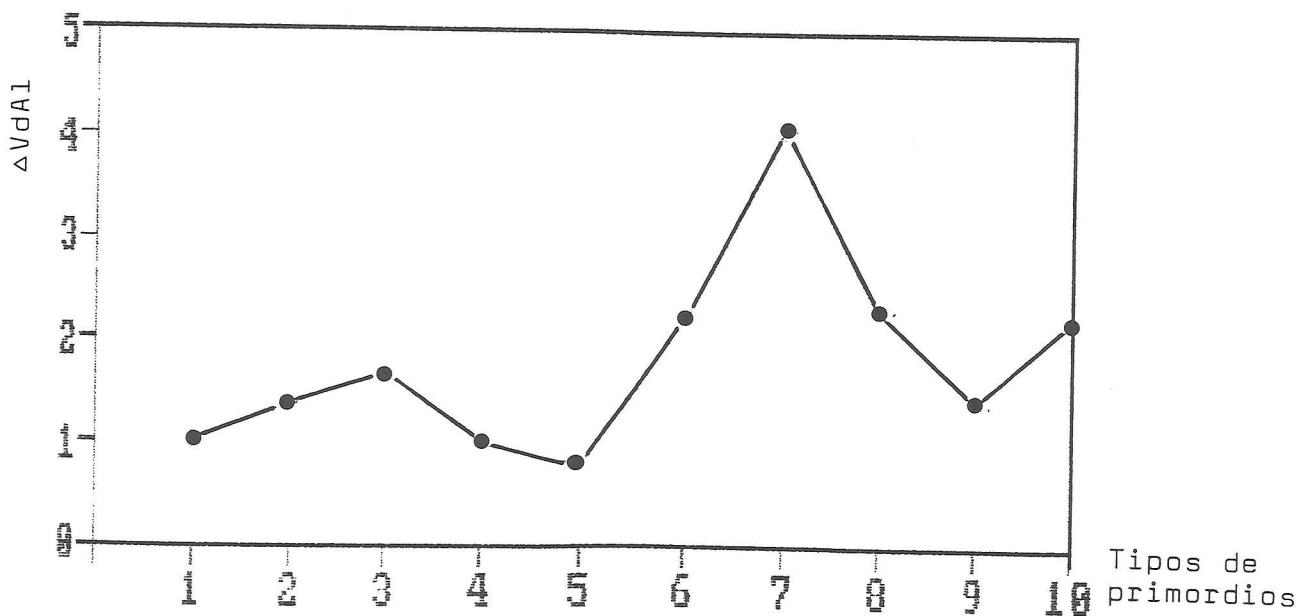
Representamos a continuación gráficamente los datos de la columna 2 de la tabla 71, que indican los valores medios de altura para cada tipo de primordios. En el eje de abscisas se representan los 10 tipos de primordios clasificados, que se corresponden con las distintas fases en el desarrollo del primordio y en el eje de ordenadas, la altura expresada en micras.



Gráfica 30. Curva que indica el incremento de la velocidad de crecimiento medio en altura, presentado por los

Gráfica 29. Representación de la altura media alcanzada en los diferentes tipos de primordios obtenidos a partir de las 10 experiencias realizadas.

Ya que la curva obtenida no presenta, al igual que vimos en los estudios aislados, un crecimiento uniforme en toda su longitud, sino que se observan zonas donde la pendiente es mayor o menor, se procedió a representar el incremento de la velocidad de crecimiento (gráfica 30).



Gráfica 30. Curva que indica el incremento de la velocidad de crecimiento medio en altura, presentado por los diferentes tipos de primordios, con relación al grupo base o primero. Como vemos se repite el tipo de curva que ya observábamos en los análisis individuales.

Los valores representados son los obtenidos en la columna 5 de la tabla 71, que indican el incremento experimentado por la velocidad de crecimiento con relación al valor obtenido por el grupo primero (tipo 1), al que hemos considerado como tipo base.

Es interesante la observación de esta curva que muestra cómo el incremento no es constante para todas las fases de desarrollo descritas, sino que hay períodos en los que el aumento de altura es pequeño (en los primordios de tipo 4 y 5, y en los de los tipos 8 y 9), mientras que en otras fases el crecimiento es bien manifiesto (primordios de los tipos 6 y 7).

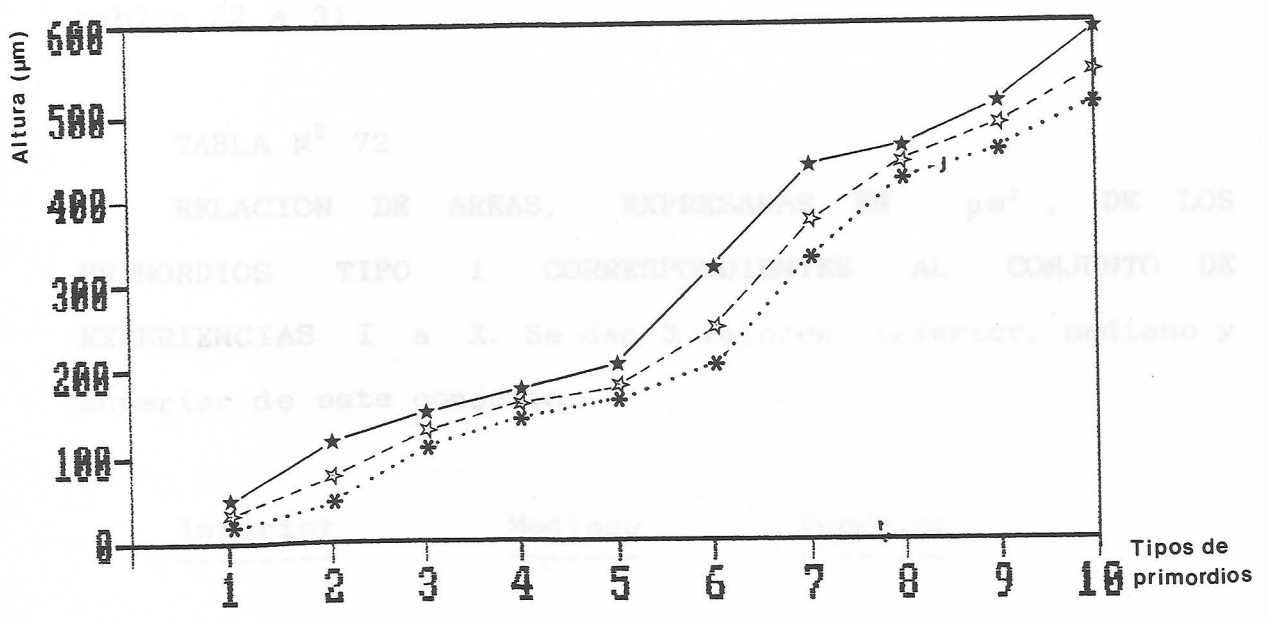
Como puede observarse (gráfica 31), el trazado de las tres líneas es suficientemente paralelo como para entender la similitud evolutiva, lo que nos lleva a suponer que sería válido utilizar tanto la altura del primordio mayor como la del primordio menor, en lugar de la altura media obtenida para ese grupo.

Por último y con relación a la altura a nivel central del primordio, se representó gráficamente (gráfica 31), en cada tipo de primordios considerados, la altura del primordio mayor obtenido, la del primordio menor y el valor medio del grupo. Esto se llevó a cabo con objeto de valorar la relación mantenida entre estos datos con objeto de poder comparar la evolución de los primordios de menor tamaño y aquella que se corresponde con los de mayor tamaño, cuyas curvas nos servirán para comprobar si hay correlación en los crecimientos cuando se fija una condición cualquiera, lo cual daría más valor a los estudios a partir de los valores medios.

Como puede observarse (gráfica 31), el trazado de las tres líneas es suficientemente paralelo como para entender la similitud evolutiva, lo que nos lleva a suponer que sería válido utilizar tanto la altura del primordio mayor como la del primordio menor, en lugar de la altura media obtenida para ese grupo.

3 (D) VALORES CORRESPONDIENTES A LAS AREAS

De forma análoga al estudio de las alturas, exponemos a continuación los valores relativos a las Areas del corte central de los distintos tipos de primordios. Los valores no expuestos en las siguientes tablas pueden extraerse de las



Gráfica 31. Curva representando las alturas de primordios que se midieron en los 10 tipos clasificados (eje de ordenadas). La línea (★—★) representa aquellos valores máximos obtenidos en cada caso; la (★.....★) indica los valores mínimos y la línea (★----★) expresa el valor medio obtenido en cada tipo de primordios.

3 (b) VALORES CORRESPONDIENTES
A LAS AREAS.

De forma análoga al estudio de las alturas, exponemos a continuación los valores relativos a las áreas del corte central de los distintos tipos de primordios. Los valores no expuestos en las siguientes tablas pueden extraerse de las tablas 22 a 31.

TABLA N^o 72

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 1 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
-----	-----	-----
1361.19	3969.65	7306.63
15471.11	20947.08	27108.08

TABLA N^o 73

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 2 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
7441.07	10901.39	13392.14

TABLA N^o 74

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 3 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
18471.11	20947.08	27108.09

TABLA N^o 75

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 4 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
27404.02	29308.71	34785.11
43358.47	57876.35	79801.16

TABLA N^o 76

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 5 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
134835.58	37287.46	42443.32
80448.32	88764.83	99670.29

TABLA N^o 77

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 6 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
43358.47	57876.35	79801.16

TABLA N^o 78

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 7 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
80448.32	86764.63	99670.29

TABLA N^o 79

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 DE LOS PRIMORDIOS TIPO 8 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
-----	-----	-----
100682.92	111489.15	118239.97

TABLA N^o 80

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 DE LOS PRIMORDIOS TIPO 9 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
-----	-----	-----
120438.81	129770.05	134950.02

TABLA N^o 81

RELACION DE AREAS, EXPRESADAS EN μm^2 , DE LOS PRIMORDIOS TIPO 10 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
135038.05	149794.61	168463.13

- columna 1: clasificación de los primordios.
- columna 2: Área media del corte central de todos los primordios pertenecientes a un mismo tipo.
- columna 3: indica los μm^2 que se creció el tipo de primordios indicado en las divisiones 12 horas.
- columna 4: muestra la variación de desarrollo para el área, en el tipo de primordios considerado con relación al grupo base o primario.
- columna 5: muestra el μm^2 y μm^3 de desarrollo para el Área en el tipo de primordios considerado, con relación al grupo base o primario.
- columna 6: muestra el μm^2 de desarrollo del tipo indicado recogido en las 12 experiencias realizadas.

La obtención de estos valores se hace por el mismo método seguido en la elaboración de todos los índices de crecimiento.

TABLA GENERAL DE CRECIMIENTO EN AREA

Exponemos a continuación la tabla general de crecimiento en área, que representa asimismo la reunión de todos los primordios de un mismo tipo obtenidos en las 10 experiencias realizadas. Los valores observados son los siguientes:

- columna 1: clasificación de los primordios.
- columna 2: área media del corte central de todos los primordios pertenecientes a un mismo tipo.
- columna 3: indica las μm^2 que ha crecido el tipo de primordios indicado en las últimas 12 horas.
- columna 4: muestra la velocidad de desarrollo para el área, en el tipo de primordios considerado con relación al grupo base o primero.
- columna 5: incremento de la velocidad de desarrollo para el área en el tipo de primordios considerado, con relación al grupo base o primero.
- columna 6: número total de primordios del tipo indicado recogidos en las 10 experiencias realizadas.

La obtención de estos valores se hace por el mismo método seguido en la elaboración de todas las tablas de crecimiento.

TABLA N^o 82

De la tabla anterior se obtienen las gráficas que muestran el crecimiento general del área en el corte, representando los valores medios (los) Los datos se encuentran en la tabla 82, columnas 2 y 5.

1	2	3	4	5	6
Tipo 1	3979 +/- 1778	3979	568	1	54
Tipo 2	11517 +/- 3864	7538	1256	2.2	223
Tipo 3	22168 +/- 2763	10651	1775	3.1	81
Tipo 4	30655 +/- 4128	7440	1240	2.1	54
Tipo 5	37633 +/- 2749	5836	973	1.7	41
Tipo 6	57175 +/- 7352	19542	3257	5.7	217
Tipo 7	92118 +/- 5882	34943	5824	10.2	109
Tipo 8	111257 +/- 5689	19139	3189	5.6	22
Tipo 9	124514 +/- 4713	13257	2209	3.8	20
Tipo 10	147899 +/- 9821	23385	3897	6.9	21

Número total de primordios: 842

Número de raíces adventicias empleadas: 168.

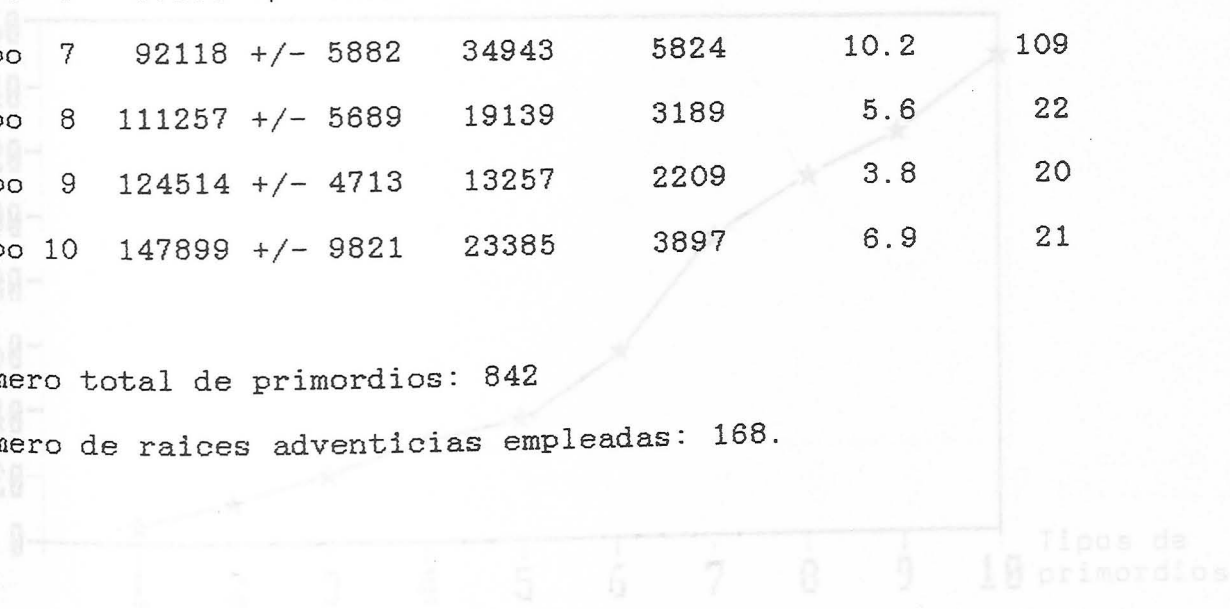
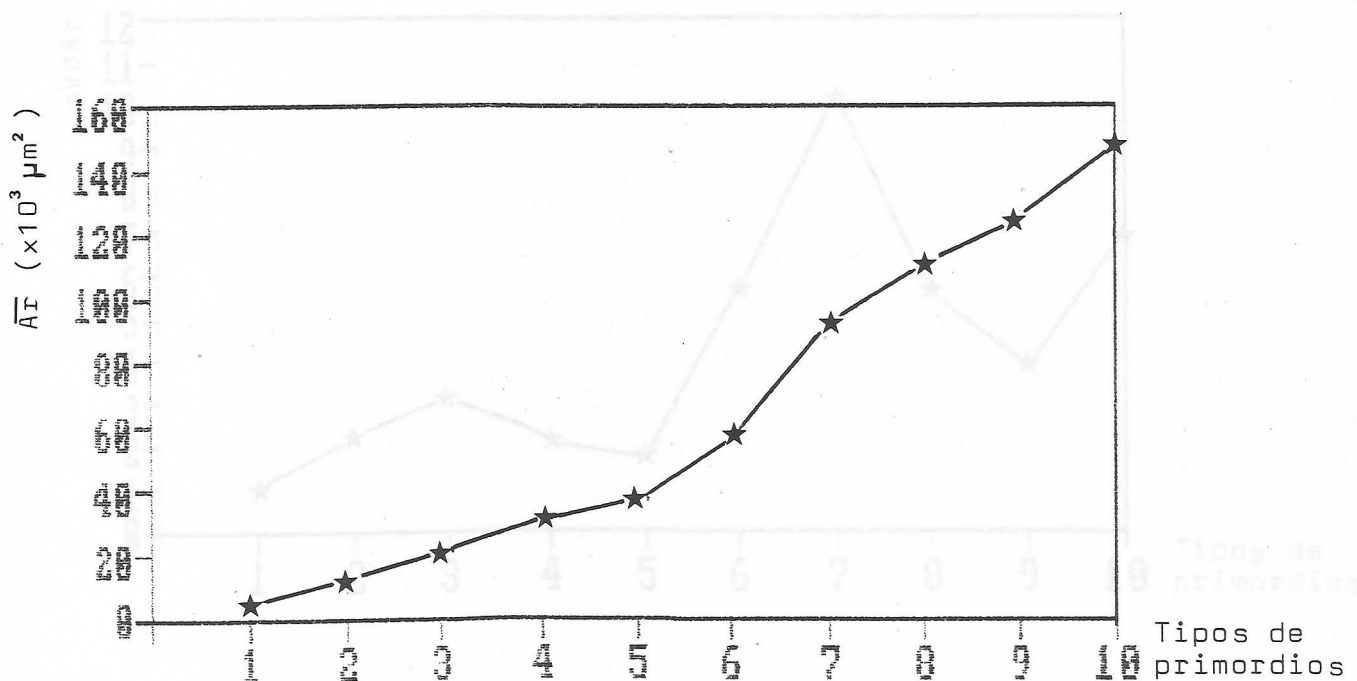


Gráfico 22. Curva que recoge el área media alcanzada en los diferentes tipos de primordios obtenidos a partir de las 10 experiencias realizadas.

A partir de la tabla anterior se obtienen las gráficas indicativas del crecimiento general del área en el corte central. Se obtienen representando los valores medios para el área hallada en cada grupo (tipo de primordios). Los datos están expuestos en la tabla 82, columnas 2 y 5.

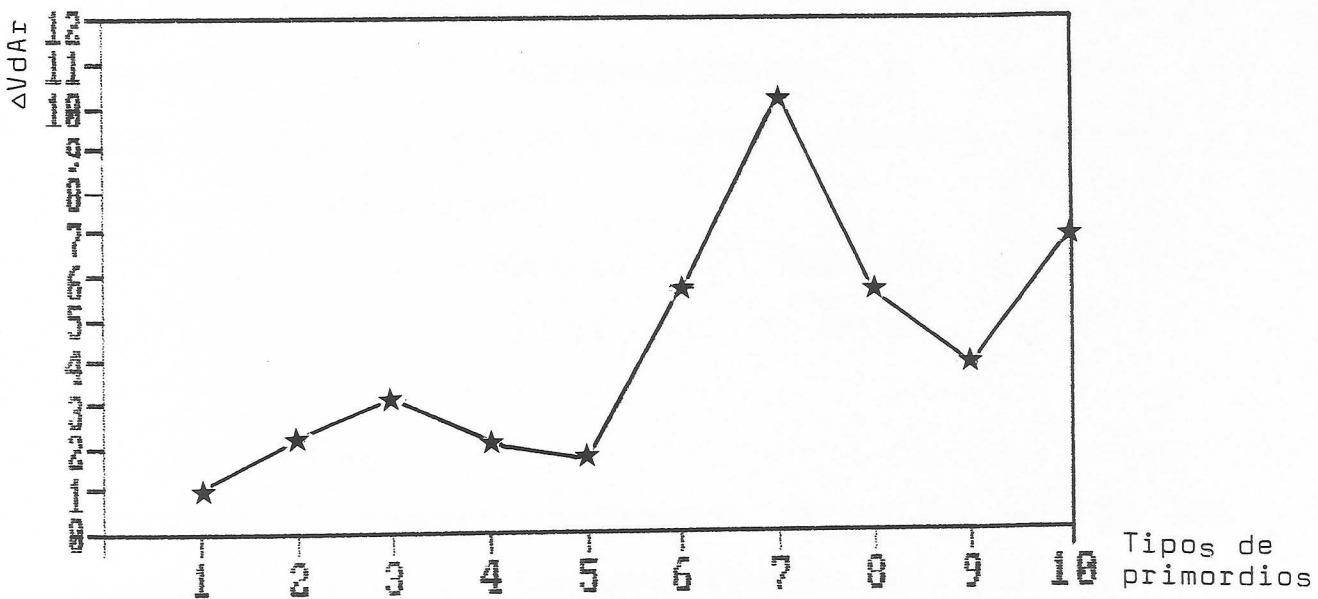
En el eje de abscisas se representan los tipos de primordios estudiados y en el eje de ordenadas, los valores del área expresados en $\times 10^3 \mu\text{m}^2$.



Gráfica 32. Curva que recoge el área media alcanzada en los diferentes tipos de primordios obtenidos a partir de las 10 experiencias realizadas.

La gráfica de incrementos (gráf. 33), nos muestra las fluctuaciones sufridas en el crecimiento del área en cada una de las fases observadas en la evolución de los primordios. Los datos correspondientes se presentan en la tabla 82, columna 5.

En el eje de abscisas se representan los tipos de primordios y en eje de ordenadas el incremento experimentado.



Gráfica 33. Curva que indica el incremento de la velocidad de crecimiento medio del área presentado por los diferentes tipos de primordios, con relación al grupo base o primero.

Puede apreciarse cómo el aumento del área del corte central es bastante importante para los primordios de tipos 6 y 7, siendo menor en los tipos 8 y 9, volviendo a incrementarse en los de tipo 10, todo lo cual vuelve a repetir el sentido general de evolución que venimos observando. realizadas. Los valores no expuestos pueden extraerse de las tablas 42 a 51.

TABLA N^o 83

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADAS EN $\times 10^3 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 1 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
1.25	4.21	17.52

TABLA N^o 84

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADAS EN $\times 10^3 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 2 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
19.25	24.44	36.30

3 (c) VALORES CORRESPONDIENTES
A LOS VOLUMENES .

Las siguientes tablas ofrecen los valores en volumen de los distintos tipos de primordios encontrados en las 10 experiencias realizadas. Los valores no expuestos pueden extraerse de las tablas 42 a 51.

TABLA N^o 83

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADAS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 1 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
-----	-----	-----
1.25	4.21	17.52

TABLA N^o 84

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADAS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 2 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X. Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
-----	-----	-----
19.25	24.44	36.30

TABLA N° 85

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 3 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior -----	Mediano -----	Superior -----
38.26	48.77	53.66

TABLA N° 86

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 4 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior -----	Mediano -----	Superior -----
Inferior ----- 120.30	Mediano ----- 150.91	Superior ----- 175.31
55.28	69.19	77.62

TABLA N° 87

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 5 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.
 Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior -----	Mediano -----	Superior -----
78.14	81.69	110.91

TABLA N° 88

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 6 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.
 Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior -----	Mediano -----	Superior -----
120.39	150.91	175.31

TABLA N^o 89

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 7 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
176.22	230.46	292.87

TABLA N^o 90

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 8 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

<u>Inferior</u>	<u>Mediano</u>	<u>Superior</u>
293.49	316.79	372.73

TABLA N° 91

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 9 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
380.66	387.22	406.55

TABLA N° 92

RELACION DE VOLUMENES, EXPRESADOS EN $\times 10^5 \mu\text{m}^3$, DE LOS PRIMORDIOS TIPO 10 CORRESPONDIENTES AL CONJUNTO DE EXPERIENCIAS I a X.

Se dan 3 valores: inferior, mediano y superior de este conjunto.

Inferior	Mediano	Superior
434.67	455.03	586.52

TABLA GENERAL DE CRECIMIENTO EN VOLUMEN

TABLA N° 93

Para los valores de la tabla general de crecimiento en volumen tenemos las siguientes columnas:

- columna 1: clasificación de los primordios.
- columna 2: volumen medio obtenido para el tipo de primordios indicado, expresado en $(\times 10^5) \mu\text{m}^3$.
- columna 3: expresa el aumento de volumen que ha experimentado el tipo de primordios indicado en las últimas 12 horas.
- columna 4: muestra la velocidad de desarrollo media para el volumen, en cada tipo de primordios en las últimas 12 horas.
- columna 5: incremento de la velocidad de desarrollo para el volumen, en el tipo de primordios considerados, con relación al grupo base o primero.
- columna 6: número total de primordios del tipo indicado recogidos en las 10 experiencias realizadas.

TABLA N^o 93

1	2	3	4	5	6
Tipo 1	7.04 +/- 4.81	7.04	1.01	1	54
Tipo 2	24.94 +/- 4.78	17.90	2.98	2.9	223
Tipo 3	47.88 +/- 4.12	22.94	3.82	3.8	81
Tipo 4	66.69 +/- 6.68	18.81	3.13	3.1	54
Tipo 5	82.65 +/- 11.13	15.96	2.66	2.6	41
Tipo 6	138.45 +/- 14.49	55.85	9.30	9.2	217
Tipo 7	234.51 +/- 24.52	96.07	16.01	15.8	109
Tipo 8	314.67 +/- 22.13	80.16	13.36	13.2	22
Tipo 9	388.21 +/- 14.62	73.53	12.25	12.1	20
Tipo 10	473.29 +/- 38.14	85.08	14.18	14.0	21

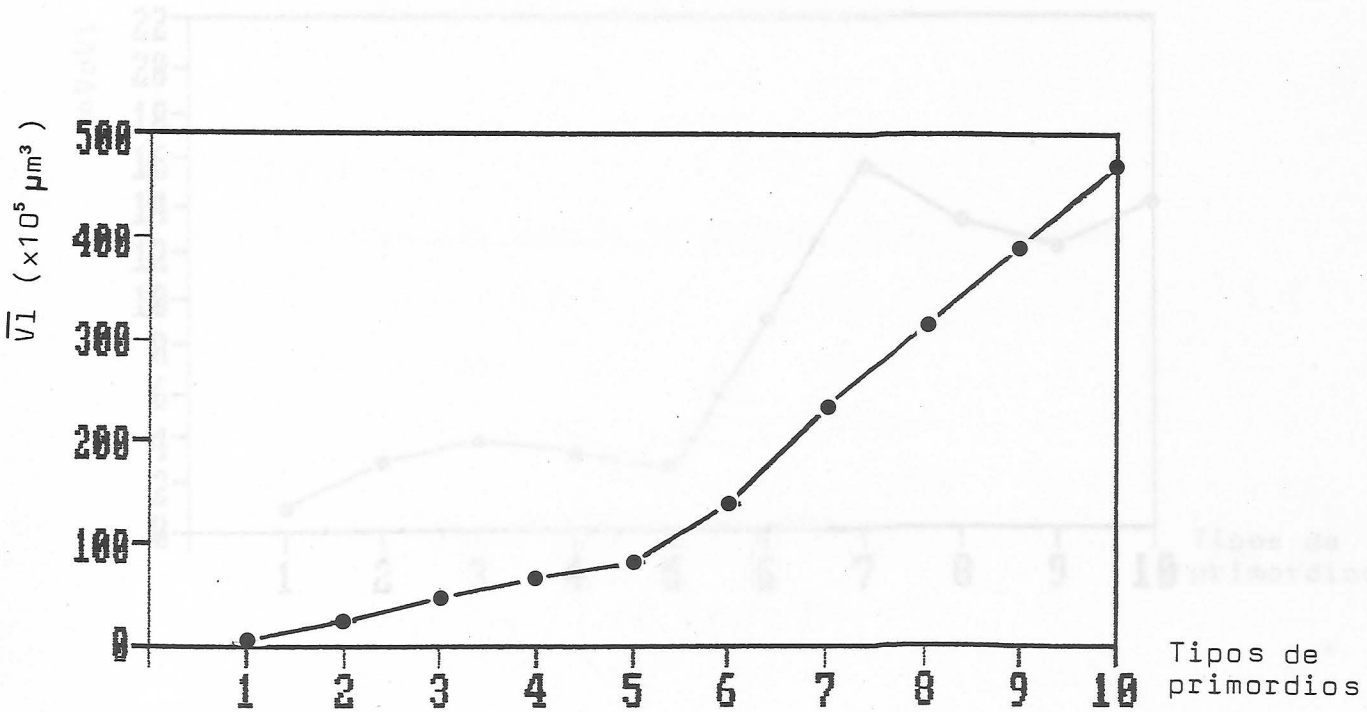
Número total de primordios: 842

Número de raíces adventicias empleadas: 168.



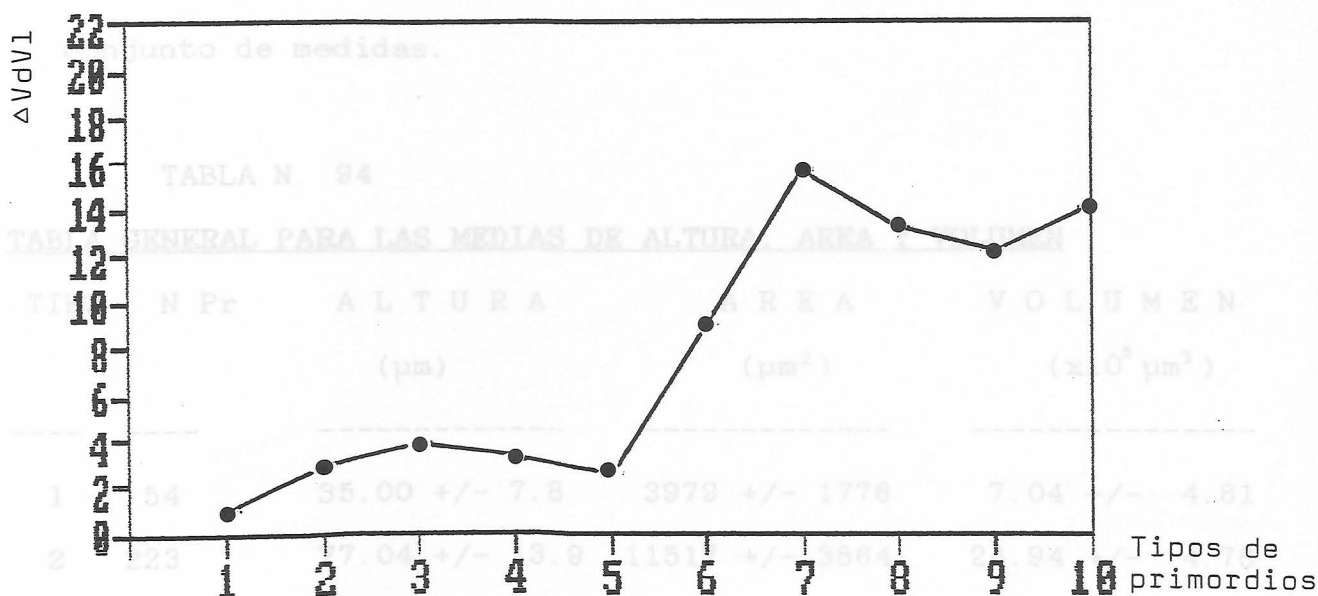
Gráfico 34. Curva que recoge el volumen medio alcanzado por los diferentes tipos de primordios obtenidos a partir de las 10 experiencias realizadas.

La gráfica general de crecimiento en volumen (gráf. 34) nos muestra la representación de esos valores medios obtenidos de todos los primordios de un mismo tipo para este parámetro y a partir de los 10 tipos de primordios clasificados, que se corresponden con las distintas fases de desarrollo. En el eje de abscisas se indican los tipos de primordios y en el de ordenadas, los valores de volumen expresados en $\times 10^5 \mu\text{m}^3$.



Gráfica 34. Curva que recoge el volumen medio alcanzado por los diferentes tipos de primordios obtenidos a partir de las 10 experiencias realizadas.

De la misma forma que en los parámetros anteriormente estudiados (altura y área), se representa a continuación la gráfica de incremento en volumen, a partir de los datos elaborados en la tabla 93 y que se presentan en la columna 5. El eje de abscisas representa el tipo de primordios estudiados y el de ordenadas, el incremento en volumen ($\Delta VdVl$).



Gráfica 35. Curva que indica el incremento de la velocidad de crecimiento medio, en volumen, presentado por los diferentes tipos de primordios con relación al grupo base o primero.

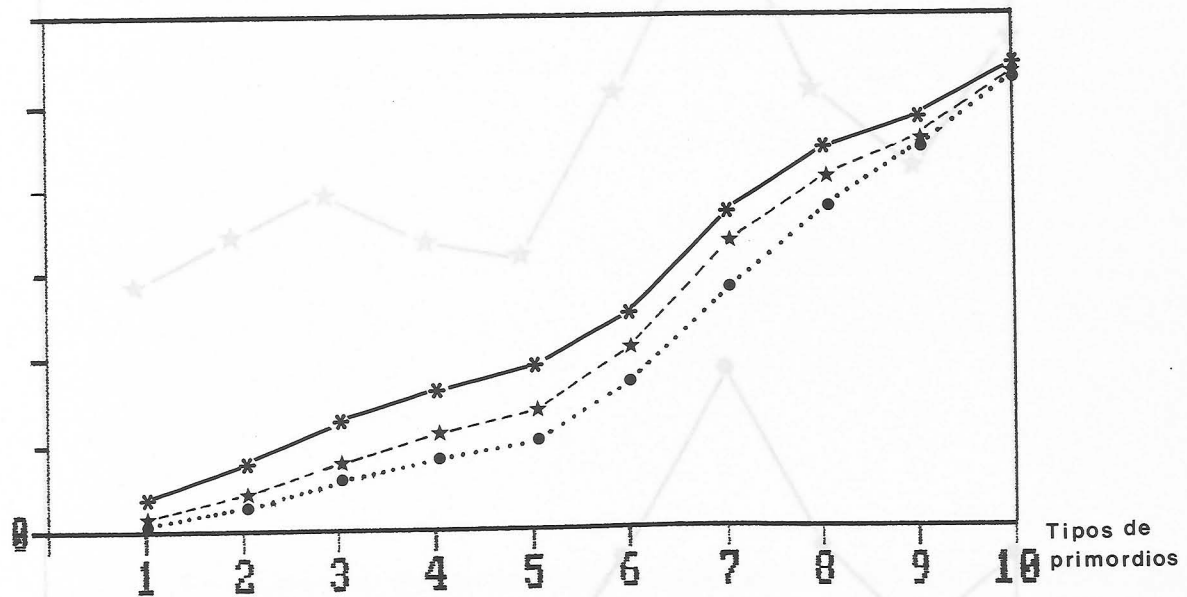
Al igual que hemos hecho en casos anteriores, concluimos estos estudios realizando las gráficas del conjunto de los tres valores analizados tanto para sus alturas, áreas y volúmenes de todos los primordios de cada tipo, se ha querido en la siguiente tabla, hacer un resumen de los valores obtenidos anteriormente de forma que, para cada tipo de primordios clasificados, se indica el número total de primordios correspondientes a ese grado de desarrollo, así como los valores medios hallados para cada conjunto de medidas.

TABLA N 94

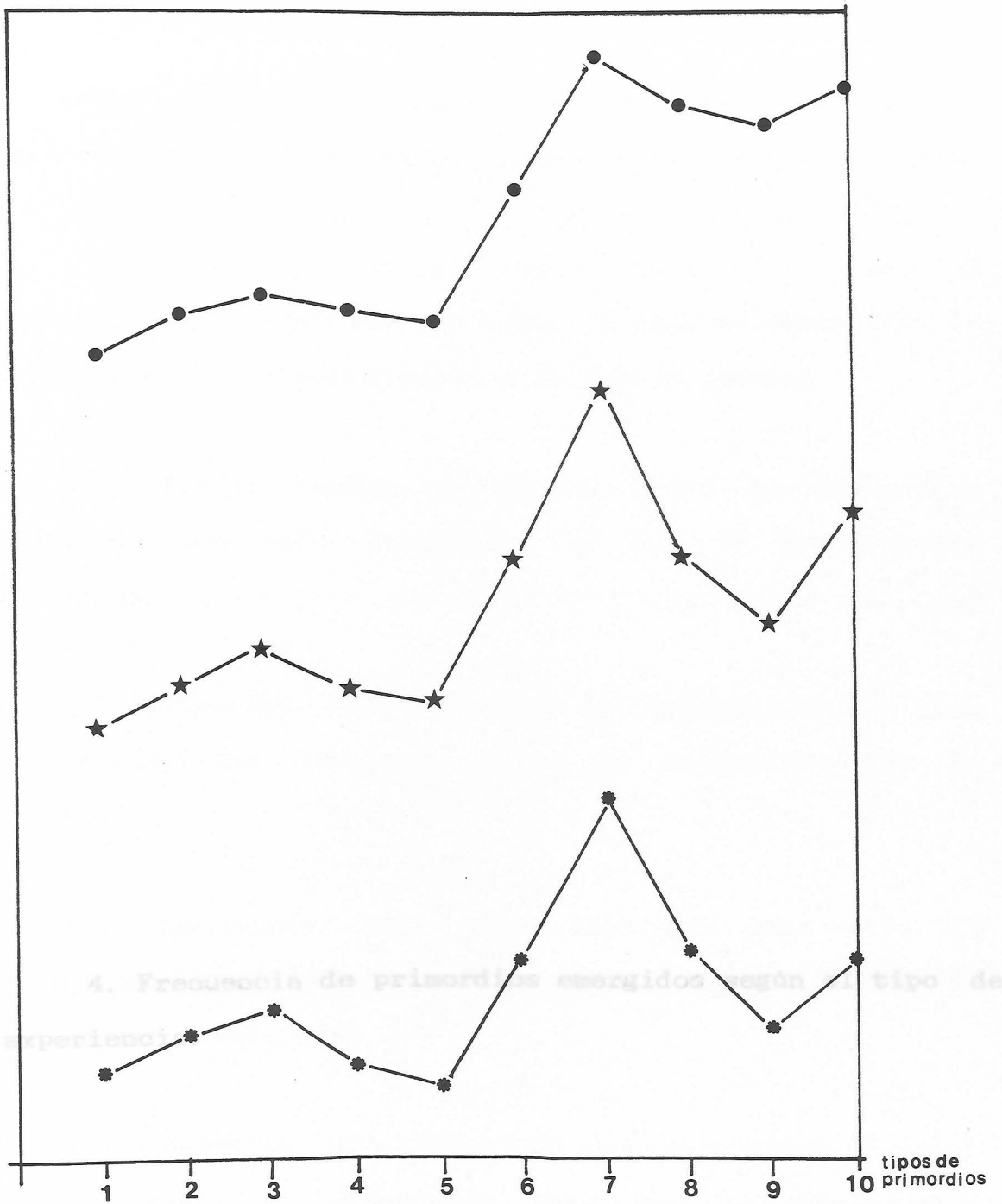
TABLA GENERAL PARA LAS MEDIAS DE ALTURA, AREA Y VOLUMEN

TIPO	N Pr	AL T U R A (μm)	A R E A (μm^2)	V O L U M E N ($\times 10^5 \mu\text{m}^3$)
1	54	35.00 +/- 7.8	3979 +/- 1778	7.04 +/- 4.81
2	223	77.04 +/- 13.9	11517 +/- 3864	24.94 +/- 4.78
3	81	129.24 +/- 9.1	22168 +/- 2773	47.88 +/- 4.12
4	54	159.91 +/- 4.9	30655 +/- 4128	66.69 +/- 6.68
5	41	182.31 +/- 5.7	37633 +/- 2749	82.67 +/- 11.13
6	217	248.72 +/- 26.7	57175 +/- 7352	138.45 +/- 14.49
7	109	370.14 +/- 26.3	92118 +/- 5882	234.51 +/- 24.52
8	22	438.74 +/- 5.6	111257 +/- 5689	314.67 +/- 22.13
9	20	480.72 +/- 16.7	123014 +/- 4713	388.21 +/- 14.62
10	21	545.50 +/- 32.5	147899 +/- 9821	473.29 +/- 38.14

Al igual que hemos hecho en casos anteriores, concluimos estos estudios realizando las gráficas del conjunto de los tres valores analizados tanto para sus valores absolutos (gráfica 36) como para sus incrementos de crecimiento (gráfica 37).



Gráfica 36. Representación conjunta de las curvas de crecimiento medio en altura, área y volumen. La línea (*—*) indica la media de alturas obtenidas en los 10 tipos de primordios clasificados. La línea (*----*) señala la media de las áreas y, por último, la línea (•.....•) expresa la media de los volúmenes.



Gráfica 37. Representación conjunta de las curvas de incremento medio en altura (*—*), área (★—★) y volumen (●—●).

Sobre el número de primordios obtenidos en las experiencias realizadas se hicieron los siguientes análisis:

4.1 Estudio sobre el número total de primordios obtenidos y su distribución según la edad de desarrollo de la raíz madre y la experiencia a la que pertenecen.

4.2 Estudio sobre el número medio de primordios obtenidos por raíz adventicia en las 10 experiencias realizadas.

4.3 Obtención del porcentaje que representan, en cada experiencia, los distintos tipos de primordios que la integran.

4.4 Obtención del porcentaje que cada tipo de primordios

4. Frecuencia de primordios emergidos según el tipo de experiencia.

4.5 Obtención del porcentaje que representan el total de los primordios obtenidos, para cada tipo catalogado y experiencia realizada.

Sobre el número de primordios obtenidos en las experiencias realizadas se hicieron los siguientes análisis:

realizadas (E- I a E- X), distribuidos según su momento de

4.1 Estudio sobre el número total de primordios obtenidos y su distribución según la edad de desarrollo de la raíz madre y la experiencia a la que pertenecen.

TPO, EXP = Tiempo de incubación en cada experiencia de

4.2 Estudio sobre el número medio de primordios obtenidos por raíz adventicia en las 10 experiencias realizadas. = Número de adventicias empleadas en cada

experiencia.

4.3 Obtención del porcentaje que representan, en cada experiencia, los distintos tipos de primordios que la integran. $\sum PR$ = Suma total de los primordios emergidos

en el mismo intervalo de tiempo.

4.4 Obtención del porcentaje que cada tipo de primordios representa en el conjunto total de las 10 experiencias realizadas.

El número total de adventicias empleadas fue de 100.

4.5 Obtención del porcentaje que representan el total de los primordios obtenidos, para cada tipo catalogado y experiencia realizada.

4.1 Se realizó un cuadro general (Cu. 1), indicando el número de primordios obtenidos en las 10 experiencias realizadas (E- I a E- X), distribuidos según su momento de iniciación en la raíz adventicia (*).

EXP = Experiencias realizadas.

TPO. EXP.= Tiempo de incubación en cada experiencia de sus raíces adventicias después de la decapitación, expresado en horas.

Nº Ad = Número de adventicias empleadas en cada experiencia.

TOTAL PR.EXP. = Número total de primordios obtenidos en cada experiencia.

TOTAL Nº PR = Suma total de los primordios emergidos en el mismo intervalo de tiempo.

(*) horas: Momento o período de iniciación de los primordios según la edad de la raíz adventicia.

El número total de adventicias empleadas fue de 168.

El número total de primordios obtenidos entre todas las experiencias fue de 842.

EXP	TPO EXP	Nº Ad	horas(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	(*)	TOTAL PR.EXP.
			0-12	12-24	24-36	36-48	48-60	60-72	72-84	84-96	96-108	108-120			
I	12	25	A → 16	16
II	24	11	B → 29	4	33
III	36	16	C → 7	68	13	88
IV	48	16	D → 11	22	54	7	94
V	60	9	E → 2	7	18	27	2	56
VI	72	9	F → 18	5	5	12	22	1	63
VII	84	18	G → 6	49	18	14	9	16	5	117
VIII	96	16	H → 5	9	51	10	7	7	5	1	95
IX	108	16	I → 11	5	31	40	4	3	2	1	2	99
X	120	32	J → 21	9	12	63	59	2	7	4	1	3	181
TOTAL	Nº PR	168	126	178	202	173	103	29	19	6	3	3	842
	Columnas		a	b	c	d	e	f	g	h	i	j			

Cuadro 1. Cuadro general representando el número de primordios obtenidos en las diez experiencias realizadas distribuidos según el momento de iniciación en la raíz adventicia. (*) Período de las raíces adventicias, expresado en horas, (transcurridos 5 días de su decapitación) en el que han emergido los primordios cuyo número se indica en su columna situada inferiormente. Entiéndase que son más viejos aquellos primordios emergidos en las horas inferiores (períodos más bajos).

Las diagonales señaladas por las siguientes letras indican:

- A: primordios pertenecientes al tipo 1.
- B: primordios pertenecientes al tipo 2.
- C: primordios pertenecientes al tipo 3.
- D: primordios pertenecientes al tipo 4.
- E: primordios pertenecientes al tipo 5.
- F: primordios pertenecientes al tipo 6.
- G: primordios pertenecientes al tipo 7.
- H: primordios pertenecientes al tipo 8.
- I: primordios pertenecientes al tipo 9.
- J: primordios pertenecientes al tipo 10.

En la base de cada columna se señalan con letras minúsculas el momento de iniciación de los primordios con relación a la edad de la raíz adventicia a que pertenecen:

a: primordios emergidos en las primeras 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

b: primordios emergidos en las segundas 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

c: primordios emergidos en las terceras 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

d: primordios emergidos en las cuartas 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

e: primordios emergidos en las quintas 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

f: primordios emergidos en las sextas 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

g: primordios emergidos en las séptimas 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

h: primordios emergidos en las octavas 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

i: primordios emergidos en las novenas 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

j: primordios emergidos en las décimas 12 horas de incubación de la raíz adventicia después de la decapitación

Al observar los valores siguiendo una línea diagonal podremos apreciar aquellos números de primordios que son de un mismo tipo o edad. En el cuadro se señalan de forma conectada por trazos las diagonales que contienen el mayor número de primordios dentro de cada tipo. Vemos que estos valores se corresponden con los de tipo 2 (aproximadamente 24 horas de desarrollo) y los de tipo 6 (unas 72 horas de desarrollo).

4.2 Número medio de primordios por cada adventicia para los diferentes tipos catalogados.

El siguiente cuadro (Cu. 2) se realiza dividiendo el número de primordios obtenido de cada tipo (1, 2, 3...10) por el número de adventicias empleadas.

EXP = Experiencias realizadas

(*) = Momento o período de iniciación de los primordios según la edad de la raíz adventicia.

Σ total = Sumatoria de los distintos tipos de primordios por adventicia que constituyen cada experiencia.

Las diagonales y columnas de este cuadro se señalan de la misma forma que en el cuadro anterior (Cu. 1).

En el cuadro se señala de forma conectada por trazos las diagonales correspondientes a los tipos que contienen el mayor número de primordios por adventicia y que vuelven a coincidir con los de tipo 2 (aproximadamente 24 horas de desarrollo) y los de tipo 6 (unas 72 horas de desarrollo).

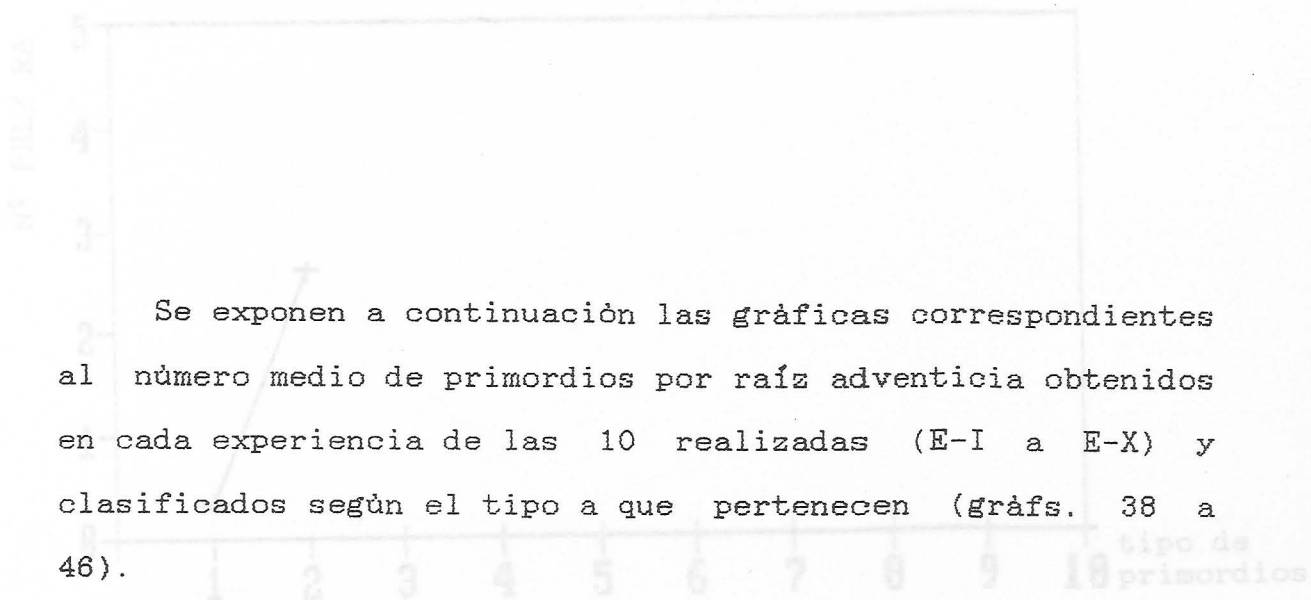
EXP	(*) 0-12	(*) 12-24	(*) 24-36	(*) 36-48	(*) 48-60	(*) 60-72	(*) 72-84	(*) 84-96	(*) 96-108	(*) 108-120	≠TOTAL
I 12h	A → 0.64 ₁	0.64
II 24h	B → 2.60 ₂	0.35 ₁	2.95
III 36h	C → 0.43 ₃	4.25 ₂	0.81 ₁	5.49
IV 48h	D → 0.69 ₄	1.38 ₃	3.37 ₂	0.43 ₁	5.87
V 60h	E → 0.22 ₅	0.78 ₄	2.00 ₃	3.00 ₂	0.22 ₁	6.22
VI 72h	F → 2.00 ₆	0.50 ₅	0.50 ₄	1.33 ₃	2.44 ₂	0.11 ₁	6.87
VII 84h	G → 0.33 ₇	2.70 ₆	1.00 ₅	0.78 ₄	0.50 ₃	0.89 ₂	0.28 ₁	6.48
VIII 96h	H → 0.31 ₈	0.56 ₇	3.18 ₆	0.62 ₅	0.43 ₄	0.43 ₃	0.31 ₂	0.06 ₁	5.90
IX 108h	I → 0.68 ₉	0.37 ₈	1.93 ₇	2.50 ₆	0.25 ₅	0.19 ₄	0.12 ₃	0.06 ₂	0.12 ₁	6.22
X 120h	J → 0.66 ₁₀	0.28 ₉	0.38 ₈	1.96 ₇	1.85 ₆	0.06 ₅	0.22 ₄	0.12 ₃	0.03 ₂	0.09 ₁ ..	5.64
Columnas	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j	

Cuadro 2. Cuadro general indicando el número medio de primordios por raíz adventicia para los diferentes tipos catalogados y experiencias realizadas.

(*) = horas despues de la decapitación de la raíz adventicia.

1,2,3,410 = tipo de primordios al que pertenecen.

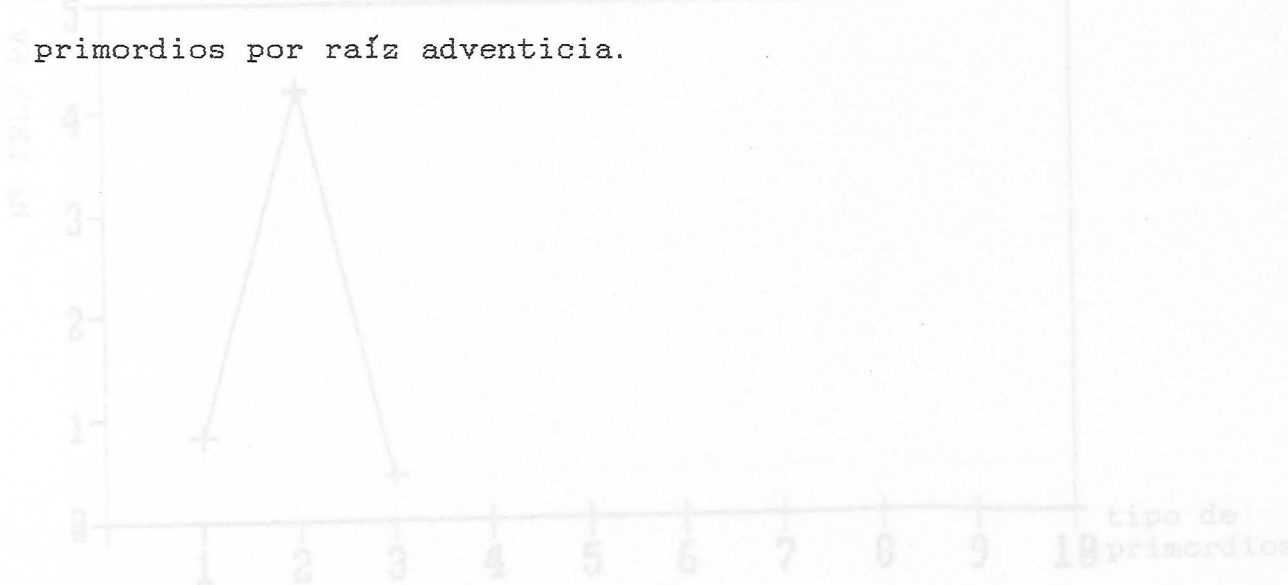
EXPERIENCIA II



Se exponen a continuación las gráficas correspondientes al número medio de primordios por raíz adventicia obtenidos en cada experiencia de las 10 realizadas (E-I a E-X) y clasificados según el tipo a que pertenecen (gráfs. 38 a 46).

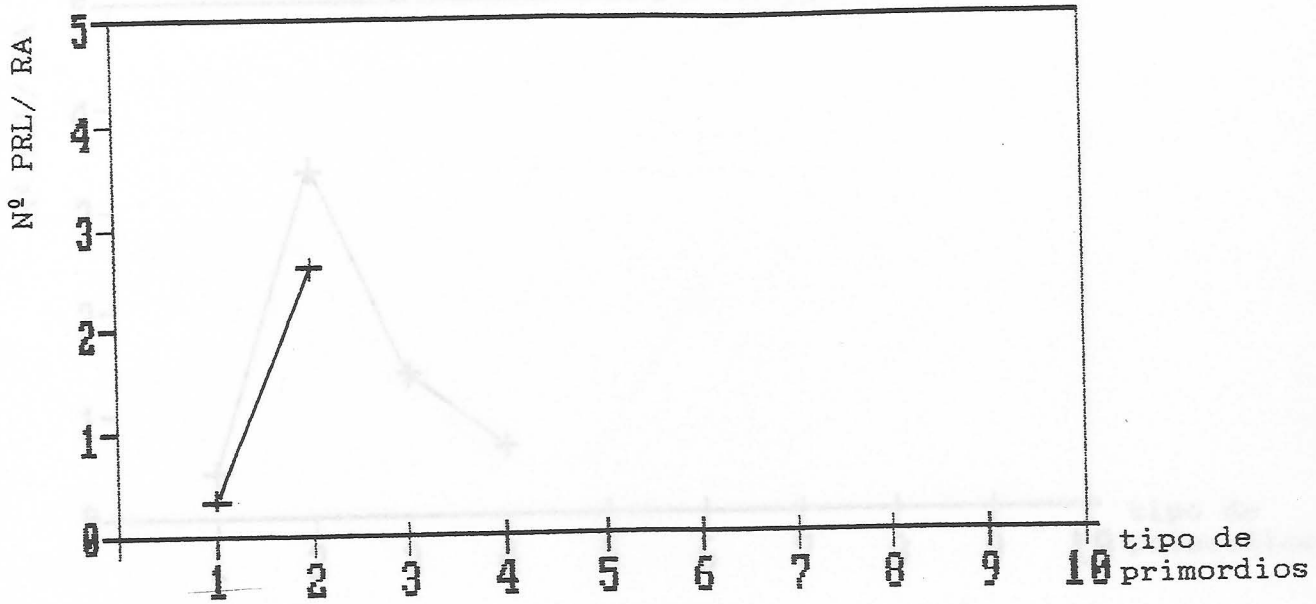
Gráfica 38.

En el eje de abscisas se representan los tipos de primordios y en el de ordenadas el número medio de primordios por raíz adventicia.



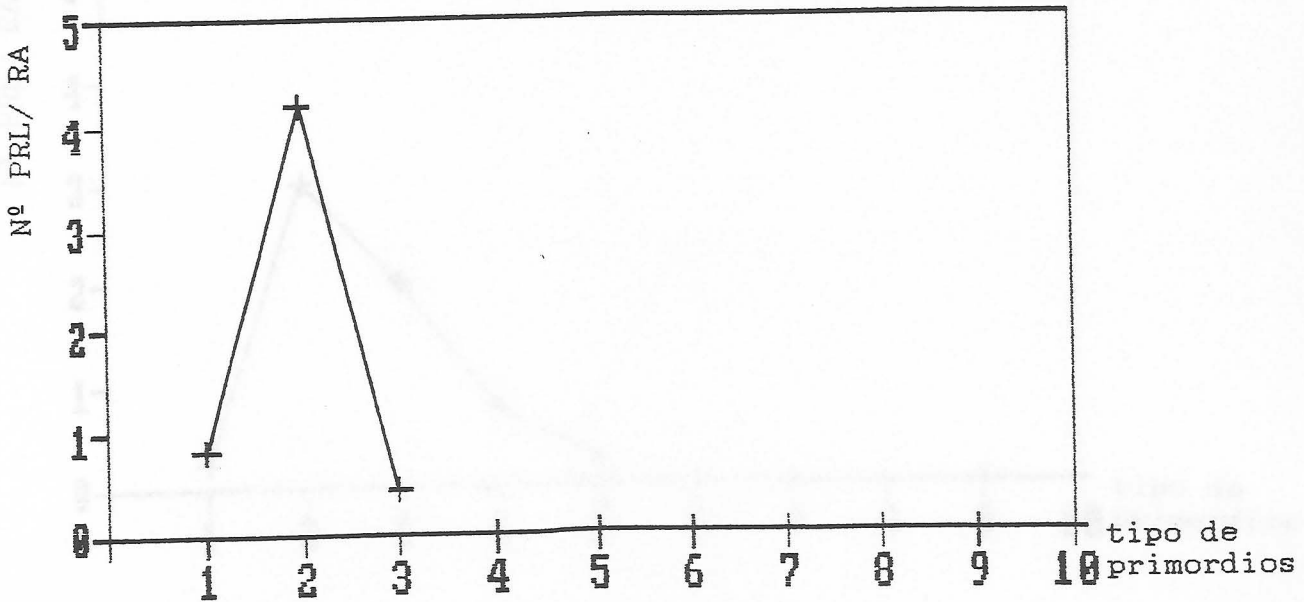
Gráfica 39.

EXPERIENCIA II



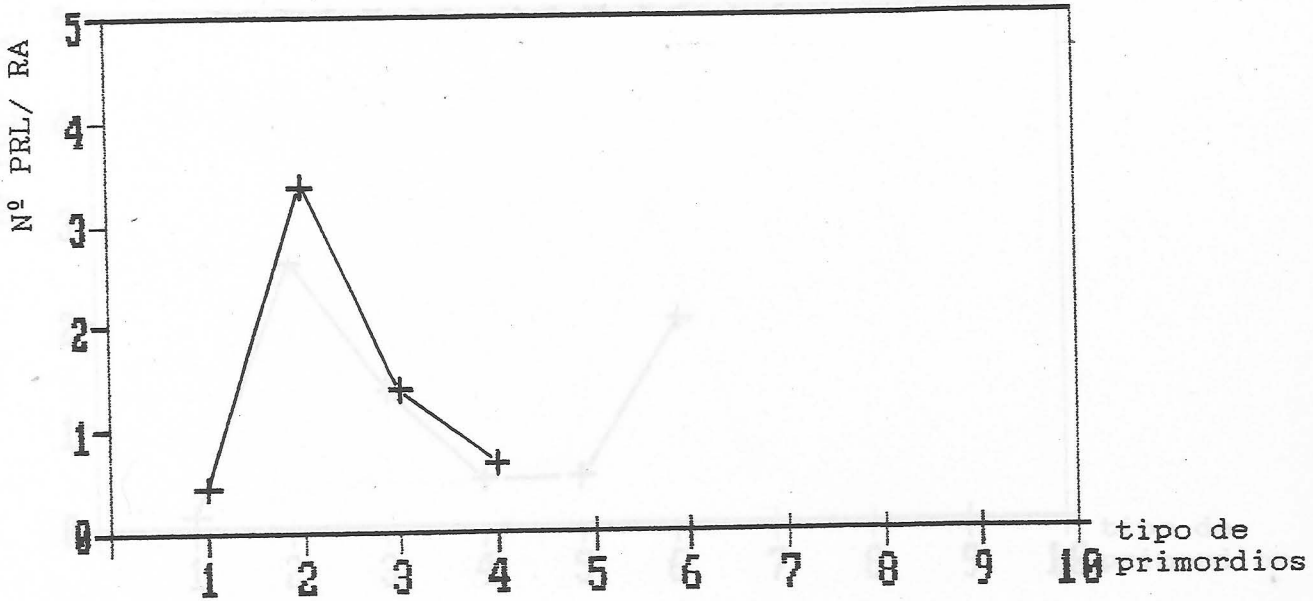
Gráfica 38.

EXPERIENCIA III



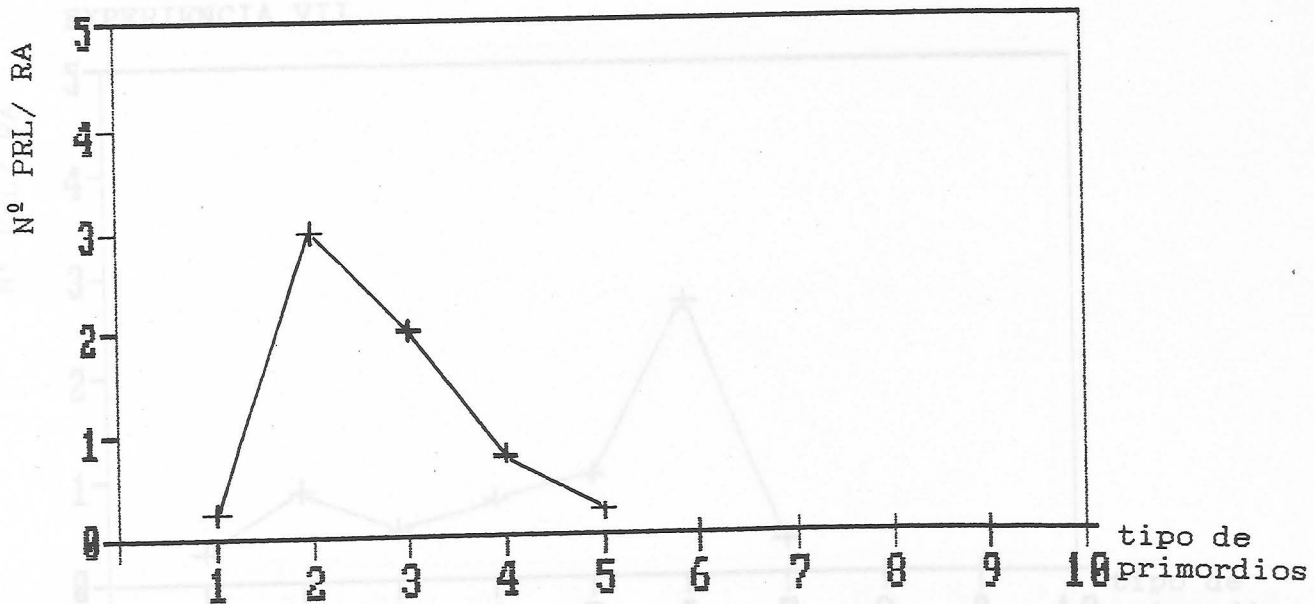
Gráfica 39.

EXPERIENCIA IV



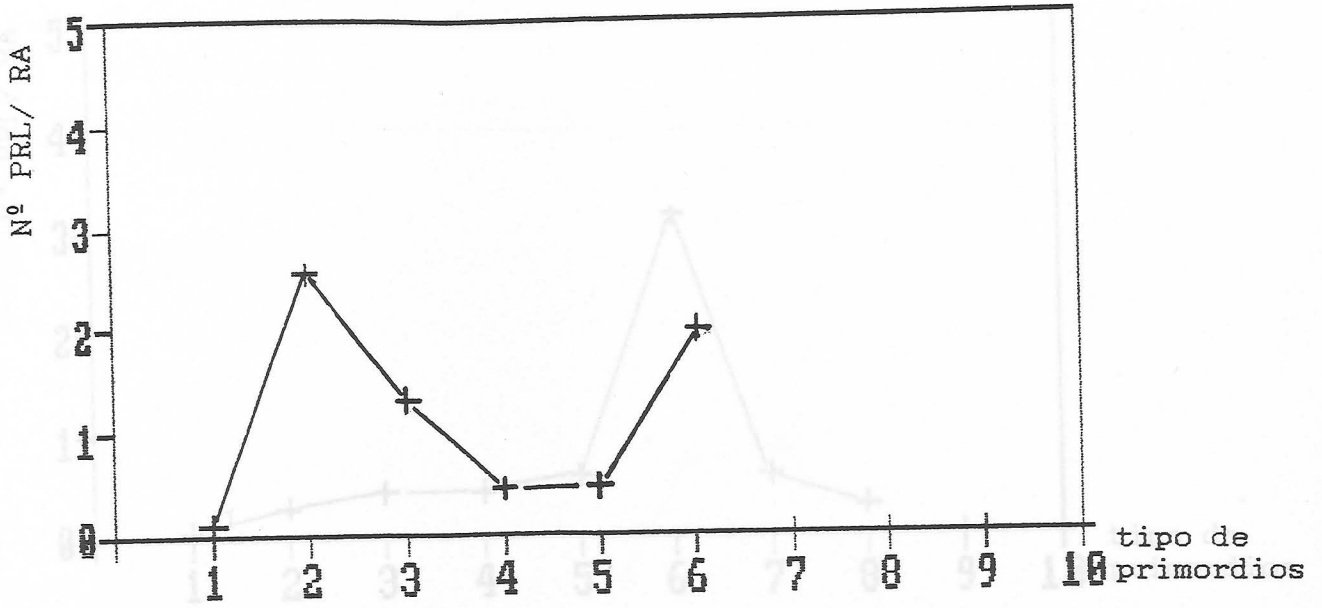
Gráfica 40.

EXPERIENCIA V



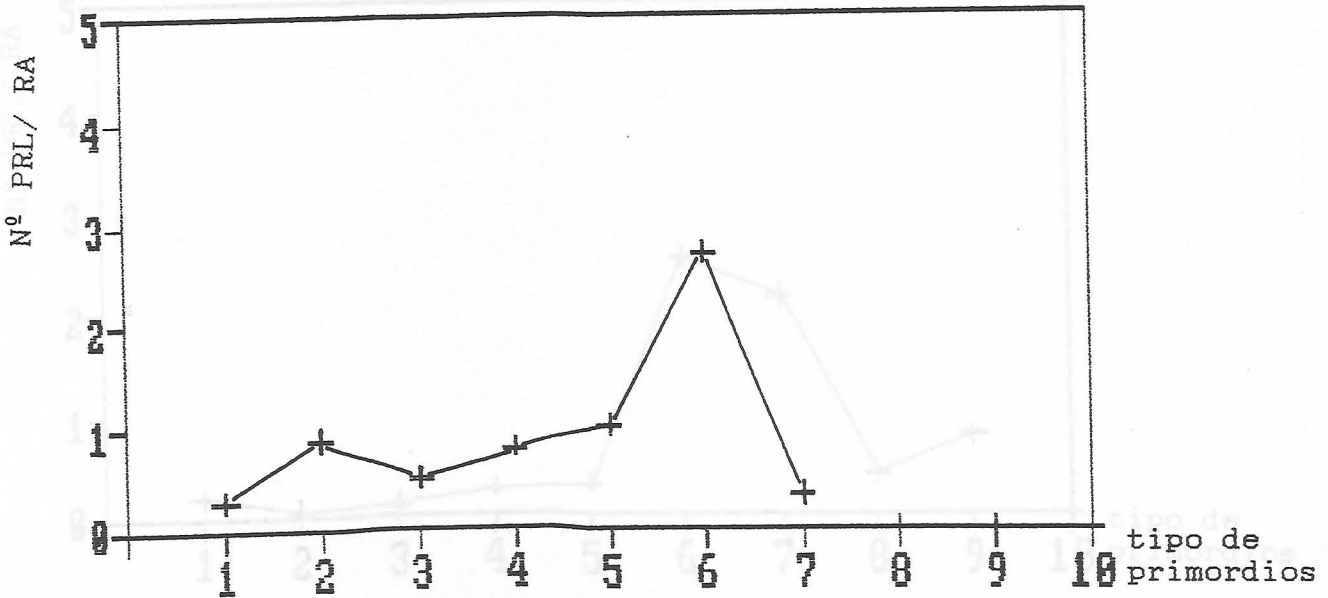
Gráfica 41.

EXPERIENCIA VI



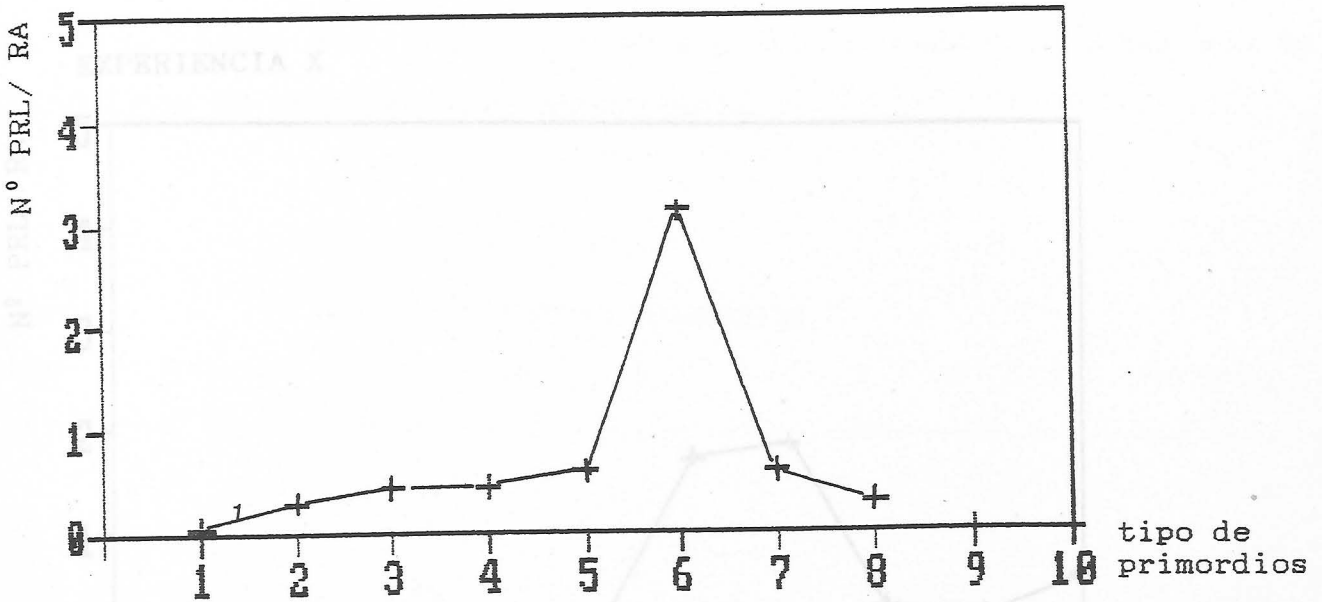
Gráfica 42.

EXPERIENCIA VII



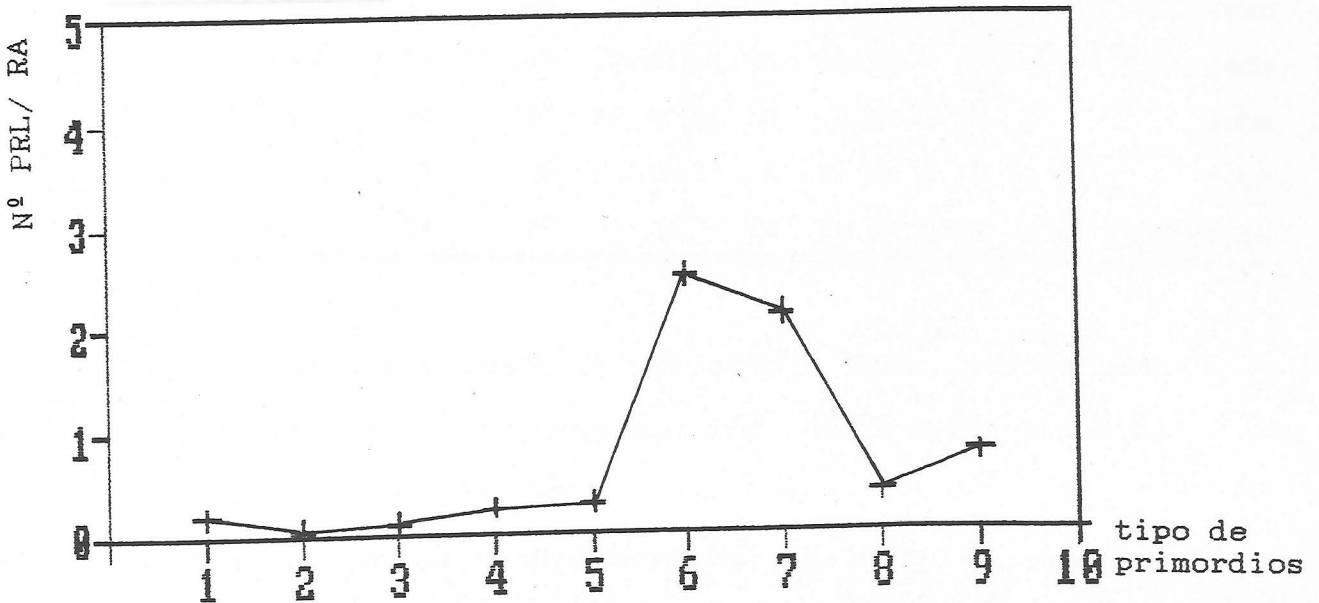
Gráfica 43.

EXPERIENCIA VIII



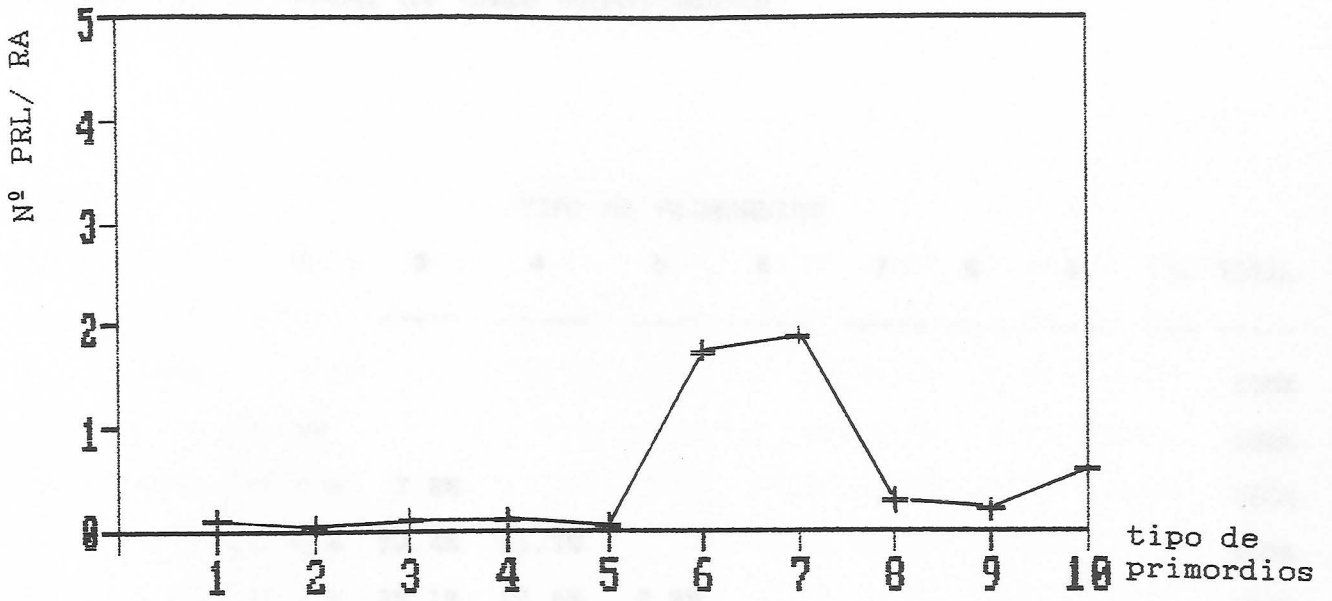
Gráfica 44.

EXPERIENCIA IX



Gráfica 45.

EXPERIENCIA X



Gráfica 46.

4.3. Porcentaje del número de primordios de cada tipo obtenidos en relación con el total de cada experiencia

Grupo	TIPO DE PRIMORDIOS										TOTAL	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
I	100%											100%
II	12.2%	87.8%										100%
III	14.8%	77.3%	7.9%									100%
IV	7.5%	57.4%	23.4%	11.7%								100%
V	3.6%	48.2%	32.1%	12.5%	3.6%							100%
VI	1.6%	34.9%	19.1%	7.9%	7.9%	28.6%						100%
VII	4.3%	13.7%	7.7%	11.9%	15.4%	41.9%	5.1%					100%
VIII	1.1%	5.2%	7.4%	7.4%	10.5%	53.7%	9.5%	5.2%				100%
IX	2.0%	1.0%	2.0%	3.0%	4.0%	40.5%	31.3%	5.1%	11.1%			100%
X	1.7%	0.6%	2.2%	3.9%	1.1%	32.6%	34.8%	6.6%	4.9%	11.6%		100%

Cuadro 3. Cuadro mostrando el porcentaje que representa, en cada grupo de experiencia, los diferentes tipos de primordios que la constituyen.

Al igual que en el cuadro anterior (y como es lógico) el mayor porcentaje de primordios corresponden en las experiencias II a VI al tipo 2 y en las experiencias VII a X a los pertenecientes al tipo 6.

4.4. Porcentaje del número de primordios en relación con el total de cada tipo.

El total de primordios obtenidos entre todas las experiencias.

EXP:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	TOTAL
TIPOS PRL											
1	29.6%	7.4%	24.1%	13.0%	3.7%	1.8%	9.3%	1.8%	3.7%	5.6%	100%
2		13.0%	30.5%	24.2%	12.1%	9.8%	7.2%	2.2%	0.5%	0.5%	100%
3		1.9%	8.6%	27.2%	22.2%	14.9%	11.1%	8.6%	2.5%	4.9%	100%
4	I	0.47%	3.43%	20.4%	12.9%	9.3%	25.9%	12.9%	5.7%	12.9%	100%
5	II	1.54%	6.17%	0.83%	4.9%	12.2%	43.9%	24.4%	9.7%	4.9%	100%
6	V	0.83%	6.41%	2.61%	1.31%	8.3%	22.6%	23.5%	18.4%	27.2%	100%
7		0.24%	3.25%	2.14%	0.83%	0.83%	5.5%	8.2%	28.4%	57.9%	100%
8	I	0.11%	2.61%	1.42%	0.59%	0.59%	2.14%	22.7%	22.7%	54.5%	100%
9	II	0.83%	1.9%	1.07%	1.72%	2.14%	5.81%	0.71%	55.0%	45.0%	100%
10	III	0.11%	0.59%	0.83%	0.83%	1.18%	6.05%	1.07%	0.59%	100%	100%
IX		0.24%	0.11%	0.24%	0.36%	0.47%	4.75%	3.68%	0.59%	1.31%	
X		0.36%	0.11%	0.47%	0.83%	0.23%	7.01%	7.46%	1.42%	1.07%	2.49%
TOTAL		6.4%	26.5%	9.6%	6.5%	4.8%	23.8%	12.9%	2.8%	2.4%	2.5% = 100%

Cuadro 4. Cuadro mostrando el porcentaje que representa cada tipo de primordios para cada una de las 10 experiencias realizadas.

Cuadro 5. Muestra los porcentajes que representan el total de los primordios obtenidos, para cada tipo de primordios catalogado y experiencia realizada. Se observa que los mayores porcentajes se dan de nuevo en el grupo 2 y 5.

4.5. Porcentaje del número de primordios en relación con el total de primordios obtenidos entre todas las experiencias.

total de primordios obtenidos (100%). Igualmente, estos valores se representaron mediante un diagrama de sectores (diagrama 1).

Grupo EXP.	TIPO DE PRIMORDIOS									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
---	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----
I	1.9 %									
II	0.47%	3.43%								
III	1.54%	8.17%	0.83%							
IV	0.83%	6.41%	2.61%	1.31%						
V	0.24%	3.25%	2.14%	0.83%	0.23%					
VI	0.11%	2.61%	1.42%	0.59%	0.59%	2.14%				
VII	0.59%	1.9 %	1.07%	1.72%	2.14%	5.81%	0.71%			
VIII	0.11%	0.59%	0.83%	0.83%	1.18%	6.05%	1.07%	0.59%		
IX	0.24%	0.11%	0.24%	0.36%	0.47%	4.75%	3.68%	0.59%	1.31%	
X	0.36%	0.11%	0.47%	0.83%	0.23%	7.01%	7.48%	1.42%	1.07%	2.49%
TOTAL	6.4%	26.5%	9.6%	6.5%	4.8%	25.8%	12.9%	2.6%	2.4%	2.5% = 100%

Cuadro 5. Muestra los porcentajes que representan el total de los primordios obtenidos, para cada tipo de primordios catalogado y experiencia realizada. Se observa que los mayores porcentajes se dan de nuevo en el grupo 2 y 6.

La línea TOTAL presenta los porcentajes correspondientes a cada tipo de primordio, en relación con el número total de primordios obtenidos (100%). Igualmente, estos valores se representaron mediante un diagrama de sectores (diagram. 1).

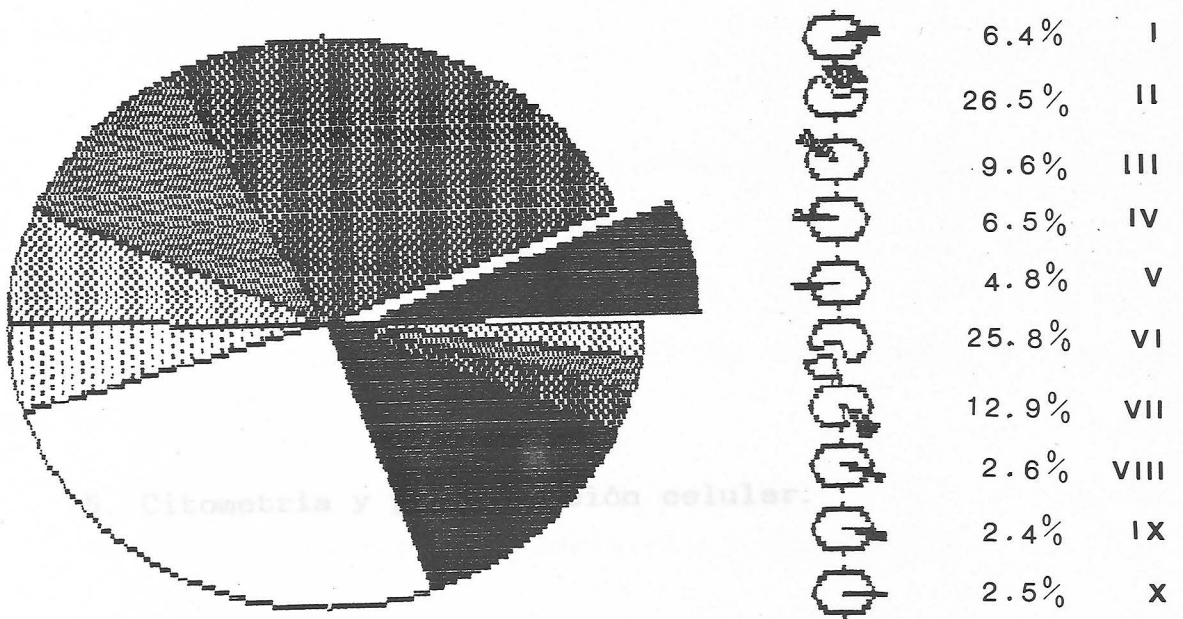


Diagrama 1.

5.1 Tasaño de las células.

Con el fin de entender mejor los procesos que en la dinámica constitutiva del primordio están ocurriendo en cada momento, resulta de interés conocer cuales van siendo los tamaños celulares a lo largo de las etapas o momentos de desarrollo estudiados.

El conjunto de medidas realizado ha contado con los siguientes apartados:

a) Medidas de diámetros celulares en dirección periclinal y anticlinal.

b) Cálculo de áreas en las células analizadas y valores medios por zonas.

5. Citometria y proliferación celular.

c) Medidas en corteza, periciclo y endodermis.

d) Número de células de las filas centrales en cada tipo de experiencia.

5.1 Tamaño de las células.

Con el fin de entender mejor los procesos que en la dinámica constitutiva del primordio están ocurriendo en cada momento, resulta de interés conocer cuales van siendo los tamaños celulares a lo largo de las etapas o momentos de desarrollo estudiados.

El conjunto de medidas realizado ha contado con los siguientes apartados:

a) Medidas de diámetros celulares en dirección periclinal y anticlinal.

b) Cálculo de áreas en las células analizadas y valores medios por zonas.

c) Medidas en corteza, periciclo y endodermis.

d) Número de células de las filas centrales en cada tipo de experiencia.

a) DIAMETROS CELULARES.

Siendo las células vegetales de forma aproximadamente rectangular o cuadrada, el estudio de sus dos dimensiones de expansión nos dará una valoración aprovechable del tamaño celular. El estudio de las dos dimensiones antedichas ofrece además el valor de que al analizar la dimensión anticlinal podemos incidir en el problema o posibilidad de que las variaciones de velocidad de crecimiento puedan descansar en una auxesis en sentido anticlinal o aumento del tamaño de la célula en esa dirección.

Como ya se indicó en el capítulo correspondiente a material y método, varias células de cada tipo y situación fueron tomadas aleatoriamente. Los valores medios de las medidas correspondientes son expuestos en el cuadro 6. Las medidas tomadas en las dos direcciones mencionadas, son referidas a células que corresponden a los distintos períodos de 12 horas. Dentro de cada período, cuando en el tipo de desarrollo valorado existen varias zonas distinguibles, se realizaron medidas en cada una de esas zonas y así es indicado en los cuadros correspondientes. Las zonas referidas son aquellas encontradas en el estudio sobre la constitución histológica de los primordios y expuestas en los esquemas aclaratorios.

Hay que recordar que la línea de elementos responsables del crecimiento en altura de los primordios es aquélla que forman las células centrales del mismo y que en la mayoría de primordios la constituyen derivados de la zona media del conjunto inicial y que posteriormente se van encontrando en las zonas 1-3-4 y 5 de los primordios mayores.

Es de señalar cómo las células iniciales y las de la zona 3 ofrecen valores que oscilan alrededor de 20 μm , lo cual indica una población bastante estable. Por otra parte, la zona 1 (periférica o distal) en los primeros estudios va incrementando una dimensión anticlinal. La zona 4 ofrece valores ligeramente superiores a los de la zona 3, pero constantes. Por el contrario, la zona 5, que también aparece constante, presenta valores menores que los anteriores y más parecidos a la dimensión media de las células iniciales correspondientes a los períodos de 12 y 24 horas. La zona 7, es algo más difícil de valorar pues por su carácter, contiene células muy variadas y posiblemente provenientes de distintos lugares. Las zonas 2 y 6, si bien pueden tener interés para otro tipo de consideraciones no influyen en el valor de nuestros cálculos de altura porque son marginales. En lo referente a los cálculos de volumen total y área total de los primordios, como se realizan tomando los cortes histológicos

en su completa dimensión, los valores de cada célula no influyen; con todo, ya comentaremos posteriormente los paralelismos.

Al analizar el cuadro de datos obtenidos hay que hacer notar que no se detectan variaciones en los diámetros de las diferentes células como para justificar las variaciones en la velocidad de desarrollo.

Linea	Zona Central	Periferica	Plasmica
Linea 1	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 2	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 3	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 4	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 5	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 6	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 7	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 8	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 9	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 10	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 11	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 12	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 13	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 14	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 15	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 16	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 17	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 18	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 19	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 20	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 21	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 22	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 23	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 24	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 25	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 26	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 27	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 28	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 29	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 30	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 31	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 32	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 33	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 34	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 35	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 36	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 37	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 38	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 39	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 40	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 41	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 42	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 43	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 44	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 45	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 46	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 47	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 48	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 49	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10
Linea 50	15.8011.10	15.8011.10	15.8011.10

CUADRO 6

VALORES MEDIOS DE LAS MEDIDAS REALIZADAS SOBRE EJES CELULARES DE LOS ELEMENTOS PERTENECIENTES AL CORTE CENTRAL DE LOS PRIMORDIOS CONSTITUTIVOS DE CADA TIPO.

Valores en μm .

Tipo 1 0-12 h	Diametro ^A anticlinal 15.47 \pm 2.89	Diametro ^B periclinal 23.40 \pm 2.20				
Tipo 2 0-24 h	A 15.65 \pm 3.10	B 25.65 \pm 1.30				
Tipo 3 0-36 h	Zona Central A 19.65 \pm 1.90	B 20.00 \pm 0.78	Periferia A 22.15 \pm 1.50	B 11.32 \pm 1.39		
Tipo 4 0-48 h	Zona Central A 20.90 \pm 3.70	B 17.40 \pm 0.57	Periferia A 16.00 \pm 3.10	B 19.35 \pm 5.46	Flancos A 14.40 \pm 1.70	B 20.96 \pm 3.50
Tipo 5 0-60 h	Zona Central A 18.90 \pm 1.55	B 17.26 \pm 1.27	Periferia A 15.20 \pm 1.55	B 23.60 \pm 1.77	Flancos A 21.75 \pm 0.91	B 15.05 \pm 0.92
Tipo 6 0-72 h	Zona 1 A 23.00 \pm 4.43	B 12.80 \pm 1.20	Zona 2 A 29.00 \pm 2.80	B 16.30 \pm 5.90	Zona 3 A 16.30 \pm 2.60	B 17.60 \pm 0.80
	Zona 4 A 23.50 \pm 4.40	B 17.30 \pm 0.97	Zona 5 A 15.70 \pm 2.00	B 17.50 \pm 1.00		
Tipo 7 0-84 h	Zona 1 A 24.80 \pm 2.19	B 13.90 \pm 0.35	Zona 2 A 26.70 \pm 2.50	B 15.50 \pm 4.50	Zona 3 A 14.90 \pm 0.48	B 22.80 \pm 0.78
	Zona 4 A 23.30 \pm 1.50	B 17.25 \pm 1.60	Zona 5 A 18.90 \pm 6.70	B 28.50 \pm 7.00		
Tipo 8 0-96 h	Zona 1 A 26.00 \pm 2.80	B 14.30 \pm 0.42	Zona 2 A 22.90 \pm 1.34	B 15.90 \pm 0.14	Zona 3 A 17.20 \pm 1.76	B 21.60 \pm 5.40
	Zona 4 A 21.90 \pm 0.70	B 18.60 \pm 1.40	Zona 5 A 15.15 \pm 3.30	B 22.50 \pm 8.60	Zona 6 A 17.35 \pm 3.80	B 21.90 \pm 6.50
	Zona 7 A 21.95 \pm 3.80	B 27.25 \pm 8.10				
Tipo 9 0-108h	Zona 1 A 31.00 \pm 6.00	B 15.25 \pm 4.00	Zona 2 A 25.30 \pm 2.30	B 15.80 \pm 1.60	Zona 3 A 17.10 \pm 4.90	B 22.45 \pm 0.35
	Zona 4 A 25.15 \pm 3.60	B 14.80 \pm 0.98	Zona 5 A 16.30 \pm 3.10	B 16.10 \pm 2.40	Zona 6 A 18.80 \pm 2.96	B 19.70 \pm 5.00
	Zona 7 A 30.90 \pm 11.0	B 15.45 \pm 0.20				
Tipo 10 0-120 h	Zona 1 A 29.35 \pm 2.40	B 15.70 \pm 0.28	Zona 2 A 22.65 \pm 1.20	B 18.00 \pm 1.10	Zona 3 A 18.80 \pm 0.42	B 21.60 \pm 6.20
	Zona 4 A 22.45 \pm 0.91	B 20.10 \pm 0.63	Zona 5 A 14.10 \pm 3.80	B 23.55 \pm 3.00	Zona 6 A 21.65 \pm 8.10	B 29.80 \pm 4.10
	Zona 7 A 16.75 \pm 0.49	B 22.35 \pm 0.35				

b) CALCULO DE LAS AREAS DE LAS CELULAS ANALIZADAS.

Si desde los valores de los diámetros obtenidos para cada uno de los tipos de experiencias y zonas, multiplicamos el valor del diámetro anticlinal por el del periclinal, obtendremos el área aproximada de las secciones celulares escogidas aleatoriamente. El cuadro 7 ofrece los valores medios de las áreas obtenidas en los 10 tipos de primordios y sus zonas constitutivas. A través de la observación de los mismos se puede ver como evolucionan, no ya sólo en su expansión diametral, sino en su tamaño proporcional.

El cuadro 8 ofrece los valores medios conjuntos para cada tipo celular desde todos los grupos de experiencias. Se aprecia la similitud de los valores de las zonas 3 y 5 y las medias más elevadas de las zonas 6 y 7.

CUADRO 7

Areas de las células constitutivas del primordio. Valores \bar{X} hallados en cada tipo y expresados en μm^2 .

Tipo 1	365.6	+/-	10.07							
Tipo 2	398.0	+/-	96.80							
Tipo 3	Periferia (1)		Central (3)							
	251.70	+/-	44.7	392.9	+/-	24.2				
Tipo 4	Periferia (1)		Central (3)		Flancos (2)					
	296.54	+/-	46.0	365.88	+/-	72.0	300	+/- 47.9		
Tipo 5	Periferia (1)		Central (3)		Flancos (2)					
	252.16	+/-	0.29	327.00	+/-	24.9	326.9	+/- 6.15		
Tipo 6	ZONAS:									
	1	2	3	4	5					
	292.0	+/- 38.8	240.1	+/- 16.9	290.0	+/- 41.6	357.3	+/- 22.5	277.0	+/- 49.0
Tipo 7	ZONAS:									
	1	2	3	4	5					
	346.0	+/- 21.8	368.0	+/- 81.3	340.8	+/- 34.0	400.6	+/- 11.0	427.5	+/- 62.4
Tipo 8	ZONAS:									
	1	2	3	4	5					
	372.4	+/- 51.4	365.0	+/- 24.3	378.2	+/- 13.0	406.7	+/- 20.9	327.1	+/- 56.8
	6	7								
	368.0	+/- 28.7	489.3	+/- 63.2						
Tipo 9	ZONAS:									
	1	2	3	4	5					
	461.4	+/- 33.4	412.9	+/- 22.6	383.0	+/- 10.5	402.2	+/- 38.3	475.9	+/- 13.7
	6	7								
	362.8	+/- 37.0	476.0	+/- 17.0						
Tipo 10	ZONAS:									
	1	2	3	4	5					
	460.0	+/- 30.5	408.0	+/- 47.2	404.0	+/- 10.7	462.7	+/- 33.1	326.0	+/- 47.0
	6	7								
	628.4	+/- 15.3	374.0	+/- 16.0						

Cuadro 8. VALORES MEDIOS DE LAS ÁREAS DE LAS CÉLULAS EN CORTIZA.

Valores medios de las áreas de las células de cada zona en los distintos tipos de primordios tomados a partir de las diferentes experiencias.

Zona	1	3	4	5
	341.4 +/- 84.4	364.4 +/- 35.7	398.7 +/- 25.4	366.7 +/- 81.9
Zona	6	7	Flancos (2)	
	459.8 +/- 14.6	445.4 +/- 62.0	395.3 +/- 26.3	

Se trata de cortiza, donde no hay primordio y por tanto nos sirve para contrastar su valor a lo largo de las experiencias con aquél que ofrecen las células primordiales.

Los valores demostrada por sus escasas desviaciones típicas. También destacan los mayores valores de cortiza y medularia y el que las células periciclicas sean muy regulares y con un área inferior a las de las zonas 1 a 7 del primordio. Este conjunto de condiciones nos indica que, junto a la variabilidad de tipos y zonas del primordio, el resto de regiones de la adventicia se presenta homogéneo para cada tejido y sólo se observa una tendencia a ofrecer cierto crecimiento en los tamaños de las células del segundo período de incubación considerado, es decir entre 60 y 120 horas (ver cuadro 10). Esta situación no es de extrañar pues es lógico que las células pertenecientes a adventicias de más edad en el cultivo, presenten un mayor tamaño o posibilidad de crecimiento. Si

c) VALORES MEDIOS DE LOS EJES CELULARES EN CORTEZA,
ENDODERMIS Y PERICICLO DE LA RAIZ MADRE.

El cuadro 9 ofrece los diámetros de las células de las regiones arriba indicadas. Se trata de corteza, endodermis y periciclo de las regiones de adventicia en donde no hay primordio y por tanto nos sirve para contrastar su valor a lo largo de las experiencias con aquél que ofrecen las células primordiales.

Son de destacar la constancia de sus valores demostrada por sus escasas desviaciones típicas. También destacan los mayores valores de corteza y endodermis y el que las células pericíclicas sean muy regulares y con un área inferior a las de las zonas 1 a 7 del primordio. Este conjunto de condiciones nos indica que, junto a la variabilidad de tipos y zonas del primordio, el resto de regiones de la adventicia se presenta homogéneo para cada tejido y sólo se observa una tendencia a ofrecer cierto crecimiento en los tamaños de las células del segundo período de incubación considerado, es decir entre 60 y 120 horas (ver cuadro 10). Esta situación no es de extrañar pues es lógico que las células pertenecientes a adventicias de más edad en el cultivo, presenten un mayor tamaño o posibilidad de crecimiento. Sí

resulta curioso el hecho de que la inflexión se detecte a partir de las 60 horas.

Cuadro 9.

Valores medios (\bar{x}) de los ejes celulares en la corteza, endodermis y periciclo de la raíz madre expresados en μm .

	CORTEZA		ENDODERMIS		PERICICLO	
	Periclin.	Anticlin.	Periclin.	Anticlin.	Periclin.	Anticlin.
0-12 h	34.9±6.0	23.6±7.0	23.5±3.5	13.9±2.6	23.1±2.7	15.0±2.4
0-24 h	32.1±5.4	20.8±5.8	24.5±4.9	13.9±2.0	21.4±2.9	13.6±1.7
0-36 h	33.8±4.4	19.7±3.2	24.5±4.2	12.0±1.9	19.1±2.5	14.0±2.8
0-48 h	40.0±5.7	28.1±7.3	25.2±3.8	13.6±3.4	21.6±4.1	13.1±2.8
0-60 h	34.9±5.4	25.3±5.6	24.3±4.8	14.9±2.8	20.7±3.0	13.8±2.6
0-72 h	39.6±6.7	23.6±6.0	26.9±4.7	13.5±2.7	21.4±3.6	13.7±3.3
0-84 h	37.6±5.1	24.3±6.1	29.2±4.6	15.8±3.0	25.6±3.6	14.8±3.9
0-96 h	40.5±4.9	29.6±4.6	29.4±4.2	17.4±2.9	25.2±3.3	15.2±3.1
0-108h	41.7±7.8	26.2±7.9	29.6±5.5	15.8±3.5	23.7±3.1	12.7±2.3
0-120h	40.9±6.0	27.3±6.9	28.7±5.1	14.9±2.5	25.4±3.2	14.2±3.1
X	37.6±3.4	25.1±3.1	26.5±2.4	14.6±1.5	22.7±2.2	14.0±0.8

Cuadro 10.

Valores medios de los ejes y las áreas celulares en la corteza, endodermis y periciclo de la raíz madre.

	CORTEZA		ENDODERMIS		PERICICLO	
	Periclin. μm	Anticlin. μm	Periclin. μm	Anticlin. μm	Periclin. μm	Anticlin. μm
Desde 0-60	35.14 \pm 2.90	23.50 \pm 3.30	24.40 \pm 0.60	13.66 \pm 1.05	21.18 \pm 1.45	13.90 \pm 0.70
	825.79 μm^2		333.3 μm^2		294 μm^2	
Desde 60-120	40.06 \pm 1.50	26.70 \pm 1.90	28.76 \pm 1.09	15.48 \pm 1.42	22.26 \pm 4.20	16.12 \pm 5.10
	1071.20 μm^2		444.7 μm^2		358 μm^2	
Areas	943.76 μm^2		387.5 μm^2		318.3 μm^2	

d) NUMERO DE CELULAS DE LAS FILAS CENTRALES DE LAS SECCIONES CENTRALES DE LOS PRIMORDIOS EN CADA TIPO DE EXPERIENCIA.

Vistas las variaciones anteriormente expuestas y con el fin de intentar aclarar las posibles causas de los cambios detectados, se procedió a calcular el número de células encontrado en la columna central o eje de la sección histológica mayor de cada primordio. Este número de células representa en conjunto el valor en altura que se midió en cada primordio; pero al obtener el número celular y los posibles ciclos celulares que representa, podremos acercarnos a comprender si las velocidades de crecimiento son debidas a factores de multiplicación celular o a desarrollo del tamaño celular.

El cuadro 11 contiene en su primera columna un recuerdo de las alturas medias que se obtuvieron para cada tipo de primordio. En la columna 2 se ofrecen los valores del número medio de células en la fila central del corte mayor. La columna 3 ofrece el número de ciclos celulares correspondiente, según la fórmula $Nc = 2^n$ (López-Sáez y cols. 1975). Por último la columna 4 ofrece los incrementos de los valores de la columna 3 para la diferencia de un valor y el

que le precede.

Cuadro 11

Valores del número de células, número de ciclos celulares y modificación de sus incrementos a nivel de la fila central sobre el eje mayor del primordio en las secciones de mayor tamaño de los mismos.

Tipo de primordios	1	2	3	4
1 0-12 h	35.00	2.4 +/- 0.89	1.26	—
2 0-24 h	77.04	5.0 +/- 1.36	2.32	1.06
3 0-36 h	129.24	7.8 +/- 1.19	2.96	0.64
4 0-48 h	159.91	10.0 +/- 1.55	3.20	0.24
5 0-60 h	182.31	10.6 +/- 1.50	3.40	0.20
6 0-72 h	248.72	14.86 +/- 2.90	3.89	0.49
7 0-84 h	370.14	20.76 +/- 3.30	4.37	0.48
8 0-96 h	438.74	23.2 +/- 2.30	4.50	0.22
9 0-108h	480.72	25 +/- 2.70	4.64	0.05
10 0-120h	545.50	30.4 +/- 1.97	4.92	0.28

1 = Altura media (eje mayor) del primordio en el tipo indicado expresada en μm .

2 = Número de células contadas en la fila central del corte central del primordio.

3 = Número de ciclos celulares en relación a las células contadas en la fila central.

4 = Incrementos de los valores de la columna 3 para la diferencia entre un valor y el que le precede.

Por último y con el fin de poder completar el análisis del comportamiento de los tamaños celulares, el cuadro 12 es similar al anterior pero contiene los valores relativos al número de células, ciclos y sus incrementos cuando en el corte central medimos en vez de la altura, la anchura del mismo. En "comentario" ya analizaremos la comparación de los dos cuadros.

1 0-12 h	105.00	3.25 +/- 1.50	1.70	—
2 0-24 h	120.50	4.5 +/- 0.50	2.17	0.47
3 0-36 h	145.50	6.5 +/- 0.70	2.70	0.53
4 0-48 h	174.45	10.0 +/- 1.25	3.32	0.62
5 0-60 h	180.95	11.00 +/- 0.70	3.46	0.14
6 0-72 h	235.85	14.00 +/- 2.94	3.90	0.34
7 0-84 h	245.50	15.5 +/- 0.50	4.04	0.24
8 0-96 h	265.26	18.5 +/- 1.00	4.21	0.16
9 0-108h	298.30	20.5 +/- 0.50	4.36	0.16
10 0-120h	324.36	20.5 +/- 1.00	4.36	0.00

1 = Anchura media del primordio, medida sobre el diámetro mayor periclinal y expresada en μm .

2 = Número medio de células contadas sobre las medidas anteriores.

3 = Número de ciclos celulares calculados a partir de los valores de la columna 2.

4 = Incremento del número de ciclos celulares para la diferencia entre cada valor y el que le precede.

Cuadro 12

Valores de la anchura así como del número de células, número de ciclos celulares y modificación de sus incrementos a nivel diámetro mayor periclinal.

Tipo de primordios	1	2	3	4
1 0-12 h	105.00	3.25 +/- 1.80	1.70	—
2 0-24 h	120.60	4.5 +/- 0.50	2.17	0.47
3 0-36 h	145.60	6.5 +/- 0.70	2.70	0.53
4 0-48 h	174.45	10.0 +/- 1.23	3.32	0.62
5 0-60 h	180.95	11.00 +/- 0.70	3.46	0.14
6 0-72 h	235.65	14.00 +/- 2.94	3.80	0.34
7 0-84 h	245.80	16.5 +/- 0.50	4.04	0.24
8 0-96 h	265.26	18.5 +/- 1.00	4.21	0.16
9 0-108h	298.30	20.5 +/- 0.50	4.36	0.16
10 0-120h	324.36	20.5 +/- 1.00	4.36	0.00

1 = Anchura media del primordio, medida sobre el diámetro mayor periclinal y expresada en μm .

2 = Número medio de células contadas sobre las medidas anteriores.

3 = Número de ciclos celulares calculados a partir de los valores de la columna 2.

4 = Incremento del número de ciclos celulares para la diferencia entre cada valor y el que le precede.

5.2 Sobre las mitosis.

Con el fin de poder determinar la posible influencia de las mitosis en los diferentes estudios que se están analizando, se tomaron dentro de cada grupo un número de primordios al azar que oscilaron entre 22 y 5 para cada grupo y en los cuales se halló el volumen y número medio de mitosis para cada grupo.

En el cuadro 13, se refleja para cada tipo de primordios, el volumen medio encontrado para los primordios analizados (\overline{vol}); a continuación se expone el número medio de mitosis recontadas para el volumen total de cada primordio (\overline{X} mit); en la siguiente columna se refleja el resultado de dividir la columna 2 por la 1.

Ya se ve que el tipo 1 es el que da un más elevado índice (0.69), cosa lógica pues se trata de una pequeña población que está prácticamente toda ella en división. A partir de este grupo los valores ofrecen un descenso paulatino, cuya cifra más baja coincide en tener lugar hacia las 60 horas o tipo 5. Después, los valores ascienden de nuevo para estabilizarse entre 0.45 - 0.5 en los tipos 7 a 10.

Igualmente se puede observar que el número de mitosis es proporcionalmente mayor a partir de las 72 horas (tipo 6) hasta las 120 (tipo 10).

Es claro que estas experiencias de tipo general deberían completarse con estudios empleando marcaje radioactivo y por zonas; pero en la presente tesis no se realizó tan interesante proceder dado que hubiera ampliado notablemente el trabajo y las intenciones inicialmente propuestas, con lo que el nuevo estudio incrementaría el tiempo doctoral de forma ineficaz a los objetivos fijados; pero con todo, ya en la actualidad hemos iniciado este trabajo y otros paralelos de ampliación del análisis.

8	0-96 h	318.0 +/- 21.00	132.50 +/- 20.00	0.42
9	0-108 h	364.0 +/- 30.00	185.00 +/- 25.00	0.50
10	0-120 h	518.0 +/- 45.00	225.00 +/- 30.00	0.44

- 1: Volumen medio obtenido en los primordios analizados.
- 2: Número medio de mitosis recontadas en el volumen total de cada primordio.
- 3: Número medio de mitosis recontadas por unidad de volumen (columna 1).

CUADRO 13

Valores medios de mitosis recontadas para el volumen total de cada tipo de primordios.

Tipo de Primordios	1 vol	2 X mit	3 mit/vol
1 0-12 h	6.45 +/- 2.75	4.47 +/- 3.00	0.69
2 0-24 h	26.14 +/- 5.90	8.74 +/- 3.70	0.33
3 0-36 h	45.63 +/- 7.01	14.53 +/- 6.28	0.32
4 0-48 h	63.94 +/- 5.18	19.29 +/- 8.34	0.30
5 0-60 h	104.4 +/- 11.00	22.64 +/- 10.70	0.25
6 0-72 h	151.8 +/- 20.00	59.20 +/- 14.00	0.39
7 0-84 h	233.0 +/- 27.00	101.50 +/- 15.00	0.44
8 0-96 h	318.0 +/- 21.00	132.50 +/- 20.00	0.42
9 0-108 h	364.0 +/- 30.00	185.00 +/- 25.00	0.50
10 0-120 h	510.0 +/- 45.00	225.00 +/- 30.00	0.44

3. Cuadros de tests de comparación de los valores más significativos sobre los que versa el presente estudio.
- 1: Volumen medio obtenido en los primordios analizados.
 - 2: Número medio de mitosis recontadas en el volumen total de cada primordio.
 - 3: Número medio de mitosis recontadas por unidad de volumen (columna 1).

Con el fin de asegurar que las diferencias o similitudes encontradas en los estudios realizados eran significativamente aceptables se procedió a realizar los tests de comparación de valores para aquellos casos en que resultara más demostrativa la importancia de lo que se comparaba. Se puede ver por los datos consignados en los cuadros que se exponen a continuación, que los valores obtenidos son significativos en el sentido que se indica.

6. Cuadros de tests de comparación de los valores más significativos sobre los que versa el presente estudio.

Relatamos a continuación los tests de comparación de medias, para los valores medios de la altura de los primordios a nivel central (cuadro 14), del área central de los mismos (cuadro 15) y del volumen de los primordios (cuadro 16). En este estudio se comparó el valor medio obtenido para un tipo de primordios y el presentado por el tipo inmediatamente superior. El objeto de este estudio es con el fin de asegurar que las diferencias o similitudes encontradas en los estudios realizados eran significativamente aceptables se procedió a realizar los tests de comparación de valores para aquellos casos en que resultara más demostrativa la importancia de lo que se comparaba. Se puede ver, por los datos consignados en los cuadros que se exponen a continuación, que los valores obtenidos son significativos en el sentido que se indica.

Relatamos a continuación los tests de comparación de medias, para los valores medios de la altura de los primordios a nivel central (cuadro 14), del área central de los mismos (cuadro 15) y del volumen de los primordios (cuadro 16). En este estudio se comparó el valor medio obtenido para un tipo de primordios y el presentado por el tipo inmediatamente superior. El objeto de este estudio es comprobar si existe alguna diferencia significativa entre ambos valores medios, lo que indicaría que cada tipo de primordios pertenece a una población distinta.

Tipo 4	Tipo 5	$n = 41$ $\bar{X}_5 = 182.51$ $+/- 5.7$	20.88	$\bar{X}_4 \neq \bar{X}_5$
Tipo 5	Tipo 6	$n = 217$ $\bar{X}_6 = 248.72$ $+/- 26.7$	32.92	$\bar{X}_5 \neq \bar{X}_6$
Tipo 6	Tipo 7	$n = 109$ $\bar{X}_7 = 370.14$ $+/- 26.3$	39.12	$\bar{X}_6 \neq \bar{X}_7$
Tipo 7	Tipo 8	$n = 22$ $\bar{X}_8 = 438.74$ $+/- 5.6$	24.47	$\bar{X}_7 \neq \bar{X}_8$
Tipo 8	Tipo 9	$n = 20$ $\bar{X}_9 = 480.72$ $+/- 16.7$	10.32	$\bar{X}_8 \neq \bar{X}_9$
Tipo 9	Tipo 10	$n = 21$ $\bar{X}_{10} = 545.5$ $+/- 32.5$	7.33	$\bar{X}_9 \neq \bar{X}_{10}$

En todos los casos hay diferencias significativas entre ambas medias.

Cuadro 14

Test de comparación entre los valores medios de altura obtenidos en los distintos tipos de primordios.

Para $\alpha = 0.05$, la t teórica = 1.96.

				t experim.	
Tipo 1	n = 54 $\bar{x}_1 = 35$ +/- 7.8	Tipo 2	n = 223 $\bar{x}_2 = 77.04$ +/- 13.9	32.18	$\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$
Tipo 2		Tipo 3	n = 81 $\bar{x}_3 = 129.24$ +/- 9.1	38.48	$\bar{x}_2 \neq \bar{x}_3$
Tipo 3		Tipo 4	n = 54 $\bar{x}_4 = 159.51$ +/- 4.9	25.89	$\bar{x}_3 \neq \bar{x}_4$
Tipo 4		Tipo 5	n = 41 $\bar{x}_5 = 182.31$ +/- 5.7	20.88	$\bar{x}_4 \neq \bar{x}_5$
Tipo 5		Tipo 6	n = 217 $\bar{x}_6 = 248.72$ +/- 26.7	32.92	$\bar{x}_5 \neq \bar{x}_6$
Tipo 6		Tipo 7	n = 109 $\bar{x}_7 = 370.14$ +/- 26.3	39.12	$\bar{x}_6 \neq \bar{x}_7$
Tipo 7		Tipo 8	n = 22 $\bar{x}_8 = 438.74$ +/- 5.6	24.47	$\bar{x}_7 \neq \bar{x}_8$
Tipo 8		Tipo 9	n = 20 $\bar{x}_9 = 480.72$ +/- 16.7	10.32	$\bar{x}_8 \neq \bar{x}_9$
Tipo 9		Tipo 10	n = 21 $\bar{x}_{10} = 545.5$ +/- 32.5	7.33	$\bar{x}_9 \neq \bar{x}_{10}$

En todos los casos hay diferencias significativas entre ambas medias.

Cuadro 15

Test de comparación entre los valores medios de área, obtenidos entre los distintos tipos de primordios.

Para $\alpha = 0.05$, la t teórica = 1.96

				t experim.	
Tipo 1	n = 54 $\bar{x}_1 = 3979$ +/- 1778	Tipo 2	n = 223 $\bar{x}_2 = 11517$ +/- 3864	24.83	$\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$
Tipo 2		Tipo 3	n = 81 $\bar{x}_3 = 22168$ +/- 2773	26.90	$\bar{x}_2 \neq \bar{x}_3$
Tipo 3		Tipo 4	n = 54 $\bar{x}_4 = 30655$ +/- 4128	15.34	$\bar{x}_3 \neq \bar{x}_4$
Tipo 4		Tipo 5	n = 41 $\bar{x}_5 = 37633$ +/- 2749	8.49	$\bar{x}_4 \neq \bar{x}_5$
Tipo 5		Tipo 6	n = 217 $\bar{x}_6 = 57175$ +/- 7352	20.85	$\bar{x}_5 \neq \bar{x}_6$
Tipo 6		Tipo 7	n = 109 $\bar{x}_7 = 92118$ +/- 5882	54.31	$\bar{x}_6 \neq \bar{x}_7$
Tipo 7		Tipo 8	n = 22 $\bar{x}_8 = 111257$ +/- 5689	13.71	$\bar{x}_7 \neq \bar{x}_8$
Tipo 8		Tipo 9	n = 20 $\bar{x}_9 = 123014$ +/- 4713	6.71	$\bar{x}_8 \neq \bar{x}_9$
Tipo 9		Tipo 10	n = 21 $\bar{x}_{10} = 147899$ +/- 9821	9.42	$\bar{x}_9 \neq \bar{x}_{10}$

En todos los casos hay diferencias significativas entre ambas medias.

Cuadro 16

Test de comparación entre los valores medios de volumen, obtenidos entre los distintos tipos de primordios.

Para $\alpha = 0.05$, la t teórica = 1.96

				t experim.	
Tipo 1	n = 54 $\bar{x}_1 = 7.04$ +/-	Tipo 2	n = 223 $\bar{x}_2 = 24.94$ +/- 4.78	24.25	$\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$
Tipo 2		Tipo 3	n = 84 $\bar{x}_3 = 47.88$ +/- 4.12	41.73	$\bar{x}_2 \neq \bar{x}_3$
Tipo 3		Tipo 4	n = 54 $\bar{x}_4 = 66.99$ +/- 6.68	18.22	$\bar{x}_3 \neq \bar{x}_4$
Tipo 4		Tipo 5	n = 41 $\bar{x}_5 = 82.67$ +/- 11.13	9.42	$\bar{x}_4 \neq \bar{x}_5$
Tipo 5		Tipo 6	n = 217 $\bar{x}_6 = 138.45$ +/- 14.49	27.64	$\bar{x}_5 \neq \bar{x}_6$
Tipo 6		Tipo 7	n = 109 $\bar{x}_7 = 234.51$ +/- 24.52	37.82	$\bar{x}_6 \neq \bar{x}_7$
Tipo 7		Tipo 8	n = 22 $\bar{x}_8 = 314.67$ +/- 14.62	15.70	$\bar{x}_7 \neq \bar{x}_8$
Tipo 8		Tipo 9	n = 20 $\bar{x}_9 = 388.21$ +/- 14.62	11.89	$\bar{x}_8 \neq \bar{x}_9$
Tipo 9		Tipo 10	n = 21 $\bar{x}_{10} = 473.29$ +/- 38.14	8.59	$\bar{x}_9 \neq \bar{x}_{10}$

En todos los casos hay diferencias significativas entre ambas medias.

Otro estudio consistió en un test de comparación de las medias de los incrementos obtenidos en los 10 tipos de primordios entre los tres parámetros medidos (altura, área y volumen). En primer lugar comparamos para un mismo tipo, el incremento medio obtenido en altura con el obtenido en área (cuadro 17). Para poder realizar esta comparación, los incrementos de área tuvimos que pasarlos a valores lineales, para lo cual le hallamos la raíz cuadrada. El test de comparación se realizó entre los 10 tipos de primordios clasificados.

En segundo lugar, procedimos de la misma forma a comparar los valores de los incrementos medios obtenidos para cada tipo en área, con los obtenidos en volumen (cuadro 18), ambos pasados a valores lineales, para lo cual se le halló a los incrementos de área la raíz cuadrada y a los de volumen la raíz cúbica.

Pudimos comprobar que en todos los casos no había diferencia significativa entre las medias de los incrementos de altura, área y volumen para un mismo tipo de primordios.

Cuadro 17

Comparación entre las medias de los incrementos de altura con la raíz cuadrada de los incrementos de área.

Tipo primord	n	Altura		Area		t exp.	t teor.	
		$\bar{\Delta}$	σ	$\sqrt{\bar{\Delta}}$	σ			
1	10	1 +/- 0	0	1 +/- 0	0	—	—	—
2	9	1.4 +/- 0.3	0.3	1.48 +/- 0.87	0.87	0.25	2.12	$\bar{x} = \bar{x}$
3	8	1.7 +/- 0.34	0.34	1.76 +/- 0.81	0.81	0.18	2.14	$\bar{x} = \bar{x}$
4	7	1 +/- 0.17	0.17	1.44 +/- 0.6	0.6	1.73	2.18	$\bar{x} = \bar{x}$
5	6	0.76 +/- 0.16	0.16	1.3 +/- 0.62	0.62	1.89	2.23	$\bar{x} = \bar{x}$
6	5	2.2 +/- 0.6	0.6	2.35 +/- 1.31	1.31	0.21	2.31	$\bar{x} = \bar{x}$
7	4	4.15 +/- 0.67	0.67	3.19 +/- 1.32	1.32	1.12	2.45	$\bar{x} = \bar{x}$
8	3	2.3 +/- 0.29	0.29	2.3 +/- 0.89	0.89	0	2.78	$\bar{x} = \bar{x}$
9	2	1.4 +/- 0.1	0.1	1.9 +/- 0.77	0.77	0.64	4.30	$\bar{x} = \bar{x}$
10	1	2.2		2.6		—	—	—

Siendo:

n = número de datos empleados en cada parametro

σ = desviación típica

$\bar{\Delta}$ = media del incremento de altura

$\sqrt{\bar{\Delta}}$ = raíz cuadrada de la media del incremento en área

t exp. = t de Student experimental

t teor. = T de Student teórica para un nivel de significación del

95 %.

Cuadro 18

Comparación entre la raíz cuadrada de las medias de los incrementos del área y la raíz cúbica de los incrementos de volumen.

Tipo primord	n	Area		Volumen		t exp	t teor	
		$\sqrt{\Delta}$	$\sqrt{\sigma}$	$\sqrt[3]{\Delta}$	$\sqrt[3]{\sigma}$			
1	10	1	+/- 0	1	+/- 0	—	—	
2	9	1.48	+/- 0.87	1.42	+/- 1.19	0.12	2.12	$\bar{x} = \bar{x}$
3	8	1.76	+/- 0.81	1.56	+/- 1	0.41	2.14	$\bar{x} = \bar{x}$
4	7	1.44	+/- 0.6	1.4	+/- 0.96	0.09	2.18	$\bar{x} = \bar{x}$
5	6	1.3	+/- 0.62	1.37	+/- 1.03	0.13	2.23	$\bar{x} = \bar{x}$
6	5	2.35	+/- 1.31	2.1	+/- 1.39	0.26	2.31	$\bar{x} = \bar{x}$
7	4	3.19	+/- 1.32	2.5	+/- 1.67	0.57	2.45	$\bar{x} = \bar{x}$
8	3	2.3	+/- 1.89	2.3	+/- 1.53	0	2.78	$\bar{x} = \bar{x}$
9	2	1.9	+/- 0.77	2.29	+/- 1.42	0.24	4.30	$\bar{x} = \bar{x}$
10	1	2.6	-	2.4		-	-	-

Siendo:

n = número de datos empleados

$\sqrt{\sigma}$ = raíz cuadrada de la desviación típica

$\sqrt{\Delta}$ = raíz cuadrada de la media del incremento de área

$\sqrt[3]{\Delta}$ = raíz cúbica de la media del incremento en volumen

t exp = t de Student experimental

t teor = T de Student teórica para un nivel de significación del 95 %.

Un último estudio estadístico consistió en hacer un test de comparación de medias entre cada tipo de primordio y su precedente en los siguientes casos:

1. En el número de células contadas en el corte central del primordio en la dirección de su eje mayor (altura). Con estos valores (que se encuentran expuestos en el cuadro 11, columna 2) se obtienen los representados en el cuadro 19.

2. En cuanto al número medio de mitosis recontadas para el volumen de cada primordio. Con estos valores (que se encuentran expuestos en el cuadro 13, columna 2) se obtienen los representados en el cuadro 20.

Cuadro 19.

Test de comparación entre los valores medios del número de células contadas en el corte central en la línea media entre cada tipo de primordios y el que le precede.

Tipo 1 con tipo 2:	t exp	$\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$
Tipo 1 con tipo 2:	5.99	$\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$
Tipo 2 con tipo 3:	5.8	$\bar{x}_2 \neq \bar{x}_3$
Tipo 3 con tipo 4:	12.83	$\bar{x}_3 \neq \bar{x}_4$
Tipo 4 con tipo 5:	0.87	$\bar{x}_4 = \bar{x}_5 (**)$
Tipo 5 con tipo 6:	4.88	$\bar{x}_5 \neq \bar{x}_6$
Tipo 6 con tipo 7:	5.03	$\bar{x}_6 \neq \bar{x}_7$
Tipo 7 con tipo 8:	2.28	$\bar{x}_7 \neq \bar{x}_8$
Tipo 8 con tipo 9:	1.9	$\bar{x}_8 = \bar{x}_9 (*)$
Tipo 9 con tipo 10:	6.07	$\bar{x}_9 \neq \bar{x}_{10}$

Siendo (*) un nivel de significación del 90 %

(**) un nivel de significación del 95 %

Cuadro 20.

Test de comparación entre los valores medios del número de mitosis recontadas para el volumen de cada primordio entre cada tipo y el que le precede.

	t exp	

Tipo 1 con tipo 2:	3.37	$\bar{x}_1 \neq \bar{x}_2$
Tipo 2 con tipo 3:	2.97	$\bar{x}_2 \neq \bar{x}_3$
Tipo 3 con tipo 4:	1.81	$\bar{x}_3 = \bar{x}_4 (*)$
Tipo 4 con tipo 5:	0.93	$\bar{x}_4 = \bar{x}_5 (**)$
Tipo 5 con tipo 6:	7.76	$\bar{x}_5 \neq \bar{x}_6$
Tipo 6 con tipo 7:	7.71	$\bar{x}_6 \neq \bar{x}_7$
Tipo 7 con tipo 8:	4.64	$\bar{x}_7 \neq \bar{x}_8$
Tipo 8 con tipo 9:	6.14	$\bar{x}_8 \neq \bar{x}_9$
Tipo 9 con tipo 10:	3.83	$\bar{x}_9 \neq \bar{x}_{10}$

Siendo (*) un nivel de significación del 90 %

(**) un nivel de significación del 95 %

Lo primero que queremos comentar es el esquema de experimentación seguido, pues lo consideramos fundamental para poder comprender el sentido de nuestras experiencias.

Ante una observación rápida del sistema de clasificación empleado, da la impresión que hemos catalogado los primordios en virtud de sus tamaños; a los tamaños les hemos calculado unas horas y posteriormente ante una experiencia y sus diversos tipos de primordios les hemos asignado una edad en virtud, no de un tiempo real medido, sino del tamaño que ofrecían. Tal proceder suena a círculo vicioso y estaría sujeto a errores de influencias más o menos poco controlables sobre la velocidad de desarrollo. Pero el método seguido ha sido propiamente otro. Recordemos: se puso una experiencia con múltiples valores adventicias en diversos bulbos de los cuales se obtuvieron unas medias de crecimiento de primordios y se tomó también el máximo valor para el primordio más desarrollado de los valores medio y máximo que pueden tener lugar en una experiencia de 12 horas.

=====

COMENTARIO

=====

A continuación se puso otra experiencia; si esta segunda se hubiera interrumpido a las 12 horas, habríamos repetido los valores de la primera, pero las adventicias

Lo primero que queremos comentar es el esquema de experimentación seguido, pues lo consideramos fundamental para poder comprender el sentido de nuestras experiencias.

Ante una observación rápida del sistema de clasificación empleado, da la impresión que hemos catalogado los primordios en virtud de sus tamaños; a los tamaños les hemos calculado unas horas y posteriormente ante una experiencia y sus diversos tipos de primordios les hemos asignado una edad en virtud, no de un tiempo real medido, sino del tamaño que ofrecían. Tal proceder suena a círculo vicioso y estaría sujeto a errores de influencias más o menos poco controlables sobre la velocidad de desarrollo. Pero el método seguido ha sido propiamente otro. Recordemos: se puso una experiencia con múltiples raíces adventicias en diversos bulbos de los cuales se obtuvieron unas medias de crecimiento de primordios y se tomó también el máximo valor para el primordio más desarrollado de todos. Estos son los valores medio y máximo que pueden tener lugar en una experiencia de 12 horas.

A continuación se puso otra experiencia; si esta segunda se hubiera interrumpido a las 12 horas, habríamos repetido los valores de la primera, pero las adventicias

estuvieron creciendo 12 horas más, con lo cual, cualquier primordio que ofreciera un valor por encima del máximo obtenido en la experiencia I tuvo que estar creciendo más de 12 horas y el resto puede ser considerado, y así fue, como de desarrollo ocurrido en 12 horas (emergencia acontecida en las últimas 12 horas). En la experiencia siguiente, número III, de 36 horas de incubación de adventicia, se repitió el proceso tomando como de tipo 3 todos los primordios de tamaño por encima del mayor obtenido en toda la experiencia del grupo II y de tipo 2 y 1 aquellos que se ajustaban a los valores obtenidos en las experiencias anteriores. Luego se hizo lo mismo con el grupo de experiencia IV, V, VI... y X.

Como puede entenderse, este paulatino proceder rompe aquel aparente círculo vicioso, porque la clasificación se está basando en cada nuevo acontecimiento que son las 12 horas que se añaden en cada experiencia. Si de forma aislada se analiza lo ocurrido en la experiencia X, 120 horas de incubación de adventicia y diversos tipos (1 a 10) de tamaño de primordio, podría parecer que se comete el círculo vicioso de dar unas horas de desarrollo, pero si recordamos que los valores se han venido determinando con el método propuesto, veremos que no existe tal círculo. Más adelante volveremos sobre esta cuestión para analizar la posibilidad

de que el número de primordios pueda alterar la velocidad de desarrollo.

1.- Sobre la descripción morfológica.

La catalogación y descripción de la estructura que ofrecen los primordios en cada una de las etapas de 12 horas en las que se han dividido las 120 totales de observación, se han de considerar como situación de tiempo comprobado real y no deducido, puesto que se verificaron sobre los primordios de mayor tamaño encontrados en cada tipo de experiencia, es decir, aquéllos que estuvieron desarrollándose desde que se inició la incubación de cada experiencia concreta. Cada descripción es, por tanto, válida en sí misma para lo relatado en cada uno de los tipos (1 a 10) de las experiencias realizadas. De otro modo las características del resto de los primordios más pequeños encontrados en cada clase de experiencia (a partir del grupo II de 24 horas) se basaron en su comparación con el tipo estándar o primordio de edad comprobada.

En lo observado sobre el desarrollo que tiene lugar en las primeras 12 horas, es de destacar -como ya se apuntó al hacer la descripción de resultados- que la extensión en sentido periclinal de los elementos iniciales celulares

pericíclicos y que ofrecen modificaciones en su aspecto celular, se presenta más amplia en lo que es la circunferencia del cilindro central de lo que será el conjunto de células que, posteriormente, veremos están en directa relación con el cúmulo primordial que avanza hacia la corteza. La endodermis, en esta situación, al menos en microscopía óptica, no ofrece modificaciones apreciables. La situación sugiere que la reacción desencadenante de la proliferación de la iniciación primordial se debe a un fenómeno en el que se juntan de un lado una competencia celular de esa zona (cuyas células tienen una edad concreta) y de otro un fenómeno de transformación que es general en esa periferia del cilindro central (con influencia hormonal o sin ella) y que se extiende a varias células que posiblemente no tendrán ocasión de integrarse en el primordio posterior. Por tanto, nos encontramos ante una situación de competencia celular (marcada por la necesidad de que las células tengan una edad mínima de 4-5 días) y sobre estos elementos se implanta la inducción; una inducción que ofrece caracteres como de contagio por el hecho de que el semicírculo pericíclico reactivo es mayor que la anchura del primordio que hace protrusión. Esa edad necesaria para que las células se encuentren en competencia ya fue estudiada por nosotros en otras tesis y trabajos

anteriores (Vidal MR, 1980; Lloret P, 1983; Casero P, 1984).

Por lo comentado anteriormente queremos aclarar que resulta difícil, de un modo totalmente exacto, reflejar el valor del área de los primordios en estos primeros momentos pues depende de que consideremos implicadas o no las células más marginales. En las determinaciones actuales, y para seguir alguna pauta concreta, hemos valorado únicamente el área resultante de trazar líneas anticlinales en los márgenes de las células que están situadas de forma adyacente al conjunto que aparece empujando a la corteza (o multiplicándose hacia la endodermis). Téngase en cuenta que durante las horas de experiencia, la raíz madre (adventicia) apenas si aumenta su diámetro, y otro tanto ocurre con el cilindro central, con lo que en etapas posteriores al desarrollo de 12 horas, se puede ver que la zona de relación con el primordio viene a ser como de $1/3$ del perímetro del cilindro central y la extensión de células con reacción inicial puede abarcar incluso más de $1/2$ de esa circunferencia. El conjunto ofrece la sospecha de que la inducción pueda provenir inicialmente de algún punto o elemento cercano a esas células reactivas (o incluso ellas mismas) pero no exclusivamente a un fenómeno hormonal

generalizado, puesto que vemos cómo en lugares distintos del mismo nivel pericíclico se observan células sin reacción alguna. Esta manera de enfocar la cuestión serviría también para explicar el hecho conocido (aunque no frecuente) de que a un mismo nivel puedan aparecer más de un punto de desarrollo primordial (dos primordios enfrentados o alguna vez tres).

Respecto a determinar la altura del conjunto primordial inicial o posterior no ofrece los problemas anteriores porque, como ya se indicó en "material y método", la altura fue determinada siempre en el corte central (de mayor extensión) y en su dimensión anticlinal más elevada.

Finalmente comentemos que cualquiera que sea la unidad tomada como de desarrollo inicial del primordio, este valor es el que servirá en cada caso para referirse a las velocidades y demás valores de crecimiento ulteriores, por lo cual, al ser uno mismo el punto de referencia inicial (o muy parecido) las diferencias que se puedan detectar en el desarrollo posterior no podrán ser imputables a variaciones de la situación de partida.

Desde las solas observaciones de la microscopía óptica, no se puede profundizar suficientemente en la determinación del cómo o porqué la ocurrencia del disparo primordial. Los intentos de esclarecimiento llevados a cabo desde hace más de un siglo (Dodel, 1872) hasta recientemente (Barlow y Adams, 1988) se limitan al intento de adscribir a un lugar concreto la zona de iniciación, pero éste es un planteamiento que, dadas las observaciones y posibilidades actuales, resulta un tanto simple. El problema hay que centrarlo en determinar cuál es la causa responsable del disparo y si es una acción que viene desde el exterior o parte de la situación de unas células que en el desarrollo de la adventicia quedaron secuestradas en posición especial, o también si se mezclan ambas posibilidades: un estado de competencia por parte de algunas células del cilindro central - periciclo, endodermis o parénquima interfascicular - y un impulso hormonal venido desde fuera. La variabilidad en la extensión de las iniciales celulares, la posibilidad de existencia de más de un lugar de desarrollo al mismo nivel de la adventicia, y la reacción detectada en esas células periféricas hace pensar en que, si bien van a ser las propias células primordiales las impulsoras del proceso, no se puede descartar una situación de inducción y/o interacción con otros elementos.

En las horas de desarrollo correspondientes al segundo período o grupo II de experiencia (24 horas), es de destacar la aparición de síntomas reactivos en las células inmediatas de la endodermis e incluso en algunas del parénquima cortical, que se encuentran relativamente alejadas. Esta situación viene a incrementar la sospecha de que la reacción de transformación es contagiosa y parte desde algún lugar inicial de los elementos constitutivos del cilindro central (ya sea el propio periciclo, células de xilema o floema e incluso parénquima interfascicular). Pero la situación exacta es difícil de determinar mientras no se haya hecho un estudio exhaustivo y seguramente a microscopía electrónica, de los elementos de la zona. Todas estas consideraciones sobre la necesidad de otros análisis son también válidas para determinar la participación de la endodermis y de otras estructuras colindantes. A este respecto, las opiniones de Chiang (1967), Mallory (1970), Karas y McCully (1973), Danilova (1982), Torrey (1986) o Barlow (1988), podrían definitivamente aclararse cuando se logre conocer los determinantes del disparo y la condición celular que se modifica para que tenga lugar el comienzo de la proliferación.

En la continuación del desarrollo, se aprecia que generalmente, las multiplicaciones ofrecen una ordenación en sus husos o placas metafásicas y su orientación es frecuentemente periclinal, si bien se detectan otras orientaciones del huso o placa celular que influirán sobre todo en las expansiones laterales del primordio. Llama la atención, ya a partir de las 48 horas de desarrollo, el hecho de que el primordio pierda su aspecto de masa celular homogénea con lo que se comienzan a detectar grupos celulares de condición diferente. Tal situación o constitución está ya suficientemente definida alrededor de las 60 horas, y representa unos momentos del desarrollo en los que la masa celular del primordio irrumpe claramente hacia fuera y comienza a presionar y/o a verse obstaculizada por los elementos endodérmicos y de la corteza. La situación coincide, como hemos dicho, con una etapa en la que el primordio comienza a ofrecer signos de constitución autónoma, entendiéndose por tal, los inicios de organización de conjuntos meristemáticos propios, que son prospectivos de un ápice, y de flancos con propias células directoras de las nuevas diferenciaciones que van a tener lugar dentro de la propia estructura.

La constitución primordial, tanto en lo celular como morfológicamente, está ya como órgano diferenciable a las 72 horas, apreciándose claramente diferentes, tal y como se expone en la figura 17, aquellas zonas que conformarán las futuras células iniciales y cofia, epidermis, corteza, cilindro central y su conjunto meristemático apical central. A este respecto, es de comentar que, si bien, tanto en estos momentos como en etapas posteriores, se pueden detectar figuras mitóticas en cualquier lugar del primordio, es en las regiones catalogadas como zonas 1, 3 y 4 donde las divisiones celulares están presentes con preferencia, lo cual indica que son las zonas con ciclos de menor duración, y que son también las que contienen elementos menos diferenciados y que van a contribuir desde estos momentos al mayor crecimiento del primordio. El incremento proliferativo que ocurre cuando se distinguen las zonas 1, 3 y 4 puede determinar el que, entre las 60 y 84 horas de desarrollo, nos encontremos con esos períodos de expansión y mayor crecimiento de la estructura, todo ello por el interior de la corteza adventicia camino de la periferia de esta raíz madre.

A partir de las 48 horas de desarrollo en la zona en donde el primordio contacta con el cilindro central de la

adventicia, se aprecian signos de modificación en algunas células, que se corresponden con vacuolizaciones de las mismas y aumento de tamaño. Esto ocurre también en las regiones marginales y, si bien se siguen observando algunas figuras mitóticas en esta zona basal y tabicaciones paralelas periclinales, se comienza a distinguir claramente una separación entre lo que es el primordio en sí y aquellos elementos basales que más bien corresponden a la raíz madre. Esto, sobre todo, en las secciones marginales del primordio. Con ello se va delimitando el lugar donde se establecerá la definitiva conexión entre los sistemas vasculares de las dos estructuras.

A partir de las 96 horas de desarrollo, la imagen de la raíz primordial ofrece ya un considerable grado de desarrollo en cuanto a su organización meristemática y al establecimiento de regiones claramente distinguibles. En esta situación la punta primordial se está acercando a las zonas más periféricas o epidermis adventicial, y las células corticales de estos lugares aparecen como comprimidas o desplazadas por el empuje del primordio. El proceso camina ahora más uniformemente observándose una similitud estructural entre la imagen a las 108 horas de desarrollo y la propia de las 120 horas. Puede dar la impresión de un

incremento (al menos aparente) del número de mitosis y una aproximación en los tamaños primordiales en relación con los cambios más drásticos que hemos detectado en las etapas anteriores.

Más allá de las 120 horas no se realizaron estudios por varias razones: a) El hecho de considerar que llegados a ese punto, se ha cubierto el proyecto biológico de organización de un primordio, que ya caminará por sí solo en el exterior; b) el hecho de que al irrumpir el primordio en superficie va a tener lugar un cambio de relación ambiental y c) el hecho, no menos práctico, de que en algún momento y lugar había que limitar las experiencias. Todo ello sin menoscabo o reconocimiento de la importancia que pueda tener el continuar los estudios más allá del momento en que han quedado detenidos en este trabajo presente. Con todo, aún quedan múltiples aspectos a estudiar dentro del período analizado, como son: los de profundizar en la situación de las paredes celulares, Karas y McCully (1973); el estado del material celular entre los lugares de iniciación y las posibles cadenas de iniciación o modelos de disparo (Mallory, 1970; Casero, 1981; Abadía-Fenoll 1982; Charlton, 1983; Pulgarín, 1988; etc.); los factores que favorecen o dificultan la competencia entre el primordio que avanza y

los tejidos adventiciales que han de atravesarse (Eames, 1947; Bonett, 1966; Bell, 1970; McLeod, 1976); pero son aspectos que, si bien importantes, resultan paralelos y el atenderlos todos se saldría de nuestra intención y habría hecho interminable este trabajo de tesis.

2.- Estudios sobre la altura, área y volúmenes de los distintos primordios.

Dadas las diferencias y peculiaridades encontradas al analizar la constitución de los diversos tipos de primordios, se quiso conocer la realidad de esas variaciones aparentes y para ello se determinó el estudiar los valores de la altura máxima de los primordios, del área del corte mayor o central en cada primordio (en dirección transversal al eje longitudinal adventicial) y, finalmente, el valor en volumen de cada tipo a partir de una muestra en número significativo de secciones histológicas. Con estos análisis se pretendía obtener información sobre los pormenores del tipo de desarrollo que estábamos apreciando, principalmente sobre la velocidad de crecimiento.

Cada estudio se concreta en la obtención del valor medio del conjunto de medidas realizadas en cada caso y en los períodos de las 12 horas que comprende cada experiencia (I a X). Quiere ello decir, que el valor con el que nos movemos no es, ni el menor ni el mayor sino el valor medio de los obtenidos en ese período de 12 horas. Lógicamente no se puede saber la hora exacta en que aparece un primordio a menos que, a lo largo de días, meses y años que ha durado el

trabajo, hubiera habido un equipo observando constantemente (24 horas) lo que ocurría. Se optó por observar esos períodos de 12 horas, lo cual ha supuesto bastante esfuerzo en las primeras observaciones y algún que otro sacrificio nocturno.

Es importante aclarar, como ya hicimos al principio, el sistema de trabajo y catalogación para entender las experiencias. En el grupo I (experiencia de 12 horas de incubación), tenemos un valor medio de desarrollo que representa lo ocurrido en esas 12 horas, si bien habrá primordios que salieron en los primeros momentos y otros en los finales (justo antes de la observación o recogida de raíces). De entre todos los primordios, habrá uno que ofrecerá el desarrollo mayor, este primordio o valor conviene tenerlo en cuenta porque nos sirve de referencia para saber que cualquiera que sea el momento de emergencia (dentro de esas 12 horas) y la potencia adventicia, el máximo de crecimiento posible estará en ese valor superior. La ventaja de trabajar con valores medios está: Primero en que se cortan las posibles anomalías de raíces que se comporten con crecimiento lento o rápido extremo y, segundo, que al correlacionar unas raíces con otras estamos moviéndonos dentro de tratamientos estadísticamente

manejables. El valor de anotar el primordio con mayor crecimiento estriba, como ya se ha dicho, en que al estudiar el grupo siguiente podemos estimar que todos los primordios de este nuevo grupo cuyo tamaño esté por debajo de ese máximo anterior (grupo precedente) no pueden haber crecido más de esa edad. De esta forma sabemos el valor medio de un tipo y su valor máximo, y cuando pasamos al tipo siguiente (aún sin haber hecho guardia continua), podremos saber qué primordios estuvieron creciendo 12 horas con seguridad (valores por debajo del máximo anterior) y cuáles crecieron más de 12 horas porque su tamaño es superior al mayor del grupo anterior. Así tenemos catalogados el tipo 1 y el tipo 2; si ahora repetimos ordenada y consecutivamente el proceso con los grupos de experiencia III, IV, V, etc., podremos, en cada caso y como se expuso al principio de este comentario, ir conociendo la situación y número de primordios que salieron al comienzo de cada experiencia (y que serán los más viejos). Luego clasificaremos los que salieron después - y por tanto son más pequeños- y, finalmente, los que salieron en las últimas 12 horas y son, por tanto, iguales a los que salieron en la experiencia tipo 1 (cuando menos en su tamaño).

Ahora, con los primordios catalogados en cada momento,

podremos establecer grupos conjuntos provenientes de las distintas experiencias y comprobar, de un lado, si hay paralelismo en el crecimiento y de otro, saber si celular y estructuralmente se siguen o no, en estos desarrollos, patrones de diferenciación. En cada caso la velocidad de crecimiento se obtuvo dividiendo el tamaño medio obtenido por el número de horas de crecimiento. Este valor puede referirse o bien a cada intervalo o grupo de horas, y entonces serán seis horas de valor medio en cada caso, o bien al valor del mayor primordio de cada tipo, y entonces habrá que dividir el valor mayor por el número total de horas en que se tuvo la experiencia). Como lo que nos interesa es saber lo que ocurre en los sucesivos períodos de 12 horas, el valor obtenido y reflejado en las tablas correspondientes ha sido, para cada velocidad calculada, el del cociente entre los valores medios de período -en tamaño- y ese valor medio en horas de experiencia -que es de 6 horas-. Cada tabla recoge así sus contenidos en grupos de 12 en 12 horas y refiere su velocidad de crecimiento al grupo base, menor o primero de cada experiencia. Con ello, también al operar sobre el máximo, no se cometerán errores de clasificación cuando se detecten diferencias.

A efectos de terminar de entender el sistema establecido y no caer en círculos dudosos, es conveniente aclarar que, si bien la potencia de las diversas adventicias puede variar y el número de primordios puede influir en la salida o crecimiento de los nuevos conforme la experiencia vaya siendo más larga, entendemos que, al trabajar con valores medios y dado que el número de observaciones realizadas es elevado, se eliminan esas dificultades, pero además, si la existencia de primordios más viejos afectara a la velocidad de los nuevos, lo haría sobre todos los existentes y entonces no obtendríamos cambios de velocidad. Ya posteriormente analizaremos lo que puede pasar con tal circunstancia.

Cabe preguntarse si la velocidad de crecimiento puede afectarse en virtud del número de primordios, creciendo más rápidamente los nuevos o últimos en salir, lo que determinaría pocos primordios de tamaño pequeño y acumulaciones en los tamaños mayores. Algo de esto ocurre, pero por variación en la velocidad y no en el número de primordios como veremos después. Si por otro lado el número lo que hiciera es frenar la disminución del crecimiento, eso no iría en contra de lo que apreciamos, pero tal y como veremos después este segundo caso no se produce ni en la

velocidad ni en el número, sino que, cuanto más larga es una experiencia, menos primordios tenemos de pequeño tamaño. El caso de influencia aceleradora habrá que tenerlo en cuenta más adelante, pero de momento podremos adelantar que: a) los primordios catalogados como pertenecientes a un grupo, sea cual sea la duración de la experiencia, ofrecen iguales características morfológicas b) las variaciones que iremos relatando nos avalan el que el tipo de catalogación empleado ofrece una curva fluctuante. Ciertamente el hecho de que la morfología de cada tipo sea igual, venga de la clase de experiencia que venga, es un aval considerable a las deducciones que estamos haciendo. Téngase en cuenta que los primordios se han catalogado por caracteres que ofrecían unas condiciones de morfología estructural general y de constitución celular particular, que se repiten como iguales en los primordios catalogados dentro de cada tipo, aunque la situación de su ambiente varíe por proceder de experiencias o grupos diferentes.

A partir de las medidas realizadas se confeccionaron cuadros, tablas y gráficas que eran análogos para los valores representativos de: las alturas, las áreas o los volúmenes. Las pautas seguidas fueron las mismas en cada caso. Para comentar y explicar su contenido nos vamos a

referir a uno de ellos (p.e. los valores de altura) y posteriormente analizaremos conjuntamente los tres tipos de valores.

Los valores de la altura primordial (corte central en su eje mayor) están reflejados en las tablas 1 a 10, con estos valores se confeccionaron los de las tablas 11 a 20; a partir de aquí, y con los correspondientes a las alturas medias y velocidad de desarrollo en altura, se construyeron las gráficas 1 a 9.

En las tablas 11 a 20 se refleja, en la columna 2 el valor medio de altura que cada tipo catalogado vino dando y con tales valores se fueron confeccionando las gráficas "a" (1 a 9). En la columna 4, al dividir esos valores de la columna 2 (altura) por 6 (horas de desarrollo medio), se nos van dando las correspondientes velocidades de crecimiento y, en la columna 5 estas velocidades son referidas en índices a la primera medida o base, con ésto obtenemos un mejor sentido de los incrementos o variación en la velocidad de desarrollo primordial.

Con estos valores de la columna 5 de las distintas tablas se han ido confeccionando las gráficas "b" (1 a 9).

Al comparar entre si tanto las gráficas "a" como las "b", se aprecia que cada gráfica es como una continuación o prolongación de las anteriores, y la gráfica final viene a ser como un resumen, y ésto ocurrió así aunque cada una de ellas ha sido confeccionada desde su propio grupo, sin tomar como partida los valores anteriores y sin tener en cuenta los otros incrementos o disminuciones; sólo se repetía el método de trabajo. Se puede apreciar que, en las gráficas tipo "a", la pendiente y, con ello, las distancias entre los distintos valores, es mayor en unos lugares que en otros y por ello, para hacer mas visibles estas diferencias se confeccionaron las gráficas tipo "b" de incrementos, en las que resulta más palpable la modificación. Al seguir las curvas tanto en sus correlativas construcciones como al estudiar cada curva independientemente, se puede ver que en las primeras etapas (tipos 1 a 3) se asiste a un incremento ligero en la velocidad de desarrollo de la altura de los primordios, etapa que es seguida de un enlentecimiento que concluye en la hora 60, alrededor de la cual tiene lugar un drástico disparo del crecimiento hasta el tipo 7 (hora 84). Despues hay una nueva caída hasta la hora 108 y luego un ligero ascenso coincidiendo con el momento de salida del primordio al exterior de la superficie adventicial. Hay que tener en cuenta que, si bien cada tipo es recogido en un

punto concreto de la gráfica que ha sido numerado del 1 al 10, ese punto representa un valor medio de un grupo de horas que, en su conjunto (y de 12 en 12) hacen el que los acontecimientos, si bien se refieren a ese valor puntual en el eje "X", en realidad el proceso está ocurriendo unas horas antes y por ello, en algunos momentos, preferimos hablar de procesos ocurridos alrededor de tal o cual período (tal o cual hora) que hablar de su momento justo; lo contrario tiene mucho menos sentido, además de que ya sabemos el que, cuando morfológicamente se detecta una variación, ha tenido previamente que tener lugar una modificación biológica de tipo bioquímico, fisiológico o de carácter previo genético.

Concluidas las observaciones anteriormente expresadas y con el fin de eliminar la posibilidad de que con el tiempo no creciera algún tipo de primordio y de que se estuvieran dando cambios por la influencia de primordios vecinos, se realizó un análisis para valorar la existencia de primordios pequeños en cada experiencia. Esta situación es la que aparece en la gráfica 10 y ya se puede ver, que en todas las experiencias, hay primordios pequeños indicativos de que no parecen existir especiales diferencias entre la situación de un primordio que sale cuando todavía hay pocos emergidos y

uno que lo hace tardíamente y en una experiencia que haya sido de más larga duración de incubación.

Al realizar estudios sobre los valores del área ofrecida por el corte histológico central y el volumen en cada tipo de primordio, se empleó, como ha sido dicho, el mismo sistema seguido al analizar las alturas. Las tablas, gráficas y curvas para áreas y volúmenes son expuestas en el capítulo correspondiente de "observaciones y resultados". Allí se puede comprobar cómo las curvas son en cada caso muy parecidas entre sí, sobre todo a lo que ascenso y descenso de la curva se refiere. Con ello se nos indica que, para los efectos de estudiar el comportamiento de la velocidad de crecimiento primordial, resultaría análogo el tomar como parámetro indicativo la altura, el área o el volumen de nuestros objetos de análisis.

En cada uno de los tres casos de estos parámetros estudiados, además de las curvas propias de cada grupo, se realizaron curvas completas obtenidas a partir de todos los primordios analizados. Es decir, se hicieron curvas cuyos valores están expuestos en las gráficas 29 y 30 para las alturas, 32 y 33 para las áreas y 34 y 35 para los volúmenes, curvas que se obtienen tomando todos los

primordios de tipo 1 cualquiera que sea su procedencia, y lo mismo con todos los de tipo 2, 3, 4, etc.. Con ello se obtienen esas curvas generales (gráficas 29 a 35) las cuales ofrecen unos perfiles que son muy parecidos, por no decir iguales, a los que se obtuvieron desde cada grupo aisladamente, indicándose con ello la similitud de comportamiento del desarrollo en cualquiera de los tipos de experiencia.

3.- Consideraciones sobre la catalogación de estos valores de crecimiento.

Realizado el estudio antedicho con los valores sobre incremento de velocidad (columna 5 de las tablas de crecimiento), y sus curvas generales para altura, áreas y volúmenes, se confeccionó la gráfica 37 en la que conjuntamente aparecen para su comparación los perfiles de las tres curvas. Se aprecia que el sentido de las curvas es el mismo en todos los casos y que los valores en altura y área aparecen más paralelos, mientras que el volumen es el que ofrece alguna variación en el presente análisis. Esta diferencia que es más de cantidad que de sentido de la curva, se refleja sobre todo en el descenso que aparece entre las horas 84 y 108, que es menos acusado para los valores de volúmenes que para altura y área. La explicación clara de esta pequeña modificación es porque, el descenso detectado en altura y área, en los que a velocidad de desarrollo se refiere, es lineal o areal y cuando la longitud y área del corte central se ven frenados, el volumen lo acusa menos al ocurrir que el primordio se ensancha algo más en las zonas superior e inferior del mismo, con lo que las variaciones de volumen son menos acusadas; con todo vemos no se invierte el sentido de la

curva.

Junto a estos análisis sobre el carácter general de lo que ocurre con la velocidad de desarrollo, es de interés el considerar los momentos claves en los que aparecen los puntos de descenso, ascenso o inflexión a lo largo del estudio de la constitución de la raiz primordial. El que al principio del desarrollo (hasta la hora 36) haya un ascenso de la velocidad de crecimiento, no debe extrañar porque estamos ante una población celular que se está multiplicando sin otra perspectiva que la de aumentar en las direcciones analizadas. Pero a partir de esos primeros estadios, la velocidad desciende de forma significativa, entablándose la sospecha de que hay una especie de modificación de los ciclos de división o enlentecimiento en el comportamiento de las células. Claro está que ésto solo podrá comprobarse con estudios directos de la duración de los ciclos, lo que sí puede influir en el crecimiento es la aparición de focos nuevos de multiplicación. Para poder opinar con más información a esta situación hay pues que estudiar lo que ocurre con los tamaños celulares, número celular y número de mitosis y de ésto ya trataremos posteriormente. De momento y desde los datos hasta ahora expuestos lo que hay que comentar es el hecho estructural de que, entre las 36 y las

60 horas parece como si la endodermis y el espacio ocupado por la corteza adventicial, representaran un freno a la expansión primordial, y por otro lado el que las modificaciones ocurridas en estos momentos no son debidas a causas exteriores al primordio o su vecindad, porque de ser asi todos los primordios en crecimiento se verían afectados y el modelo se alteraría complejamente. Es pues, fundamentalmente desde el propio primordio y su relación con la endodermis y corteza adyacente donde el desarrollo se lleva a cabo y no parece probable que la influencia extraprimordial de factores hormonales generales sean lo determinante, porque éstos tendrían que afectar a todos los primordios nuevos y viejos. Más bien, por tanto, el cuadro ofrece todas las características de comportarse con arreglo a influencias originadas en la propia disposición del primordio y su ambiente inmediato.

El ascenso en desarrollo que tiene lugar entre la hora 60 y 84 coincide con los momentos en que el primordio ha rebasado claramente la endodermis y se detecta una incipiente organización apical del mismo. Todo lo cual proporcionará, sin duda, una mejor libertad de expansión de la estructura y dos centros de proliferación celular: el basal, junto al polo xilemático central adventicial, y el

apical o conjunto celular extremo del propio primordio en proliferación. A estas dos situaciones puede deberse ese incremento en la velocidad de crecimiento de estos períodos. Contrariamente, cuando el primordio se acerca a la superficie epidérmica de la adventicia, va a encontrar un nuevo freno y por ello tal vez baja de nuevo la velocidad de desarrollo y tal vez no tanto influya aquí la proliferación celular, lo cual explica, que si hay un cierto enlentecimiento en el crecer en longitud lo sea menos en el volumen ya que sus células se extienden mayormente hacia los flancos superior e inferior que hacia delante. Con todo, y a falta de otros estudios, no se puede negar la posibilidad de que el impulso en crecimiento entre las horas 60 y 84 no pueda estar "conjuntamente" inducido por algún factor hormonal general, pero en todo caso será un factor conjunto y en relación con la propia situación del ápice primordial, y no de impulso general, pues como hemos dicho tendría que actuar igualmente sobre todo el resto de primordios en desarrollo y tendría que coincidir con otras velocidades de crecimiento detectadas para muchos de ellos, lo cual es incasable o incongruente.

Desde que Zobel (1973, 1974) consiguió un mutante sin desarrollo de laterales, no puede negarse la existencia de

un control e influencia genética en los procesos de desarrollo que estamos observando; pero si estos estudios no se prosiguen y profundizan, decir genéticamente es como no decir nada, porque el problema de los disparos y frenos en el desarrollo ya hemos dicho que pueden venir desde dentro de la propia estructura o desde fuera y si según esta bibliografía, es necesario o conveniente el etileno y su enzima sintetizante en el desarrollo, el problema será aclarar si éstos influyen desde la adventicia únicamente o desde la reacción del propio material y determinar el mecanismo de cómo se activan o frenan las proliferaciones; porque aquí es donde las diversas células primordiales tendrían que manifestar la diferencia de su condición. En este sentido podemos preguntarnos ¿cuál es la función esencial de las auxinas o el indol-acético (IAA): producir la inducción directa (Thimann, 1963; Wightman, 1980; Clarlton, 1983; Blakely, 1986) o favorecer las condiciones que desbloquean el proceso llamado de desdiferenciación?. Si, como comunica Blakely (1979), las células períciclicas están como frenadas en G-2 y las auxinas las impulsan hacia la mitosis, la inducción lo que produce es una liberación más que un cambio esencial y entonces son posteriormente las propias células las que seguirían el desarrollo. Lo mismo, pero con acción contraria, puede pensarse de las citokininas

y el ácido abscísico (Torrey, 1962; Bottger, 1974; Wightmann, 1980, etc.). Todo parece indicar que un posible balanceo entre hormonas y una situación de competencia del propio primordio van guiando un proceso, que es autónomo y acabará por producir sus propias hormonas, pero que aparece rodeado de factores ambientales desde la adventicia (Torrey, 1950; Pecket, 1957; Dyanat-Nejad, 1972; Vidal, 1984; Lloret, 1984, 1988) y/o desde el exterior (López-Sáez, 1969; Brown, 1951; McLeod, 1982; Stone, 1983; Barlow, 1988; etc).

4.- Sobre la frecuencia de primordios emergidos a lo largo de las experiencias.

De todo lo expuesto se desprende directamente que tanto para comprender más enteramente el proceso como para completar el modelo, se nos hacía conveniente el estudiar cuál era el patron numérico de tipos de primordios y su posible emergencia en cada experiencia realizada, y ello de acuerdo con cada uno de los tipos primordiales catalogados, cualquiera que sea su grupo de experiencia. Comencemos comentando o recordando que nuestro trabajo se realizó estudiando el tercio central o región media de la longitud total de las raices adventicias que se emplearon para el análisis presente. Esto se hizo así, porque sabemos que en el tercio basal de las raices adventicias, y de acuerdo con nuestros estudios anteriores (Abadía-Fenoll, 1982 y 1984; Vidal, 1980) el número de primordios es muy escaso y en el tercio apical, una vez decapitada la adventicia, el número de primordios que salen está tan incrementado que quisimos eliminar las posibles influencias de esta circunstancia. Por tanto, pensamos que el mejor modelo para conocer las variaciones a lo largo del desarrollo y para analizar los factores posibles, externos o no, que inciden en tal desarrollo, es el que se puede

obtener a partir del estudio en el tercio central de la adventicia. Esto no quiere decir que el tercio apical (más complejo en su reacción) no pueda dar resultados análogos o que ofrezcan algún otro interés, pero no nos pareció oportuno y sobre todo para nuestra intención, tomarlo como zona de experiencia. El tercio basal por supuesto no nos valía dada su escasez de primordios.

En el cuadro 1 (pg. 309) se expresan los datos sobre el número de primordios que existen en cada grupo y tipo. En el cuadro se señala con una línea continua el momento en que mayor número de los mismos se acumulan dentro de cada tipo. Se puede apreciar que hacia las 24 horas de incubación y hacia las 72 horas hay dos momentos de máxima catalogación. Hay que tener en cuenta que la columna "a" se corresponde en cada tipo con los primordios que en cada caso fueron los primeros en salir y son por tanto los más viejos de cada grupo; esto nos hace ver que cada grupo tenga en relación con el anterior un valor más en la tabla y por tanto que los tipos equivalentes de primordios se encuentren desplazados un lugar hacia la derecha en relación con los del grupo anterior; por ésto, si unimos esos datos con una línea veremos su correlación y como en esas horas 24 y 72 son donde se detecta mayor número. Claro está que, como uno de

estos mayores números está en torno a las 72 horas, cuando la incubación dura menos tiempo tal valor no aparecerá y cuando la incubación dura más de 72 horas los tipos de inferior duración aparecen con valores muy bajos porque las adventicias están saturadas. Esto último puede deberse bien a que se han agotado la mayor parte de los lugares en donde podían salir los primordios y a que la raíz adventicia ya es suficientemente vieja como para ir perdiendo competencia. El cuadro 1 nos expone el número absoluto de primordios y, por lo mismo, con el fin de hacer la cifra correcta y en relación con el número de adventicias empleadas, se ha confeccionado el cuadro 2 (pg. 313) en el que cada valor del cuadro 1 es dividido por el número de adventicias que lo produjo. En principio, se puede ver que se mantienen esos valores máximos para las 72 y 24 horas (conectados por líneas continuas). ¿Por qué el mayor número de primordios catalogados ofrece el tamaño y estructura propio de 24 horas si la adventicia estuvo menos de 60 horas en incubación y el tamaño y estructura propios de las 72 horas si estuvo más de 60 horas de incubación?. El análisis puede hacerse separadamente en los dos grupos y ver que el punto de inflexión vuelve a ser las 60 horas. Hacia la hora 60 ya hemos visto que hay un descenso en la velocidad de crecimiento predicho en la hora 36 de un ascenso, esto

indica que puede haber una acumulación de tamaño en las etapas anteriores que, junto al mayor número de salida que apreciamos en las primeras 24 horas, hace que tenga lugar una acumulación de tamaños en esos momentos (24-36 horas). Después, si la incubación prosigue y pasamos a 72, 84 horas, etc. como tiene lugar un incremento de velocidad, volvemos a encontrar acumulación en los primordios de 72 y 84 horas de tamaño (grupos D y E del cuadro 2). A partir de estos momentos y como ya hemos dicho, el número de primordios es escaso porque la edad de la adventicia ya no permite por espacio y por competencia una mayor salida. Las gráficas 38 a 46 nos exponen más demostrativamente el sentido de acumulación en esos dos momentos (24 y 72 horas). Es curioso a este respecto el que en la experiencia VI, que es la del momento de inflexión (es decir después de las 60 horas) tengamos dos máximos uno de 24 y otro de 72 horas, lo que representa el cambio que hemos comentado ya anteriormente. Los cuadros 3 y 4 (pgs. 320 y 321) expresan en porcentajes los valores antedichos y repiten la situación, no teniendo otro sentido útil que poder acceder a otros estudios como por ejemplo el del cuadro 5 (pg. 322) que ofrece el promedio de primordios en relación con el total obtenido a partir de todas las experiencias. Esta situación y la suma correspondiente es reflejada en el diagrama 1 (pg. 323) y en

él queda claro que son los máximos los dos tipos de primordios 2 y 6, con un 26.5% y un 25.8% respectivamente. Son por tanto los porcentajes ofrecidos de número de primordios en estructura y tamaño de 24 y 72 horas.

Hay que deducir de todo lo expuesto sobre el número de primordios y su distribución que los diferentes cuadros de valores repiten la circunstancia (incremento de valores entre 24 y 36 horas y su situación entre 72 y 84 horas) de lo ya encontrado sobre velocidad de crecimiento; si bien allí se reflejaba el tamaño de la estructura y sus variaciones y aquí es el número de tipo de primordio el que viene influenciado por el acúmulo en determinados momentos, todo bajo la influencia de la velocidad de crecimiento que explica los cambios detectados. Es también de repetir aquí que la estructura de cada primordio se mantiene, aunque el número de primordios sea alto o bajo y aún cuando la incubación sea larga o corta; es decir, que los primordios de 12 o 24 horas de tamaño y tiempo de crecimiento que pertenecen a la adventicia de 120 horas de incubación, ofrecen caracteres análogos (por no decir idénticos) a los de 12 horas de la experiencia primera o a los de 12 y 24 de la segunda, etc..

El sentido general que se puede deducir al estudiar la distribución del número de primordios nos ayuda de forma considerable a entender lo que está ocurriendo con los diferentes tipos de desarrollo; para ello hemos de detenernos a estudiar los contenidos expuestos en los cuadros 1 a 5. El cuadro 1 ofrece un menor interés dado que contiene los valores totales; la información para nuestro interés está mucho mejor reflejada en el cuadro 2 y siguientes pues muestran valores medios y porcentajes cuyo sentido real es mucho mejor para comparaciones. La forma de entender el cuadro 2 es la de dividir los resultados en dos bloques (I a V) y (VII a X) unidos por la experiencia VI en la que contamos con un tipo máximo de 72 horas de desarrollo.

Por debajo del grupo VI tenemos los diversos tipos que estuvieron creciendo sucesivamente entre 0 y 60 horas. En todo el conjunto de datos ofrecidos en estos grupos vemos (unidos por una línea) que existe un mayor número de primordios con características de 24 y 36 horas. Es claro que entre las 12 y 24 horas han salido, en estos primeros momentos, más primordios que entre las 0 y 12 horas (datos observables en las experiencias I y II). En las experiencias

III, IV y V, el tipo de primordios con mayor número de individuos se corresponde también con los de 24 horas. Aquí hay que entender que los primordios de 60 y 48 horas (cuyos valores están en las columnas 'a' y 'b') salieron en las primeras 12 y 24 horas de incubación, ¿cómo es que su número es menor que en los tipos de 36 y 24 (que han salido después)? La contestación es clara: como a partir de las 36 horas hay un freno en el crecimiento, los tipos estructurales quedan enlentecidos perteneciendo al grupo de 36 y algo al de 24 horas. Cuando la adventicia lleva más horas de incubación y siguen saliendo primordios, resultará que los nuevos primordios que salgan dispondrán de únicamente 36 o 24 o 12 horas para crecer y aquí pueden ocurrir dos situaciones; que el número de primordios que emergen sea análogo a los de horas anteriores y con ello tenemos mayor cifra en 24 y 36, porque estos valores se suman a los anteriores algo retenidos por el freno que hay en aquéllos que salieron primero; la otra posibilidad es que pasadas las 36 primeras horas salgan más primordios, pero los valores de la tabla que expresan el número por adventicia -de forma independiente- nos dan bajos valores (0.22, 0.78, 0.69) y la suma ($\leq \bar{x}$) expresa que a partir de las 36 horas de incubación no hay incrementos considerables de emergencia de primordios. Por tanto, es claro, que si

entre 24 y 36 horas de incubación vemos mayor número de primordios con esos tamaños, entendemos que lo que ha ocurrido es un frenado más un mayor número en los de 24-36 horas. También entendemos que en la velocidad de crecimiento y número de primordios acumulados en un punto (o tipo), es evidente, que aunque hablemos de incremento o variación en un lugar, es en las horas anteriores a ese punto donde está frenándose el proceso, ya sea de enlentecimiento o de incremento de la velocidad.

Decíamos en capítulos anteriores que al llegar a las 60 horas tiene lugar una inflexión; esta situación aparece en la experiencia VI. Aquí se repiten los números elevados de primordios tipo 24 horas y tipo 36 horas (por la acumulación que acabamos de explicar) pero aparece un nuevo valor que es elevado y es en los primordios que tienen 72 horas (es decir los que salieron inmediatamente después de iniciada esta incubación). ¿Por qué?, pues porque en torno a las 60 horas tiene lugar un incremento en la velocidad de desarrollo y un buen número de los primordios (2 de media) alcanzan el tamaño propio y nuevo de 72 horas (cuestión que no se puede dudar por ser tiempo final de experiencia).

A partir de este momento nos encontramos con las

experiencias de los grupos VII al X. ¿Que ocurre en ellos?. A partir de este nuevo momento hay un descenso drástico en la posibilidad de emergencia; esto se puede entender porque si observamos la Σx en cada experiencia, no salen nuevos primordios después de las 36 horas. Vemos que a partir de las 24-36 horas de incubación el número de primordios oscila y se mantiene entre 5.5 y 6.5 aproximadamente; esto quiere decir que llegado un momento de incubación han salido unas cifras que ya se incrementarán escasamente y que los cambios que ocurran en las velocidades serán no por la influencia de los nuevos primordios sino por razones de comportamiento de los propios primordios. Debido a esto, encontraremos números bajos en la cantidad total de tipos nuevos salidos después de las 48 horas y valores altos de tamaños acumulados en las 72 y 84 horas (valores unidos por líneas). Esto es así porque al igual que ocurría en los primeros grupos de la tabla, el incremento de la velocidad a partir de 60 horas acumula primordios aquí (72-84 horas). Posteriormente asistimos al nuevo frenado (aunque sea mecánico) a partir de las 84 horas lo que junto a la baja emergencia hace que encontremos menos primordios de 120, 108 y 96 horas que de 72 y 84.

De este modo vemos como el número de tipos de

primordios detectados en cada grupo de experiencia corrobora el modelo de velocidad de desarrollo y emergencia del que venimos hablando. Resaltemos, a este respecto, lo ya dicho de que si el número de nuevos primordios a partir de las 36-48 horas de incubación de adventicias es escaso, resulta evidente que las modificaciones en velocidad de crecimiento no parten de una influencia ocurrida por la presencia de nuevos.

Aclaremos finalmente que las fluctuaciones que apreciamos en general en la suma de primordios por adventicia (\bar{x} = entre 5.5 y 6.5 aproximadamente) supone un valor de diferencia escasa puesto que representa un +/- 1 y dado que todas las adventicias no son de igual potencia proliferativa y que su longitud también puede cambiar dentro de unos límites, no es de extrañar que en un grupo experimental aparezca algún primordio más que en los otros y a ello se deben las fluctuaciones detectadas en las sumas; también vemos que no son fluctuaciones acumulativas sino que en el conjunto de todo el estudio suben y bajan dentro de ese +/- 1 primordio.

El hecho de que Bunning (1953), Riopel (1966, 1969) y Mallory (1970), etc., encontraran que el número de iniciales

primordiales estudiables parece ser superior al número posterior de primordios emergidos de la raíz madre, sugirió la posibilidad de que los primordios inhiben en una distancia la formación de otros y esto influye en el patrón de distribución y frecuencia primordial. La cuestión que se sugiere entonces es dilucidar si, como principio, todas las células del periciclo están potencialmente capacitadas para dejarse inducir al disparo, o si son grupos separados a lo largo de la adventicia y que, cuando alguno prolifera, frena a la situación de las vecinas. La existencia detectada por varios autores sobre desarrollo de patrones en fila parece indicar que no toda la vaina periclica está en competencia; la interinfluencia del número sobre la salida de vecinos o del incremento de PRL al decapitar la adventicia, parece hablar de un estado de predeterminación generalizada. ¿Cómo resolver la cuestión?. Como ya dijimos con anterioridad, nuevos ensayos realizados en microscopía electrónica, citogenética y un estudio directo y más detenido de la división celular están siendo necesarios en este punto. De cualquier forma, lo que parece claro, desde el estudio aquí realizado, es que -una vez que se ha puesto en marcha el desarrollo y desde luego a partir de las 24 horas-, el patrón de constitución se repite, cualquiera que sea el momento de edad de la raíz adventicia en que se desarrolla

el primordio, si bien no es menos cierto que, conforme la zona de raíz adventicia (donde se va a formar un primordio) es más vieja, menos posibilidades hay de salida de nuevos primordios; es una situación en la que indudablemente también influirán problemas de competencia y de espacio o número de los primordios ya emergidos. En cualquier caso, lo que no parece aceptable es que, si un primordio ha alcanzado pasar de 24 horas de desarrollo, pueda ser reabsorbido y desaparecer por inhibición de los vecinos. De todas formas, este presente estudio, se realizó sobre lo que se detecta y no sobre lo que no llega a formarse.

5.- Valores citométricos y de proliferación celular.

Vistas las circunstancias de desarrollo que han sido comentadas en los capítulos anteriores, nos pareció entonces que el estudio necesitaba comprobar la situación del tamaño de las células y sus mitosis primordiales, con el fin de determinar cuál podría ser la causa principal de las variaciones detectadas en la velocidad y condiciones del crecimiento. Comentemos, pues, a continuación los valores obtenidos cuando se midieron los tamaños celulares y la densidad mitótica en las diversas etapas de los primordios analizados.

TAMAÑO CELULAR.

El cuadro 6 ofrece los valores de los dos diámetros estudiados y medidos en las células de los diferentes tipos primordiales y en las distintas zonas constitutivas del corte central, cuando esas zonas eran distinguibles. Como quiera que las células de este material son aproximadamente cuadradas o rectangulares, consideramos en el momento de programar el estudio que la medida de los dos diámetros mayores en dirección anticlinal y periclinal nos proporcionaría valores útiles para poder conocer el tamaño

aproximado del área celular en cada caso. Estos valores son los que quedan calculados en los cuadros 7 y 8. Los cálculos, que siempre han sido realizados tomando un número superior de células al que sería necesario para ser fiable, se hicieron únicamente con vistas a calcular el área celular, porque es este valor el que resulta suficiente para conocer la influencia que puedan tener los tamaños celulares en la velocidad de desarrollo en la altura del primordio o en el área del corte central y ya hemos visto que cualquiera de estos parámetros resulta equivalente para seguir la evolución del primordio.

Hasta llegar al tipo 5 (60 horas de desarrollo) las células de las distintas regiones experimentan tamaños muy iguales. Téngase en cuenta que una célula de área de $400 \mu\text{m}^2$ supone unas $20 \times 20 \mu\text{m}$ de lado o $22 \times 18 \mu\text{m}$ si es algo rectangular y, que una diferencia de 2 micras en una dimensión y una micra en la otra, supone pasar a un valor de $340 \mu\text{m}^2$, lo cual en área supone 60 micras menos y sin embargo, la variación en longitud (o lado) son valores que están dentro de un error aceptable o posible al hacer las medidas. Pero además ha resultado que los tamaños celulares obtenidos para el tipo 6 (72 horas) son menores que los de tipos inferiores, todo lo cual viene a decir que no es

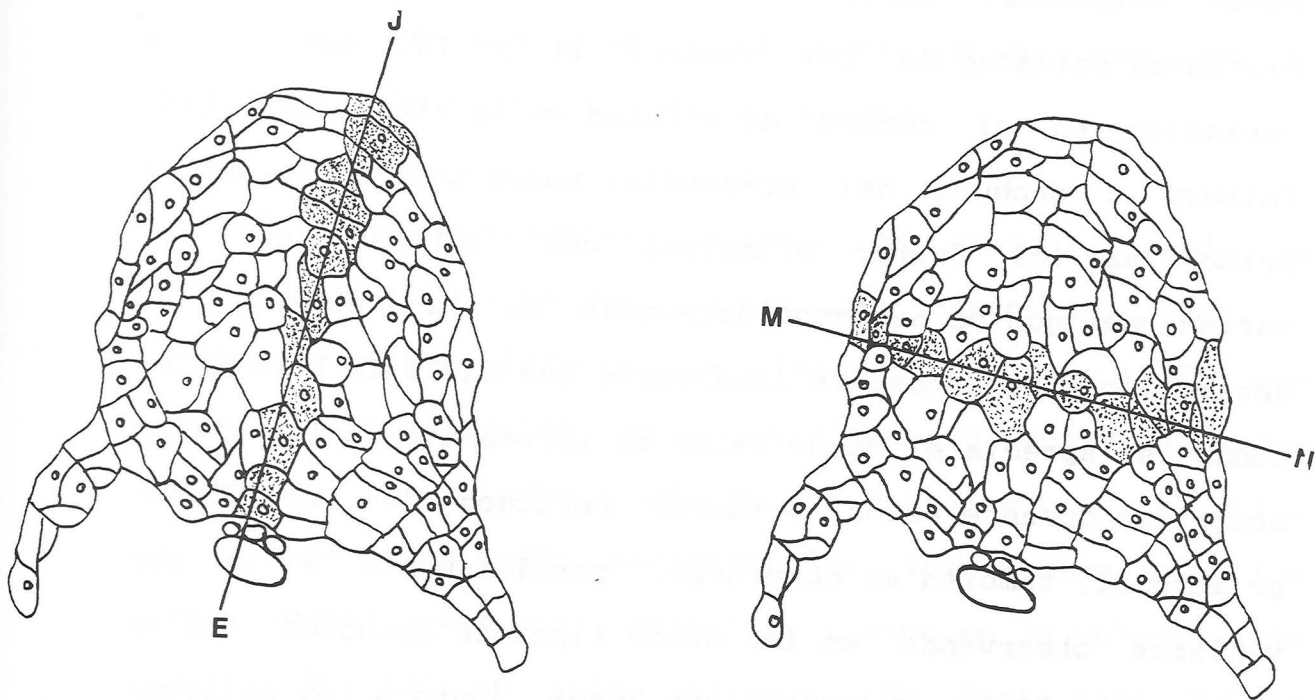
posible el que las variaciones de incremento de velocidad se deban a los tamaños celulares ya que en el tipo 6 se ve un menor tamaño y en el tipo 5 (60 horas) la inflexión no puede ser debida a los tamaños de las células que no son menores que en el tipo de 72 horas.

A partir del grupo 6, la comparación puede hacerse ya globalmente o ya por zonas delimitadas. Al apreciar los valores obtenidos hay que comentar que:

- El crecimiento en altura es el resultado de medir las células que se desarrollan en dirección anticlinal y la suma en el conjunto de las células, es decir, en la dirección A del cuadro 6. Si sumamos los valores que influyen en esta dimensión hemos de considerar que son la consecuencia de sumar células de las zonas 1 + 3 + 4 + 5. Al verificar la suma en áreas de las células implicadas, obtenemos 1216 μm para el tipo 6, 1513 μm para el tipo 7, 1483 μm para el tipo 8, 1621 μm para el tipo 9 y 1652 μm para el tipo 10. Al comparar estas cifras vemos que parece que podrían influir en el desarrollo primordial y sus variaciones, pero para asegurar su posible influencia en la altura del primordio hay que sumar los valores que en la dirección anticlinal dan las células de las zonas 1 + 3 + 4 + 5 pues es ésta la

dimensión responsable del crecimiento en altura. Estos valores podemos obtenerlos desde el cuadro 6 dirección A y son los siguientes: tipo 6: 78.9 μm ; tipo 7: 81.9 μm ; tipo 8: 80.45 μm ; tipo 9: 89.55 μm ; tipo 10: 92.2 μm . Ya se ve que el tamaño celular no influye en las variaciones que puedan aparecer entre los tipos 6, 7 y 8 porque son muy iguales, pero sí podría influir algo en la velocidad de crecimiento de los tipos 9 y 10, pero curiosamente, estas velocidades son inferiores a las de tipo 6 y 7. ¿Cómo puede explicarse esto?. Pues porque aunque sus células suman mayor dimensión, el número relativo de células que participan es menor, lo cual hace que resulte de interés contar el número de células de la columna central para cada tipo de experiencia. A tal propósito recordemos que los cuadros 11 y 12 recogen estos valores en número de células para las dos dimensiones en la dirección anticlinal y la periclinal, es decir, se expone el valor total de la altura y la anchura del primordio, el número de células contadas en las dos direcciones y a partir de aquí el número de ciclos que debe suponer tal situación. El tipo de estudio lo reflejamos en el esquema siguiente:

El tipo de estudio lo reflejamos en el esquema siguiente:



E - J : Eje anticlinal sobre el que se mide la altura del primordio. En el Cuadro 11 estos valores medios se consignan en la columna 1. Las células punteadas son las contadas correspondientes a la altura del primordio. En el Cuadro 11, estos valores medios se consignan en la columna 2.

M - N : Eje periclinal sobre el que se mide la anchura del primordio. En el Cuadro 12, estos valores medios se consignan en la columna 1. Las células punteadas son las contadas correspondientes a la anchura del primordio. En el Cuadro 12, estos valores medios se recogen en la columna 2.

Los Cuadros 11 y 12 se completan con:

- la columna 3 que corresponde al número de ciclos calculados a partir de la fórmula $N_c = 2^n$, y la columna 4 que recoge la diferencia de incrementos entre cada situación de la columna 3 y la siguiente.

Una vez entendido el sentido del esquema anterior se puede comprobar, desde los valores expresados en las distintas columnas de los cuadros 11 y 12, que es la variación en el número de células en la dirección lineal (altura o anchura del primordio) sobre todo en la altura primordial, el factor principal que influye en las variaciones que ya habíamos detectado en la velocidad de desarrollo. Se constata igualmente que hacia la hora 60 es donde se aprecia el menor valor de incremento en los ciclos ocurridos durante estos primeros períodos de crecimiento primordial; también se comprueba, paralelamente a lo que veníamos observando en los otros tipos de estudios, que en las horas 72-84 es donde tiene lugar, junto a las primeras 24-36 horas, los mayores incrementos en el número de ciclos. Al observar las variaciones en la dirección periclinal o anchura del primordio, se comprueban las mismas circunstancias generales que en la otra dirección, pero aparece una modificación a partir de la hora 84, consistente en que en estos valores del cuadro 12 son más uniformes que los del cuadro 11. Decir ésto es como constatar lo que ya dijimos a partir de la hora 84, hay más variaciones en el crecimiento en altura que en anchura y esta situación influirá sobre todo en una mayor uniformidad en el valor de los volúmenes de los primordios que se estudien a partir de

ese momento, todo lo cual se reflejará (como ya vimos al analizar la curva de volúmenes) en el hecho de que esta curva varíe menos en esas últimas horas de las experiencias que como lo hace la curva de las alturas.

El hecho de estudiar el número de ciclos, cuando se toma en una población que ofrece una expansión lineal y cuando se siguen fórmulas como las de López-Sáez (1975) que proporcionan noticias de la actividad proliferativa, sirve sobre todo si se lleva a cabo en las dos direcciones (anti y periclinal) para poder entender las influencias que los crecimientos auxésicos y merésicos tienen en la velocidad de desarrollo que se está midiendo. En *Vicia faba*, McLeod (1976) obtiene curvas de velocidad de desarrollo semejantes a las nuestras y a las de las comunicaciones de Abadía-Fenoll (1984) y Casero (1984), y en todos los casos hay una tendencia a considerar como factor importante la multiplicación celular y si bien, como apunta Dubrovskii (1987) la población constitutiva no tiene un comportamiento uniforme, está claro que al no detectarse elementos suficientemente diferenciados y en vías de exclusivo crecimiento, todas las zonas del primordio colaboran, principalmente a través de sus mitosis, en el desarrollo del mismo; y ésto aunque en sus valores lo hagan con diferencias

que pueden presentar una variación desde el centro del primordio hasta la periferia del mismo como apuntan Cremonini (1974), D'Amato y Avanzi (1965), Avanzi y D'Amato (1967, 1970). Garcia de la Puerta y cols. (1987) han estudiado también esas variaciones encontrando que la mayor actividad se detecta en las zonas de una situación meristemática prospectiva del futuro ápice.

SOBRE LAS DIVISIONES CELULARES.

Los cambios cíclicos relatados en el capítulo anterior demandan alguna observación sobre la situación de las mitosis. La división celular se puede, tanto en el presente estudio como en otros muchos casos, observar desde distintos puntos de vista y técnicas, según las situaciones que se quieran investigar. Resultaría a este respecto interesante el haber podido estudiar la duración de los ciclos celulares combinando los métodos del marcaje radioactivo celular con los de detención en metafase y mediante el empleo de las clásicas colchicina, vincristina o vinblastina. También podían haberse estudiado directamente los índices mitóticos e incluso realizar tales estudios de forma combinada con el análisis por zonas y tipos de experiencia. Sin embargo, al analizar las mitosis, en este actual trabajo no se ha hecho

ninguno de los estudios antedichos y la razón fundamental de no hacerlo fue la de que, al plantearnos su oportunidad, vimos que tal análisis venía a suponer una segunda tesis doctoral. Ello nos hacía inviable el proyecto, por estas necesidades prácticas fáciles de entender, después de cuatro largos años de experiencias. Por otra parte y para nuestros intereses, una válida información si que podía recibirse del recuento directo de las mitosis observadas toda vez que ya conocíamos el volumen de los primordios y, uniendo lo conjuntos de valores mencionados, podíamos recibir suficiente información sobre la coincidencia o no entre las variaciones que veníamos observando a lo largo de las experiencias.

Si los volúmenes calculados para los primordios de los 10 tipos analizados dividen al número medio total de mitosis calculadas para todo el volumen, obtendremos unos índices de utilidad actual. Estos aparecen reflejados en la columna 3 del cuadro 13. Estos índices indican la densidad de mitosis por unidad de volumen y son un reflejo indirecto del índice mitótico y tal vez de las variaciones en la duración de los ciclos. Podemos decir ésto porque ya hemos visto la mínima variación detectada de los tamaños celulares durante las etapas de desarrollo y, en todo caso, los aumentos de

tamaño, aunque sean pequeños, supondrían alargamiento del ciclo o la sospecha de quedar en G-0, lo cual en la situación o momento que analizamos se reflejaría en un retraso actual de la velocidad de desarrollo, cosas que no ocurren aquí. Si se quisiera entender de otro modo, los ligeros aumentos en el número de mitosis que pueden detectarse a partir de la hora 72, producirían un ligero aumento de velocidad en las variaciones de crecimiento pues supondría sumar una mayor proliferación y tamaños celulares mayores. Esto no es así y por tanto no se puede achacar fundamentalmente al tamaño celular, sino a la proliferación, las variaciones observadas; una proliferación que exponemos proporcionalmente y se refleja en el número de células ya descrito o en el número de sus ciclos correspondientes.

Al observar los datos de los índices calculados para la densidad mitótica, apreciamos de nuevo que los valores más bajos aparecen hacia la hora 60 y cifras elevadas en los períodos 24-36 y 72-84. La elevada cifra que se detecta en el tipo 1 (0-12 horas) no debe extrañar pues se trata de una reducida población celular que está toda ella prácticamente en división. También es de destacar o reflexionar sobre el hecho de que el número de mitosis, de por sí, no indica necesariamente un aumento directo de tamaño, porque una

división celular puede dar como resultado dos células hijas con un volumen o tamaño conjunto que apenas difiera del de la célula originaria; pero como esto también ocurre dentro de unos límites no cabe duda de que, por los tamaños medidos, un incremento o disminución proliferativa será lo que influirá en el crecimiento de la estructura que soporta esta situación, en nuestras experiencias.

En el presente trabajo, al estudiar las mitosis, y de una forma global en todo el volumen ocupado por el primordio, no se puede lógicamente hablar de sentido uniforme de la duración del ciclo, ya que tempranamente, en el desarrollo del retoño, detectamos variedad de poblaciones y, por lo mismo, tampoco tendría sentido hablar de índice mitótico dada la pluralidad de masas celulares en diferente situación y proyecto de desarrollo. Tal tipo de análisis e información tendría que ser realizado por zonas, de forma aislada y determinando los volúmenes y número parciales en la densidad numérica regional y calcular los índices en cada caso. Ciertamente y desde las comunicaciones de Davidson (1968), Friedberg (1971), MacLeod (1976), Blakely (1979) o la más reciente de Dubrovskii (1987), entendemos que hay variedad en la duración de los ciclos proliferativos y, por lo mismo, distinción de poblaciones a analizar dentro del

primordio, con incluso diversos momentos de parada en G-1 o G-2 (según la situación de que se trate); además con situaciones especiales como la que ofrece el incipiente centro quiescente, que ya cuenta con su lugar de determinación en torno a los momentos de emergencia (Clowes, 1958; Byrne, 1973; MacLeod, 1974-76; Clowes, 1978). Pero el hecho de que, aún con diferencias, se hable más detenidamente o con exclusividad de fases G-1, G-2 o mitótica, y poco o nada de G-0, indica que los factores esenciales de influencia están en relación con fenómenos proliferativos y, a lo sumo, con ciclos cuantales, pero todavía sin aparecer situaciones esenciales de elongación (aunque ya al final, cercanos al momento de irrupción del primordio en superficie, se detecten algunas células en la base del mismo, zona 5, con signos de vacuolización).

Por último, y como cierre de este comentario, queremos exponer que las variaciones detectadas en las observaciones y resultados del presente trabajo resultaron significativas (en los correspondientes test de comparación) cuando se sometieron a análisis aquellos parámetros que nos parecieron era necesario comprobar, resultando particularmente definitivos los valores obtenidos en las situaciones clave de variaciones o inflexión anotadas a lo largo del proceso

de desarrollo de los primordios (*Allium cepa* L. variedad Francesa).

=====

C O N C L U S I O N E S

=====

1. No todas las células que ofrecen reacción en la iniciación del primordio se integran posteriormente en el desarrollo del mismo, lo cual quiere decir que estamos ante un fenómeno de reacción de células concretas a partir de un lugar de inducción.

2. El comienzo de la diferenciación o distinción de elementos, dentro de la masa celular constitutiva del primordio, tiene lugar en torno a las 60 horas del mismo y está ya claramente constituido hacia la hora 96 de desarrollo.

3. El sistema de análisis y catalogación de la edad de los primordios, según el método utilizado permite poder establecer con criterios ciertos el estado de desarrollo de los mismos, lo cual viene avalado por la igualdad de estructura morfológica para cada tipo, cualquiera que sea el grupo de experiencia de donde provenga.

4. Con escasas diferencias, el desarrollo del primordio es armónico al comparar los valores obtenidos cuando consideramos su altura, su área o su volumen. El análisis de cualquiera de estos tres parámetros nos puede servir para entender lo que ocurre en situación normal. Los valores obtenidos también son útiles para poder analizar las situaciones anormales ante cualquier modificación experimental.

5. Existe un incremento en la velocidad de desarrollo desde las primeras horas hasta la hora 36. A partir de aquí hay una caída hasta la hora 60 de desarrollo y, seguidamente, un disparo hasta las horas 72-84 con posterior caída hasta la 108 y normalización de la situación en los momentos en que el primordio irrumpe en la superficie.

6. Las condiciones de desarrollo vienen principalmente marcadas por la condición del propio primordio dentro de su ambiente. Aún sin negar la posible presencia de otros factores de influencia en el crecimiento, éstos no pueden ser de acción directa decisiva en su desarrollo, porque tendrían que actuar sobre el resto de primordios que están simultáneamente creciendo. Cualquier inducción exterior ha de contar con la propia situación de estado del primordio.

7. Al analizar el número de primordios que se corresponde con cada tipo, vemos que los porcentajes significativamente mayores se dan entre las horas 24-36 y 72-84, lo cual supone una acumulación en estos períodos dado el incremento de velocidad que ocurre en torno a los mismos momentos. El 52 % del total de 842 primordios analizados, ofrecieron estructura y tamaño propio de estos dos grupos antedichos, con valores muy similares para cada uno de ellos: 26.5 % y 25.3 % respectivamente.
8. Unicamente un 2.71 % del 26.5 % de todos los primordios de estructura de 24 horas, pertenecían a grupos de experiencia posterior a las 72 horas de incubación, lo cual indica la inflexión en nuevo número y velocidad, que ocurre entre las 60 y las 72 horas de crecimiento, cuando aparece la organización apical del primordio.
9. Al estudiar el tamaño de las células constitutivas de las distintas regiones que se pueden distinguir en los primordios de cada tipo, se aprecia que las pequeñas diferencias de tamaño celular no justifican los cambios en la velocidad de desarrollo, que se observa a lo largo de esas 120 primeras horas de crecimiento.

10. Al estimar el número de células y ciclos celulares que constituyen cada primordio, tanto en la dirección anticlinal (eje mayor en altura) como en la dirección periclinal (eje mayor en anchura), se comprueba que un incremento o disminución en el número de células o, lo que es lo mismo, en el valor proporcional de ciclos celulares, es el factor fundamental que coincide con las variaciones en la velocidad de desarrollo.
11. El estudio de la densidad mitótica en el sentido de correlacionar el volumen medio del tipo de primordios analizado con el número total de mitosis detectadas, complementa y corrobora la importancia y dependencia entre los cambios en la velocidad de crecimiento y los valores de proliferación celular en los períodos de desarrollo analizados. La proliferación celular aumenta y disminuye de forma bastante paralela a como lo hacen los incrementos de tamaño de los primordios, de tal modo que la situación de sus ciclos está regulada por el propio primordio, aunque no se pueda descartar la necesidad de factores de colaboración desde el exterior.

12. Durante las 120 primeras horas del crecimiento de los primordios laterales de adventicias de *Allium cepa* L. (variedad Francesa), el programa que se va desarrollando sigue un patrón predeterminado, cuyo gobierno parte fundamentalmente del propio primordio y ello desde sus determinantes iniciales (células del disparo). Esto ocurre contando las fases de organización y fases primordiales de crecimiento dentro de un ambiente formado por la endodermis, la corteza y la epidermis adventicial. El ambiente indudablemente influye, pero el impulso y dinamismo se origina en los contenidos de la propia estructura. En este sentido, las células iniciales pericíclicas y/o las del parénquima interfascicular del cilindro central de la adventicia, se comportan como auténticas yemas de reserva reproductiva.

=====

B I B L I O G R A F I A

=====

ABADIA-FENOLL, F.; LLORET, P.J.; VIDAL, M.R. y CASERO, P.J.

(1982)

Pattern of distribution of lateral root primordia in *Allium cepa* L.

Phyton 42 (2): 175-178.

ABADIA-FENOLL, F.; CASERO, P.J.; LLORET, P.G y VIDAL, M.R.

(1984)

Curva de crecimiento de los primordios laterales en raíces adventicias decapitadas de *A. cepa* L.

Botánica, 36:247-249.

ABADIA-FENOLL, F.; CASERO, P.J.; LLORET, P.G. y VIDAL, M.R.

(1986)

Development of lateral primordia in decapited adventitious roots of *Allium cepa*.

Ann. Bot., 58: 103-107

ASHFORD, A.E. y MCCULLY, M.E. (1970)

Localization of naphthol AS-B1 phosphatase activity in lateral and main root meristems of corn.

Protoplasma, 70: 441-456.

ASHFORD, A.E. y MCCULLY, M.E. (1973)

Histochemical localization of β -glycosidases in roots of
Zea mays. III. β -glucosidase activity in the meristems of
lateral roots.

Protoplasma 77 (4):411-425.

AVANZI, S. y D'AMATO, F. (1967)

New evidence on the organization of the root apex in
leptosporangiate ferns.

Caryologia, 20: 257-264.

AVANZI, S. y D'AMATO, F. (1970)

Cytochemical and autoradiographic analyses on root primordia
and root apices of Marsilea strigosa.

Caryologia, 23: 335-345

BARKER, W.G. y HUSSEY, D.B. (1983)

The initiation of lateral root primordia during the early
development of seeds in Impatiens-balsamina.

Am. J. Bot. 70 (5) par 2: 16-21.

BARLOW, P.W. (1971)

Properties of cells in the root apex

Argent Agron. La Plata, 47: 275-301

BARLOW, P.W. (1974).

Regeneration of the cap of primary roots of *Zea mays*.

New Phytol 73: 937-954

BARLOW, P.W. (1987)

Cellular packets, cell division and morphogenesis in the primary root meristem of *Zea mays* L.

New Phytol 105:27-56

BARLOW, P.W. y ADAM, J.S.. (1988)

The position and growth of lateral roots on cultured root axes of tomato *lycopersicon-esculentum solanaceae*.

Plant systematics and evolution (Austria).158 (2) :141-154.

BARLOW, P.W. y HOFER, R.M. (1984)

Positional controls in root development.

In "Barlow, P.W. and Carr, D.J.: Positional controls in plant development" Ed Cambridge University: 281-318.

BELL, J.K. y MCCULLY, M.E. (1970).

A histological study of lateral root initiation and development in *Zea mays*.

Protoplasma 70 : 179-205

BLAKELY, L.M.; RODAWAY, S.J.; HOLLEN, L.B. y CROKER, S.G.
(1972)

Control and kinetics of branch root formation in cultured
root segments of *Haplopappus ravenii*.

Plant Physiol., 50: 35-42

BLAKELY, L.M. y EVANS, T.A. (1979)

Cell dynamics studies on the pericycle of radish seedling
roots.

Plant Science Letters, 14 (5) : 79-83.

BLAKELY, L.M.; DURHAM, M.; EVANS, T.M. y BLAKELY, R.M.
(1982).

Experimental studies on lateral root formation in radish
seedling roots. I. General methods developmental stages, and
spontaneous formation of laterals.

Bot. Gaz., 143 (3) : 341-352.

BLAKELY, L.M.; GALLOWAY, C. y BLAKELY, R.M. (1984)

The pH of the medium affects lateral root formation in
response to exogenous auxina.

Plant Physiol., 75, suppl 1 :131-142.

- BLAKELY, L.M.; BLAKELY, R.M. y GALLOWAY, C.M. (1986)
Effects of dimethyl sulfoxide and pH on indoleacetic acid-induced lateral root formation seedling root.
Plant Physiol., 80 (3) :790-791.
- BONNETT, H.T. Jr. (1969)
Cortical cell death during lateral root formation.
J. Cell Biol., 40: 144-159.
- BONNETT, H.T.Jr. y TORREY, J.G. (1965)
Chemical control of organ formation in root segments of Convolvulus cultured in vitro.
Plant Physiol., 40: 1228-1231
- BONNETT, H.T.Jr. y TORREY, J.G. (1966)
Comparative anatomy of endogenous bud lateral root formation in Convolvulus arvensis roots cultured in vitro.
Am. J. Bot. 53:496-507
- BOTTGER, M. (1974)
Apical dominance in roots of Pisum sativum L.
Planta, 121:253-261

BOTTGER, M. (1978)

Levels of endogenous indole-3-acetic acid and abscisic acid during the course of the formation of lateral roots.

Zeitschrift für Pflanzenphysiologie, 86 (4) : 283-286.

BROWN, R. (1951)

The effects of temperature on the durations of the different stages of cell division in the root tip.

J. Exp. Bot. 2:96-110.

BUNNING, E. (1952)

Weitere untersuchungen über die differenzierungsvorgänge in Wurzeln.

Z. Bot. 40: 385-406.

BUNNING, E. (1953)

Entwicklungs- und bewegungsphysiologie der Pflanze.

Springer - Verlag, Berlin.

BYRNE, J.M. (1973)

The root apex of *Malva sylvestris*. III. Lateral root development and the quiescent centre.

Am. J. Bot. 60 : 657-662.

BYRNE, J.M. y HEIMSCH, C. (1970).
The root apex of *Malva sylvestris*. II. The quiescent center.
Am. J. Bot. 57 : 1179-1184.

BYRNE, J.M.; PESACRETA, T.C. y FOX, J.A. (1977)
Development and structure of the vascular connection between
the primary and secondary root of *glycine max* (L.) merr.
Am. J. Bot., 64: 946

BYRNE, J.M.; BYRNE, J.M. y EMMITT, D.P. (1982)
Development and structure of the vascular connection between
the primary and lateral root of *Lycopersicon esculentum*.
Am. J. Bot., 69 (2) : 287-297.

CASERO, P.J. (1984).
Morfometría en el desarrollo de los primordios laterales de
raíces adventicias de *A. cepa*.
Tesis doctoral. Universidad de Granada.

CASERO, P.J.; LLORET, P.G.; VIDAL, M.R. y ABADIA-FENOLL, F.
(1981).
Studies of the lateral root formation in *Allium cepa* L. var.
French.
Stereol. IUGOSL. 3, Suppl. 1 : 637-642.

CASERO, P.; LLORET, P.; VIDAL, M. y ABADIA-FENOLL, F. (1984)
A clearing method for the observation of lateral root
primordia.

J. Microscopy. 134 (3):323-326.

CHARLTON, W.A. (1975)

Distribution of lateral roots and pattern of lateral
initiation in *Pontederia cordata* L.

Bot. Gaz. 136 (3) : 225-235

CHARLTON, W.A. (1982)

Distribution of lateral root primordia in root tips of
Musa acuminata Colla.

Ann. Bot. 49 (9) : 509-520.

CHARLTON, W.A. (1983 a)

Patterns of distribution of lateral root primordia.

Ann. Bot. 51 (4) :417-428.

CHARLTON, W.A. (1983 b)

Patterns and control of lateral root initiation.

Growth regulators in root development, British Plant Growth
Regulator Group Monograph 10., Wantage :1-13

CHARLTON, W.A.. (1987)

Relationship between lateral root primordia in different ranks.
Ann. Bot. (London). 60 (4) : 455-458.

CHIANG, S.H.T. (1967)

Histological studies of the root *Ceratopteris thalictroides* (L.)
Btong. Ph. D. Diss. Univ. Calif. Davis.

CHIANG, S.H.T.. (1981)

Initiation of lateral root in the adventitious aerial root
of *Luffa-cylindrica*.
Taiwania 26 : 1-11

CLOWES, F.A.L. (1954)

The promeristem and the minimal constructional centre in
grass roots apices.

New Phytol. 53: 108-116

CLOWES, F.A.L. (1956)

Nucleic acids in root apical meristems of *Zea mays*.

New Phytol. 55: 29-34

CLOWES, F.A.L. (1958)

Development of quiescent centre in root meristems.

New Phytol. 57: 85-88

CLOWES, F.A.L. (1959)

Reorganization of root apices after irradiation.

Ann. Bot. 23:205-210

CLOWES, F.A.L. (1961 a)

Duration of the mitotic cycle in a meristem.

J. Exp. Bot. 12 : 283-293

CLOWES, F.A.L. (1961 b)

Apical meristems

Blackwell Scientific Publications.

Oxford. England.

CLOWES, F.A.L. (1972)

Cell cycles in a complex meristem after X-irradiation.

New Phytol. 71: 891-897

CLOWES, F.A.L. (1975).

The quiescent centre.

In "The development and function of roots". Torrey, J.G. y
Clarkson, D.T. (Ed). Academic Press : 3-19

CLOWES, F.A.L. (1978 a)

Chimeras and the origin of lateral root primordia in
Zea-mays.

Ann. Bot. 42 (180) : 801-808

CLOWES, F.A.L. (1978 b)

Origin of quiescence at the root pole of pea embryos.

Ann. Bot. 42 : 1237-1239

CLOWES, F.A.L. y JUNIPER, B.E. (1968)

Plant cells.

Oxford: Blackwell's

COLLET, G.P. (1970)

Action of abscisic acid on rhizogenesis.

C.R. Acad. Sci. Ser. D. 271: 667-670.

CREMONINI, R. (1974)

Frequency and localization of mitosis in lateral root primordia of *Marsilea-strigosa*.

Giorn. Bot. Ital. 108 (3-4) :155-159

D'AMATO, F. y AVANZI, M.G. (1948)

Reazioni di natura auxinica ed effetti rizogeni in *Allium cepa* L. Studio citoistologico sperimentale.

Nuovo Giorn. Bot. Ital., 56:161-213.

D'AMATO, F. y AVANZI, M.G. (1965)

DNA content, DNA synthesis and mitosis in the root apical cell of *Marsilea strigosa*.

Caryologia, 18: 383-394

DANILOVA, M.F. y SERDYUK, E.M. (1982)

Formation of lateral roots in *Hordeum vulgare* (poaceae) (data of electron microscopy).

Botanicheskii Zhurnal 67 (2) :140-145.

DAVIDSON, D. (1959)

Changes in the chromosome complements of cells of *Vicia faba* following irradiation.

J. Exp. Bot., 10:391-398

DAVIDSON, D. (1960)

Meristem initial cells in irradiated roots of *Vicia faba*.

Ann. Bot., 24:287-295

DAVIDSON, D. (1965)

Cytological chimaeras in roots of *Vicia faba*.

Bot. Gaz. 126:149-154

DAVIDSON, D. (1969)

The response of primordial cells of *Vicia faba* to colchicina.

Ann. Bot. 33:245-251.

DAVIDSON, D. y ARMSTRONG, S.W. (1980)

Cell cycle duration and time of DNA synthesis in binucleate cells induced in *Vicia faba* meristems by caffeine or isobutil-methylxanthine.

Protoplasma 102 (3/4) : 281-293.

DAVIDSON, D. y MACLEOD R.D. (1968)

Heterogeneity in cell behaviour in primordia of *Vicia faba*.

Chromosoma 25: 470-474

DEYSSON, G. (1980)

Control of cell multiplication in root meristems of higher plants.

Biologie Cellulaire 38,2: 2-17

DODEL, A. (1872)

Der Ubergang des Dicotyledonen-Stengels in die Pfahl-Wurzel. Jahrb. Wiss. Botanik., 8: 149-161.

DUBROVSKII, I.G.. (1986)

The origin of tissues of the embryo lateral root in the cucumber interactions between tissues and positional control in its development.

Ontogenez (USSR) 17 (2) : 176-189.

DUBROVSKII, I.G.. (1987)

Dynamics of cell reproduction and cell complexes cell packets in the embryo lateral root primordium of the cucumber.

Ontogenez (USSR) 17 (5) : 525-534

DYANAT-NEJAD, H. y NEVILLE, P. (1972).

Etude expérimentale de l'initiation et de la croissance des racines latérales précoces du cacaoyer (*Theobroma cacao* L.).
Ann. Scie. Nat. Bot., Paris Ser. 12 (13) :211-246

EAMES, A.J. y MACDANIELS, L.M. (1947).

An introduction to plant anatomy.

Ed. McGraw y Hill Co., New Yory.

ERIKSEN, E.N. (1974)

Root formation in pea cuttings. III. The influence of cytokinin at different developmental stages.

Ibid. 30: 163-167

ESAU, K. 1965)

Plant Anatomy.

John Wiley and Son, Inc.

New York.

EVANS, H.J. y SAVAGE, J.R.K. (1959)

The effects of temperature on mitosis and on the action of colchicine in root meristem cells of *Vicia faba*.

Expl. Cell Res. 18:51-61

FAHN, A. (1967)

Plant Anatomy.

Pergamon Press, Toronto.

FELDMAN, L.J. (1975)

Cytokinins and Quiescent Center Activity in Roots of Zea.

In "The Development and Function of Roots". Torrey, J.G. y
Clarkson, D.T. (Eds). Academic Press. :55-72.

FISHER, D.B. (1968).

Localization of endogenous RNA polymerase activity in frozen
sections of plant tissues.

J. Cell Biol., 39: 745-748

FOARD, D.E.; HABER, A.H. y FISHMAN T.N. (1965)

Initiation of lateral root primordia without completion of
mitosis and without cytokinesis in uniseriate pericycle.

Am. J. Bot., 52: 580-590.

FORSYTH D. y VAN STADEN, J. (1981)

The effects of root decapitation on lateral root formation
and cytoKinin production in Pisum-sativum cultivar
kalvedon-wonder.

Physiol. Plant. 51 (4) :375-379.

FOURCROY, M. (1942)

Perturbations anatomiques interessant le faiceau vasculaire
de la racine au voisinage des radicelles.

Ann. des. Sci. Nat., Bot. Ser. 11,3: 177-198

FRANCIS D. y MACLEOD, R.D. (1976)

Invertase activity in elongating lateral roots of *Vicia
faba*.

Zeitschrift fuer Pflanzenphysiologie 80 (4) :367-376.

FRANCIS, D. y MACLEOD, R.D. (1977)

Some cytological changes accompanying the regeneration of
meristematic activity of the apex of decapitated roots of
Vicia faba. Ann. Bot. 41 (176) :1149-1162.

FRIEDBERG, S.H. y DAVIDSON, D. (1971).

Cell population studies in developing root primordia.

Ann. Bot. 35 : 523-533

GARCIA DE LA PUERTA, P.; LOPEZ GARRIDO, E.; ABADIA MOLINA,
F.; VIDAL BERNABE, M.R.; ABADIA FENOLL, F. (1987).

Distribution of the lateral root primordia-forming
populations in *Allium cepa*.

Acta Stereol 6/III: 509-514

GOLAZ, F.W. y PILET, P.E. (1985)

Light and decapitation effects on in vitro rooting in maize root segments.

Plant Physiol. 79, 2:377-380

GONZALEZ-FERNANDEZ, A.; LOPEZ-SAEZ, J.F. y GIMENEZ-MARTIN, G. (1966)

Duration of the division cycle in binucleate and mononucleate cells.

Exp. Cell Res. 43 : 255-267

GONZALEZ-FERNANDEZ, A.; LOPEZ-SAEZ, J.F.; MORENO, P. y GIMENEZ-MARTIN, G. (1968)

A model for dynamics of cell division cycle in Onion roots.

Protoplasma 65 : 263-276

GUTTENBERG, H. Von (1940)

Der primare bau del angiospermenwurzel.

Handb. d. Pflanzenanatomie. VIII. Berlin

GUTTENBERG, H. Von (1968).

Der primare bau der angiospermenwurzel.

Gebruder Borntraeger, Berlin.

HAAN, I. (1936)

Polar root formation

Rec. Trav. Bot. Neerl. 33:292-305

HAYWARD, H.E. (1932)

The seedling anatomy of *Ipomoea batatas*.

Bot. Gaz. 93:400-420

JANCZEWSKI, E. (1874).

Recherches sur le developpement des radicelles dans les
phanerogames.

Ann. Sci. Nat. Bot. 20 : 208-233

JENSEN, W.A. y KAVALJIAN, L.G. (1958)

An analysis of cell morphology and the periodicity of
division in the root tip of *Allium cepa*.

Am. J. Bot., 45: 365-371

JENSEN, W.A.; KAVALJIAN, L.G. y MARTINOT, S. (1960).

The incorporation of ^3H -thymidine by developing root tip
cells.

Exp. Cell Res. 20 : 361-367

KARAS, I. y MCCULLY, M.E. (1973).

Further studies of the histology of lateral root development
in *Zea mays*.

Protoplasma 77 : 243-269

KARRFALT, E. (1984)

The origin and early development of the root-producing
meristem of *Isoetes-andicola*.

Bot. Gaz. 145 (3) :372-377.

KUNDU, K.K. y AUDUS, L.J. (1974)

Root-growth inhibitors from root tips of *Zea mays* L.

Planta 117:183-186

LAMONT, B. (1972)

The morphology and anatomy of proteoid roots in the genus
Hakea

Aust. J. Bot. 20:155-174

LOPEZ-SAEZ, J.F.; GIMENEZ MARTIN, G. y GONZALEZ FERNANDEZ, A.
(1966)

Duration of the cell division cycle and its dependence on
temperature.

Z. Zellforsch. 75:591-600

LOPEZ-SAEZ, J.F.; GONZALEZ-BERNALDEZ, F.; GONZALEZ-FERNANDEZ, A.
Y GARCIA-FERRERO, G. (1969).

Effect of temperature and oxygen tension on root growth, cell
cycle and cell elongation.

Protoplasma 67:213-221

LOPEZ-SAEZ, J.F.; GONZALEZ-FERNANDEZ, A.; DE LA TORRE, C.;
DIEZ, J.L. ; FERNANDEZ GOMEZ, E.; NAVARRETE, M.H. ;GARCIA
HERDUGO, G.; GIMENEZ MARTIN, G. (1975).

A model for cell cycle and growth kinetics in roots.

J. Theor. Biol. 53:463-473

LLORET, P.G. (1983)

Estudio microscópico sobre la formación de raíces laterales
por decapitación de la adventicia en *Allium cepa* L.

Tesis doctoral. Univ. Granada.

LLORET, P.G.; CASERO, P.J.; VIDAL, M.R. y ABADIA-FENOLL, F.
(1980)

Influencias del cambio de agua sobre la distribución de
raíces laterales en adventicias de *Allium cepa*.

Cuad. Ciencias Biológicas, Univ. Granada, 6-7: 147-150.

LLORET, P.G.; CASERO, P.J.; NAVASCUES, J. y PULGARIN, A.
(1988)

The effects of removal of the root tip on lateral root distribution in adventitious roots of onion.

New Phytol. 110: 143-149

LLORET, P.G.; VIDAL, M.R.; CASERO, P.J. y NAVASCUES, J.
(1985).

The relationship between lateral root distribution and endodermis and pericycle cell length in *Allium cepa* L. adventitious roots.

Ann. Bot. 56 (2) :189-195.

LLORET, P.G.; VIDAL, M.R.; CASERO, P.J.; ABADIA-FENOLL, F. (1984)

Influencia de la decapitacion de adventicias de *Allium cepa* L. sobre la formaci3n de raices laterales.

Phyton 44:179-184

MACLEOD, R.D. (1971 a)

The response of apical meristems of primary root of *Vicia faba* L. to colchicine treatments.

Chromosoma 35 :217-232

MACLEOD, R.D. (1971 b)

Thymidina kinase and thymidylate synthetase in meristems of roots of *Vicia faba*.

Protoplasma 73:337-348

MACLEOD, R.D. (1972)

Lateral root formation in *Vicia faba* L. I. The development of large primordia.

Chromosoma 39 (3): 341-350.

MACLEOD, R.D. (1973 a)

The emergence and early growth of the lateral root in *Vicia faba* L.

Ann. Bot. 37:69-75

MACLEOD, R.D. (1973 b)

The response of root meristems to colchicine and IAA in *Vicia faba*.

Ann. Bot. 37 (152) :687-697.

MACLEOD, R.D. (1974)

Some observations on the growth of lateral roots of *Vicia faba* L. and their response to colchicine treatment.

New Phytol. 73:147-155

MACLEOD, R.D. (1976 a)

An analysis of cell proliferation in the apical meristem of lateral roots of *Vicia faba*.

Ann. Bot. 40 (168) : 865-875.

MACLEOD, R.D. (1976 b)

The development of lateral root primordia in *Vicia faba* and their response to colchicine.

Ann. Bot. 40 (167) : 551-562.

MACLEOD, R.D. (1976 c)

Growth of lateral root primordia in *Vicia faba*.

New Phytol. 76 (1) : 143-151.

MACLEOD, R.D. (1976 d)

Cell proliferation in and development of the apical meristem in elongating lateral roots of *Vicia faba*.

New Phytol. 77 (3) : 747-755.

MACLEOD, R.D. (1977)

Proliferating and quiescent cells in the apical meristem of elongating lateral roots of *Vicia faba*.

Annals of Botany 41 (172) : 321-330.

MACLEOD, R.D. y DAVIDSON, D. (1968 a)
Delayed incorporation of ^3H -thymidina by primordial cells.
Chromosoma 24:1-9

MACLEOD, R.D. y DAVIDSON, D. (1968 b)
Changes in mitotic indices in roots of *Vicia faba* L.. III.
Effects of colchicine on cell cycle times.
Exp. Cell. Res. 52: 541-554.

MACLEOD, R.D. y FRANCIS, D. (1976)
Cortical cell breakdown and lateral root primordium
development in *Vicia faba*.
J. Exp. Bot. 27 (100) : 922-932.

MACLEOD, R.D. y MCLACHLAN, S.M. (1974)
The development of a quiescent center in lateral roots of
Vicia faba.
Ann. Bot. 38 (156) : 535-544.

MACLEOD, R.D. y MCLACHLAN, S.M. (1975)
Tritiated-thymidine labelled nuclei in primordia and newly
emerged lateral roots of *Vicia faba* L.
Ann. Bot. 39 (161) : 535-545.

MACLEOD, R.D. y THOMPSON, A. (1979)

Development of lateral root primordia in *Vicia faba*, *Pisum sativum*, *Zea mays* and *Phaseolus vulgaris*: Rates of primordium formation and cell doubling times.

Ann. Bot., 44 (4) : 435-449.

MACLEOD, R.D. y THOMPSON, A. (1981)

Cell proliferation during the development of lateral root primordia.

In "Structure and function of plant roots", eds R. Brouwer, O. Gasparikova, J. Kolek and B.C. Loughmen. Martinus Nijhof/Dr W Junk Publisher, The Hague.

MACLEOD, R.D. y THOMPSON, A. (1982)

Some effects of sucrose concentration on primordium development in excised primary roots.

Ann. Bot. 49 (3) : 291-302.

MALLORY, T.E.; CHIANG, S.H.; CUTTER, E.G. y GIFFORD, E.M. Jr. (1970).

Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species.

Am. J. Bot. 57 (7) : 800-809

MCCULLY, M.E. (1975)

The development of lateral roots.

In "The development and function of roots".

Torrey, J.G. y Clarkson D.T. (Eds). Academic Press :105-124

MOHAN-RAM, H.Y. (1980)

Dynamic aspects of root development

Acta Botanica Indica 8 (2) : 115-128.

MOREIRA MESQUITA, J.F. (1970)

Ultraestructura do meristema radicular de *Allium cepa* L. e suas alteracoes inducidas por agentes mitoclasicos e radiomimeticos.

Tesis doctoral. Rev.da Faculdade de Ciencias. XLIII Coimbra.

NAGAO, M. (1942)

Studies on the growth hormones of plants. V: Polar rootlet formation on roots and segments cultured under sterile conditions.

Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Ser. 4 (Biology), 17: 137-143

NAGL, W. (1972).

Selective inhibition of cell cycle stages in the *Allium* root meristem by colchicine and growth regulators.

Am. J. Bot. 59 :346-351

NOLL, F. (1900)

Über der bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen and Entstehung und Anordnung von Seitenwurzeln.

Landw. Jb., 29 :361-369.

PECKET, R.C. (1957)

The initiation and development of lateral meristems in the pea root. I.: The effects of young and mature tissue.

J. Exp. Bot. 8: 172-180

PETERSON, R.L. y PETERSON, C.A. (1986)

Ontogeny and anatomy of lateral roots.

New root formation in plants and cuttings (ed. by Jackson, M.B.), Dordrecht, Netherlands; Martinus Nijhoff : 1-30.

PHILLIPS, H.L. y TORREY, J.G. (1970)

The quiescent center in cultured roots of *Convolvulus arvensis*.

Am. J. Bot., 58:665-671

POND, R.H. (1908)
Emergence of lateral roots.
Bot. Gaz. 46 : 410-421.

POPHAM, R.A. (1955)
Levels of tissue differentiation in primary roots of *Pisum sativum*.
Am. J. Bot. 42 : 529-540

PRIESTLEY, J.M. y SWINGLE, C.F. (1929)
Vegetative propagation from the standpoint of plant anatomy.
U.S.D.A. Tech. Bull. 151 : 1-98

PULGARIN, A.; NAVASCUES, J.; CASERO, P.J. y LLORET, P.G.
(1988).
Branching pattern in onion adventitious roots.
Am. J. Bot. 75: 425-432

RIOPEL, J.L. (1966).
The Distribution of lateral roots in *Musa acuminata* "Gros Michel".
Am. J. Bot. 53 : 403-407

RIOPEL, J.L. (1969)

Regulation of lateral root positions.

Bot. Gaz. 130 (2) : 80-83

RIPPEL, K. (1937)

Unkehr der Seitenwurzelgenese bei leguminosen als
korrelative storung

Ber. dtsh. Bot. Ges., 55:288-292.

RIVIER, L.; MILON, H. y PILET, P.E. (1977)

Gas chromatography-mass spectography determination of
Abscisic acid levels in the cap and apex of maize roots.

Planta, 134: 23-34

RYWOSCH, S. (1909)

Untersuchungen uber die entwicklungsgeschichte der
seitenwurzeln der monocotyledonen.

Z. Bot. 1: 253-283

SEAGO, J.L. (1973)

Developmental anatomy in roots of *Ipomoea purpurea*. II.
Initiation and development of secondary roots.

Am. J. Bot. 60 (7) : 607-618

SEBANEK, J.; KOPECKY, F. y SLABY, K. (1978)

Content of endogenous gibberellins in pea roots in relation to their polarity.

Biochemie und Physiologie der Pflanzen 173 (5) :448-450.

SHORT, K.C. y TORREY, J.G. (1972)

Cytokins in seedling roots of Pea.

Plant. Physiol. 49 155-160

SOCHER, S.H. y DAVIDSON, D. (1970)

Heterogeneity in G-2 duration during lateral root development.

Chromosoma 31:478-484

STEFFEN, K. (1952)

Die embryonalentwicklung von *impatiens glandulifera* Lindl.

Flora (Jena) 139 395-461

STONE, J.A. y TAYLOR, H.M. (1983)

Temperature and development of the taproot and lateral roots of four indeterminate Soybean cultivars.

Agronomy J. 75: 613-618

STREET, H.E. (1969)

Root growth

(W.J. Whittington, ed) 20. Butterworths, London

SUTCLIFFE, J.F. y SEXTON, R. (1968)

β - glycerophosphatase and lateral root development.

Nature, London, 217: 1285-1294.

SUTHERLAND, J. y McCULLY, M.E. (1976)

A note on the structural changes in the walls of pericycle cells initiating lateral root meristems in *Zea mays*.

Can. J. Bot. 54 (17) :2083-2087.

SU-HWA TSAI-CHANG (1981).

Initiation of the lateral root in the adventitious aerial root of *Luffa cylindrica*.

Taiwania 26 : 1-11.

THIMANN, K.V. (1936)

Auxins and the growth of roots.

Am. J. Bot. 23: 561-569

THOMPSON, A. y MACLEOD, R.D. (1979)

Cell doubling time in the apical meristem of elongating lateral roots of *Vicia faba* L.

New Phytol. 82 (3) : 747-756.

THOMPSON, A. y MACLEOD, R.D. (1981 a)

Lateral root anlage development in excised roots of *Vicia faba* L., *Pisum sativum* L., *Zea mays* L. and *Phaseolus vulgaris* L.

Ann. Bot., 47 (5) : 583-594.

THOMPSON, A. y MACLEOD, R.D. (1981 b)

Increase in size and cell number of lateral root primordia in the primary of intact plants and in excised roots of *Pisum sativum* and *Vicia faba*.

Am. J. Bot. 68 (7) : 955-964.

THOMPSON, A. y MACLEOD, R.D. (1983)

Change in size and cell number during the development of lateral root primordia in *Zea mays*.

Ann. Bot. 52 (5) : 777-780.

TORREY, J.G. (1950)

The induction of lateral roots by indolacetic acid and root decapitation.

Am. J. Bot. 37 : 257-264

TORREY, J.G. (1955)

On the determination of vascular patterns during tissue differentiation in excised pea roots.

Am. J. Bot., 42: 183-192.

TORREY, J.G. (1956)

Chemical factors limiting lateral root formation in isolated pea roots.

Phys. plant. 9: 370-388

TORREY, J.G. (1957)

Auxin control of vascular pattern formation in regenerating pea root meristems growth in vitro.

Am. J. Bot., 44: 859-866.

TORREY, J.G. (1961)

The initiation of lateral roots.

Recent advances in Botany, 808. Univ. Toronto Press, Canada.

TORREY, J.G. (1962)

Auxin and purine interactions in lateral root initiation in isolated pea root segments.

Physiol. Plant 15:177-185.

TORREY, J.G. (1963).

Cellular patterns in developing roots.

Symp. Soc. Exptl. Biol. 17 : 285-314

TORREY, J.G. (1965).

Encyclopedia of plant physiology.

A. Lang ed., Springer-Verlag, Berlin.

TORREY, J.G. (1972).

On the initiation of organization in the root apex.

In "The dynamics of meristem populations".

M.W. Miller y C.C. Kuehnert, eds. 18:1-13. Plenum press, New York.

TORREY, J.G. (1986)

Endogenous and exogenous influences on the regulation of lateral root formation.

In Jackson, M.B. , eds.: New root formation in plants and cuttings: 31-36. Dorrecht, M. Nyhoff.

VAN STADEN, J. y DAVEY, J.E. (1979)

The synthesis, transport and metabolism of endogenous cytokinins.

Plant Cell Environ 2:93-106

VAN OBERBEEK, J. (1939)

Evidence for auxin production in isolated roots growing in vitro.

Bot. Gaz. 101: 450-462

VAN THIEGEM, P. y DOULIOT, H. (1888)

Récherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires.

Ann. Sci. Nat. Bot., 7, 8: 1-660.

VIDAL, R.M. (1980)

Estudio del desarrollo de las raíces laterales sobre la adventicia de *Allium cepa* L.

Tesis doctoral. Univ. Granada .

VIDAL, R.M.; ABADIA-FENOLL, F.; CASERO, P.J. Y LLORET, P.G.
(1984)

Distribución de raíces laterales sobre adventicias de
diferente longitud en *Allium cepa* L.

Act. Cient. Venezolana 35:404-406

WIGHTMAN, F. (1954)

Studies on factors affecting cell division in pea roots
meristems.

Ph.D. Thesis. University of Leeds.

WIGHTMAN, F.; SCHNEIDER, E.A. y THIMANN, K.V. (1980)

Hormonal factors controlling the initiation and development
of lateral roots. II. Effects of exogenous growth factors on
lateral root formation in pea roots.

Physiol. Plant. 49 (3) :304-314.

WIGHTMANN, F. y THIMANN, K.V. (1980)

Hormonal factors controlling the initiation and development
of lateral roots. I. Sources of primordia-inducing
substances in the primary root of pea seedlings.

Physiol. Plant. 49 (1) : 13-20

YARBROUGHT, J.A. (1949)

Arachis hypogaea. The seedling, its cotyledons, hypocotyl and roots.

Am. J. Bot. 36: 758-772.

YORKE, J.S. y SAGAR, G.R. (1970)

Distribution of secondary root growth potential in the root system of *Pisum sativum*.

Can. J. Bot. 48: 699-704

ZEADAN, S.M. y MACLEOD, R.D.. (1984 a)

Some effects of IAA on lateral root development in attached and excised roots of *Pisum sativum* L.

Ann. Bot. 54 (6) :759-766.

ZEADAN S.M. y MACLEOD, R.D. (1984 b)

Apical meristem activity and lateral root anlage development in excised roots of *Pisum sativum* cultivar Canadian-Alaska.

Ann. Bot. 54 (1) :77-86.

ZOBEL, R.W. (1957)

The development and function of roots.

Torrey J. G. & Clark son D.T. editors. Academic Press: 261-275.