Rafael Alvarez Nogal

Apuntes de CITOLOGÍA-HISTOLOGÍA DE LAS PLANTAS

UNIVERSIDAD DE LEÓN

ERRATAS:

Pág. 3. Cuarto párrafo.

Donde pone: Inicialmente los seres vivos se clasificaron en *plantas* y *animales*.
Debe poner: Inicialmente los seres vivos se clasificaron en *vegetales* y *animales*.

Pág. 4. Antepenúltima línea.

Donde pone: - los *Hongos* son pluricelulares, eucarióticos y autótrofos.
Debe poner. - los *Hongos* son pluricelulares, eucarióticos y heterótrofos.

Pág. 10. Segundo párrafo.

Añadir texto: ... Hacia dentro se localiza la llamada **pared primaria** que está presente en todas las células maduras y más interiormente la llamada **pared secundaria** que solamente está presente en algunos tipos celulares (la madera empleada comercialmente es fundamentalmente pared secundaria). Las células que se dividen ...

Pág. 29. Último párrafo.

Donde pone: El número de cloroplastos en las células varía de uno (ciertas algas) a decenas (en plantas).
Debe poner: El número de los cloroplastos en las células varía de pocos a decenas.

Pág. 98. Primera línea.

Donde pone: 12.2. CÉLULAS EPIDÉRMICAS.
Debe poner: 11.2. CÉLULAS EPIDÉRMICAS.

Pág. 118. Última línea.

Donde pone: La *antera* *consta sobre todo de parénquima*.
Debe poner: La *antera* normalmente presenta dos lóbulos (*tecas*) unidos entre si por el *conectivo*, que es donde se inserta el *filamento*. En cada *teca* se localizan dos *sacos polínicos*. En conjunto la *antera* consta de tejido parenquimático más las *células esporógenas* que originan los granos de polen.

Pág. 119. Primer párrafo y Figura 12-6.

Donde pone: ... del ápice hacia la base del *estilo, estigma* y *ovario* en el cual ...
Debe poner: ... del ápice hacia la base del *estigma, estilo* y *ovario* en el cual ...

APUNTES DE
CITOLOGÍA-HISTOLOGÍA DE LAS PLANTAS

Rafael Alvarez Nogal

APUNTES DE CITOLOGÍA-HISTOLOGÍA DE LAS PLANTAS

UNIVERSIDAD DE LEON
Secretariado de Publicaciones
1997

ALVAREZ NOGAL, Rafael

Apuntes de citología-histología de las plantas / Rafael Alvarez Nogal. -- León : Universidad, Secretariado de Publicaciones, 1997
XI, 125 p. : il. ; 24 cm.
ISBN 84-7719-666-4
1. Plantas--Células y tejidos. I. Universidad de León. Secretariado de Publicaciones. II. Título
58.086

Edita:
UNIVERSIDAD DE LEON
Secretariado de Publicaciones

ISBN: 84-7719-666-4
Depósito Legal: LE-232-1998
Printed in Spain - Impreso en España.

A Julio Iranzo Reig.
A mis alumnos, a todos ellos:
los que fueron, los presentes y los que llegarán.

EL VERDE OSCURO Y TERSO

Reinaba el limonero sobre el fondo
del jardín y aunque nadie lo regaba
debió beber la lluvia y el rocío
pues era hermoso y fuerte. Cuando echaba
la flor de azahar colmaba de lisura
el aire. Y aún ahora en el recuerdo
sigue ofreciendo frutos amarillos
como hizo siempre que el jardín duró.
Después -en donde estuvo- un edificio
señala la ignominia. A ojos cerrados
el verde oscuro y terso de las hojas
sigue brillando sobre el tiempo ido.

José Agustín Goytisolo

PRESENTACIÓN:

Este libro persigue un triple objetivo. Por una parte pretende servir de ayuda a los alumnos de la Licenciatura de Biología que han de recibir las enseñanzas que se agrupan en la Materia Troncal "Citología e Histología Vegetal y Animal" en lo que a los aspectos de las plantas se refiere. En este sentido cobran sentido real los términos "apuntes de ..." porque pretende el autor facilitar la comprensión por parte del alumno de la materia impartida al no tener éste que "tomar apuntes" puesto que ya se le facilitan. Por otra parte se pretende aportar a los profesores encargados de la docencia de la asignatura comentada, el punto de vista que el autor ha considerado más adecuado cuando lo ha tenido que explicar en las aulas. Además este libro va dirigido a los alumnos y docentes de otras disciplinas a los que les pueda interesar entrar en el mundo de las plantas tanto a nivel ultraestructural como estructural.

Pero el autor ha pretendido no limitarse a la mera descripción de las estructuras, acompañando éstas con anotaciones fisiológicas sobre las mismas. Con la intención de facilitar la comprensión, se han incorporado aquellas *figuras* que el autor ha considerado necesarias, instando al lector a acudir a la bibliografía sobre el tema para observar imágenes reales de microscopía óptica y electrónica y esquemas quizás más afortunados. En esta labor se ha de tener gran precaución con los términos empleados en los distintos textos, y estar dispuesto a detener la lectura cuando aparezca cualquier término (fibrilla, membrana, corteza, etc.) para llevar a cabo una imprescindible unificación de definiciones y conceptos.

Por otra parte el autor es consciente de que algunos aspectos se tratan superficialmente y que otros están ausentes. Es el caso entre otros de "el tonoplasto", "etioplastos", "clasificación detallada de los tricomas", "estela", "anatomía del nudo", "tubérculos y bulbos", "conexión de los sistemas vasculares de la raíz y el tallo", "raíces adventícias, contráctiles y aéreas", "haustorios", "injertos", "veta, textura y aspecto del tallo", "leño de compensación y de tensión", "morfología de la corteza", "polidermis", "crecimiento secundario anómalo", "crecimiento secundario en monocotiledóneas", "vascularización de la flor", "adaptaciones estructurales a la dispersión de frutos y semillas", etc. Aspectos todos ellos que quizás le diesen al presente libro más cuerpo pero que al mismo tiempo le restarían quizás la pretendida claridad de los conceptos más elementales.

Se consideran los aspectos citológico-histológicos de las plantas en doce temas. En el primer tema se ubican las plantas dentro de los niveles de organización de los seres vivos. En los tres siguientes se estudian las características citológicas que diferencian las plantas de los animales, obviándose los aspectos comunes que antes o después se han debido tratar o se tratarían en el programa de la asignatura. En los siguientes siete temas se estudian los tejidos de las plantas. En el último se apuntan las características más relevantes de los órganos de las plantas superiores. Finalmente se relacionan algunos libros de texto que fueron utilizados por el autor y que, sobre todo, serán de utilidad como complemento del presente por lo que suponen entre otras cosas como aporte de fotografías y esquemas.

El autor.

León, octubre de 1997.

ÍNDICE:

1. INTRODUCCIÓN. Niveles de organización de los seres vivos. Clasificación de los seres vivos. Introducción a las plantas.

1.1. NIVELES DE ORGANIZACIÓN DE LOS SERES VIVOS.

Antes de establecer los niveles de organización de los seres vivos es conveniente analizar qué es ser vivo y qué no lo es. Es claro que un gato, un roble, una seta, un escarabajo son seres vivos. También son seres vivos las algas, los protozoos y las bacterias. Todos ellos son seres que comparten un hecho: constan de células (una sola o varias o muchas reunidas). Así pues una característica de los llamados seres vivos es que constan de células, las cuales pueden ser distintas de unos seres a otros pero que poseen en común el que proceden de otras células preexistentes que han crecido y se han dividido, las cuales a su vez proceden de otras células que también han crecido y se han dividido, etc. Entonces otra característica de los seres vivos es que ellos mismos o sus elementos (las células) crecen y se dividen dando lugar a otros seres vivos o a otros elementos de los seres vivos que crecen y se dividen.

Detallando más aún, todos los organismos celulares comparten el tener una membrana celular que envuelve proteínas, ARN y ADN. La membrana retiene los componentes y regula el paso de materiales de dentro a fuera y viceversa. El ADN contiene la información que determina las características propias del organismo, la cual es traspasada al ARN que sirve de molde para la síntesis de las proteínas, proceso éste que se lleva a cabo al intervenir los orgánulos llamados ribosomas. Se podría afirmar por tanto que los seres vivos se caracterizan por poseer células, por crecer y dividirse y por que sus células tienen membrana, ácidos nucléicos, proteínas y ribosomas.

Estas características de los seres vivos están recogidas en un principio básico de la Biología: la Teoría Celular que se puede resumir en que la célula es la unidad morfológica y funcional del ser vivo, la información genética (necesaria para la vida de las células y para la producción de nuevas células) se transmite de una generación a otra, y las reacciones químicas de un organismo (su metabolismo) se realiza en las células.

Pero no todas las características indicadas las poseen los virus, discutiéndose entonces si pueden realmente ser considerados seres vivos. Se diferencian estructuralmente de las células ya que carecen de estructura celular, son parásitos obligados que dependen de las células para utilizar su

maquinaria genética y así poder perpetuarse, no se pueden mover y no pueden realizar un metabolismo independiente. La única característica que comparten los virus con las células es que transmiten su herencia genética en un sistema codificado, de ARN o ADN, que contiene prácticamente las mismas palabras en clave para todos. Así pues *la característica común a todos los seres vivos son los ácidos nucleicos.*

Según lo expuesto, una primera clasificación de los seres vivos es aquella que establece la existencia de dos tipos perfectamente diferenciables entre si: *los seres vivos acelulares* por un lado (los virus) y *los seres vivos celulares* por otro (el resto).

Los seres vivos celulares están constituidos por células *eucariotas* o por células *procariotas* (existen entonces tres niveles de complejidad entre los sistemas vivientes: el viral, el procarionte y el eucarionte). **Las células eucariotas son la unidad estructural de las plantas**, animales, protozoos, hongos y casi todas las algas (todas excepto las llamadas *algas verdeazuladas*, hoy llamadas *cianobacterias*). Las células procariotas (que son menos complejas) comprenden las *eubacterias* (la mayoría de las bacterias) y las *arqueobacterias* (un grupo de bacterias que aunque no se diferencian estructuralmente de las eubacterias si que presentan una composición química celular notablemente diferente).

Las células procariotas se diferencian de las eucariotas en que aquellas carecen de núcleo rodeado de membrana y de cualquier otro orgánulo rodeado de membrana, presentando en común con las células eucariotas los ribosomas. Por otra parte las células procariotas se diferencian de los virus en que están rodeadas de una membrana, realizan sus propias reacciones metabólicas, se autorreplican, captan y utilizan energía, etc.

Pero las diferencias existentes entre las células procariotas y las células eucariotas no se refieren solamente a las inexistencia o presencia de núcleo. Por ejemplo la transcripción y traducción están íntimamente acoplados en bacterias y se llevan a cabo en el mismo espacio físico, mientras que en eucariotas la presencia de envuelta nuclear es una barrera física que separa transcripción y traducción: la formación del ARNm se produce en el núcleo y la síntesis de las proteínas en el citoplasma. También existen diferencias entre los ARNr de las células eucariotas y los de los procariotas en la forma, tamaño, tamaño de las subunidades y composición molecular.

Los organismos celulares más sencillos constan de una sola célula. Más compleja es la organización multicelular aunque proceda de una sola célula inicial. En los procariotas y en los eucariotas unicelulares todas las actividades se encuentran enclaustradas en una sola célula, en los eucariotas

pluricelulares ciertas células se especializan y cooperan con el conjunto, proporcionando al conjunto de todas ellas (al *organismo*) un potencial para el mejor aprovechamiento del medio ambiente. Así pues en un organismo pluricelular cada célula lleva a cabo dos tipos de actividades, unas para servir a sus propias necesidades para conservar la vida, y otras encaminadas a servir a las necesidades del organismo del que forman un todo.

En este sentido es destacable que aunque en general todas las células eucariotas contienen los mismos tipos de orgánulos, es la función de las mismas lo que determina la mayor o menor abundancia de ciertos orgánulos, la disposición espacial de los mismos y la forma de la célula.

En animales y plantas las células se diferencian en distintos tipos durante el desarrollo, lo cual conduce a la aparición de los distintos *tejidos* (que constan de tipos especiales de células), los cuales constituyen el siguiente nivel de complejidad, los *órganos* que en conjunto constituyen los *organismos* (existen organismos, como las esponjas, que están constituidos no por órganos sino por tejidos).

1.2. CLASIFICACIÓN DE LOS SERES VIVOS.

Inicialmente los seres vivos se clasificaron en *plantas* y *animales*. Se caracterizaron las plantas por, 1/ obtener la energía de la luz y el carbono del CO_2 (los animales obtienen ambas cosas de los compuestos orgánicos), 2/ no se desplazan (los animales si), 3/ sus células presentan paredes y cloroplastos y, 4/ tienen un tamaño y forma variable hasta la muerte (los animales suelen tener forma y tamaño relativamente fijos por especie). Posteriormente las algas (inmóviles y fotosintéticas) se incluyeron con las plantas, los hongos (inmóviles aunque no fotosintéticos) también con las plantas y las otras formas microscópicas dentro de los llamados *infusorios*. Pero en éstos la heterogeneidad era tal que se clasificaron en *invertebrados* y *protozoos* (que se incluyeron con los animales) y *bacterias* (que se incluyeron con los vegetales).

Con el tiempo se vio, al profundizar en el conocimiento de los grupos microbianos, que ya no se podía hablar solo de animales y vegetales y se propuso un tercer grupo: los *protistas* en el que se incluían los protozoos, algas, hongos y bacterias. Los animales y plantas tenían células y tejidos diferenciados y los protistas no. Posteriormente se puso de manifiesto que dentro de los protistas había organismos sin núcleo (los procariotas) y otros con él (los eucariotas).

Actualmente la clasificación de los seres vivos celulares más en uso es la que establece la existencia de cinco reinos: los procariotas (*reino Moneras*), los eucariotas unicelulares (*reino Protistas*) y tres reinos de eucariotas multicelulares que se distinguen por su modo de nutrición: fotosintético (*reino Plantas*), absortivo (*reino Hongos*) e ingestivo (*reino Animales*).

Los Moneras se dividen en *Arqueobacterias* y *Eubacterias*. Las primeras se encuentran en ambientes desfavorables para la mayoría de los seres vivos (fuentes termales, profundidades marinas, etc.); las segundas comprenden los *micoplasmas*, la mayoría de la bacterias y las *cianobacterias* que tienen el mismo pigmento fotosintético de las algas nucleadas y las plantas.

En torno a este asunto, recientemente se han empleado métodos de biología molecular como por ejemplo el estudio de la secuencia de nucleótidos de los genes de la subunidad ribosómica pequeña. Al tratarse de secuencias muy conservadas, y en consecuencia que han cambiado muy lentamente a lo largo de la evolución, pueden ser utilizadas para medir las relaciones filogenéticas. Estudios de este tipo indican que las diferencias existentes entre las arqueobacterias respecto de las bacterias es tan grande como la existente entre ellas y las células eucariotas. En base a esos estudios se establece la existencia de tres *dominios* en los que estarían representados todos los seres vivos celulares: *Archaea* (antes arqueobacterias), *Bacteria* y *Eukarya* (antes eucariotas).

Los niveles de organización de los seres vivos y sus características se resumen en la siguiente clasificación detallada:

+ seres vivos acelulares:

- los *Virus* son seres vivos que no pueden realizar un metabolismo independiente y no existe en ellos ningún tipo de crecimiento,

+ seres vivos celulares:

- los *Moneras* son unicelulares, coloniales o filamentosos, procariotas, autótrofos y heterótrofos,

- los *Protistas* son unicelulares, coloniales o filamentosos, eucariotas, autótrofos y heterótrofos,

- los *Hongos* son pluricelulares, eucarióticos y autótrofos,

- las *Plantas* son pluricelulares, eucarióticos y autótrofos,

- y los *Animales* son pluricelulares, eucarióticos y heterótrofos.

ESTABLECIDOS LOS NIVELES DE ORGANIZACIÓN DE LOS SERES VIVOS Y LA CLASIFICACIÓN DE LOS MISMOS MÁS AL USO, PARECE CONVENIENTE DEJAR CLARO QUE EL TÉRMINO *VEGETAL* (Y SUS DERIVACIONES) DEBERÍA EVITARSE PUESTO QUE EN ÉL SE PUEDEN ESTAR INCLUYENDO SERES VIVOS TANTO UNICELULARES COMO PLURICELULARES, TANTO AUTÓTROFOS COMO HETERÓTROFOS, INCLUSO, TANTO PROCARIOTAS COMO EUCARIOTAS.

1.3. INTRODUCCIÓN A LAS PLANTAS.

Cuando una partícula de luz incide sobre una molécula de **clorofila**, un electrón es lanzado a un nivel de energía más alto. A continuación la molécula de clorofila precisa una *molécula receptora* a la que donar el electrón, recuperando aquella en fracciones de segundo el nivel energético. Pero esa molécula receptora a su vez tiende a pasar la energía a otra y así sucesivamente creando un flujo de electrones, hasta que la inicial energía física (la luz) es transformada en energía química.

Con muy pocas excepciones, toda la vida de este planeta depende de la energía conseguida momentáneamente por el electrón. El proceso mediante el cual parte de la energía cedida por el electrón en su regreso a su nivel energético original se convierte en energía química (energía en una forma utilizable por los sistemas vivos) se denomina **fotosíntesis**. Una vez que la energía luminosa es atrapada en forma química, pasa a ser disponible como una fuente de energía para la propia planta, para los herbívoros que se alimentan de ella y para los carnívoros que se alimentan de los anteriores.

Pero durante la fotosíntesis además tiene lugar la rotura de moléculas de agua produciendo oxígeno que se difunde a la atmósfera. En la evolución esta liberación del oxígeno producido durante la fotosíntesis tuvo una importancia capital porque supuso una contaminación de la que pocos seres vivos sobrevivieron. El aumento de la cantidad total de oxígeno gaseoso en la atmósfera determinó: 1/ que algunas de las moléculas de oxigeno de la capa externa de la atmósfera se convirtieran en moléculas de ozono, las cuales, cuando se encuentran en cantidad suficiente, filtran de la radiación solar que llega a la tierra los rayos ultravioletas (que son una radiación altamente destructiva para los seres vivos), y 2/ que los organismos supervivientes pudieran romper las moléculas ricas en energía (obtenidas por medio de la fotosíntesis) para su uso, gracias la utilización del oxígeno libre por medio del proceso de la **respiración**.

Los primeros organismos fotosintetizadores unicelulares, dieron paso a otros multicelulares que, como todos, evolucionaron en un medio acuático y que precisaron estructuras de soporte, desarrollando así **paredes celulares**

que actuaban como tales. Además precisaron estructuras que les permitiera el anclaje sobre las superficies rocosas. Cuando estos organismos aumentaron de tamaño, se encontraron con el problema de cómo suministrar alimento a las partes de su cuerpo más sumergidas y pobremente iluminadas donde no tenía lugar la fotosíntesis. Como resultado de estas presiones aparecieron **tejidos conductores** de alimentos que sé formaron en el centro de sus cuerpos y que conectaron las partes superiores fotosintetizadoras con las estructuras inferiores no fotosintetizadoras.

En el proceso evolutivo las primeras plantas precisaron, como las actuales, luz, agua, dióxido de carbono para la fotosíntesis, oxígeno para la respiración, y unos pocos minerales o iones inorgánicos. En el proceso de transición hacia la tierra firme el único factor crítico fue el agua: la luz es abundante, el oxígeno y el dióxido de carbono circulan con mayor facilidad en el aire que en el agua y el suelo es generalmente rico en iones inorgánicos.

Los animales terrestres, en términos generales, son móviles y, por lo tanto, capaces de buscar agua del mismo modo que buscan alimentos. Las plantas utilizan una estrategia evolutiva alternativa. Las **raíces** fijan la planta al suelo y recogen el agua necesaria para el mantenimiento del cuerpo de la planta y para la fotosíntesis, mientras que los **tallos** proveen del soporte necesario para los principales órganos fotosintetizadores, las **hojas**, Una corriente continua de agua circula desde los **pelos radicales**, a través de las raíces y los tallos, hasta llegar a las hojas. Además todas las partes aéreas de la planta, que están en definitiva relacionadas con la fotosíntesis, están recubiertas por una **cutícula** cérea que dificulta la pérdida de agua. Sin embargo, la cutícula también tiende a impedir el intercambio necesario de gases entre la planta y el aire que la rodea. La solución a este dilema se encuentra en aberturas especializadas llamadas **estomas** que se abren y cierran en respuesta a señales ambientales y fisiológicas y, por lo tanto, ayudan al mantenimiento de un balance entre las pérdidas de agua y los requerimientos de oxígeno y dióxido de carbono de la planta.

En las plantas jóvenes y en aquellas que completan su ciclo en un año (*anuales*) el tallo es también un órgano fotosintético. En las plantas de vida larga (*perennes*) el tallo se puede engrosar, endurecer y cubrir de una **corteza** que, al igual que la cutícula, dificulta las pérdidas de agua. En ambos casos el tallo sirve para conducir, vía el *sistema vascular* (sistema conductor), una gran variedad de sustancias entre las partes fotosintéticas y no fotosintéticas de la planta. Este sistema vascular tiene dos componentes: el **xilema**, a través del cual el agua circula a través de la planta, y el **floema**, por el cual las sustancias nutritivas manufacturadas en las hojas y en otras

partes fotosintéticas son distribuidas por toda la planta. (Este eficiente sistema conductor es el que ha dado su nombre al principal grupo de plantas: las plantas vasculares).

Una diferencia neta entre animales y plantas, es que éstas continúan creciendo a lo largo de toda su vida. Todo el crecimiento de las plantas se origina en los **meristemos**: regiones concretas de tejidos embrionarios permanentes. Ciertos meristemos localizados en los extremos de todas las raíces y tallos (**meristemos apicales**) están relacionados con la extensión de la planta. Así, las raíces logran alcanzar continuamente nuevas fuentes de agua y minerales, y las regiones fotosintéticas se extienden permanentemente hacia la luz. El tipo de crecimiento que se origina a partir de los meristemos apicales se denomina **crecimiento primario**. El **crecimiento secundario**, responsable del engrosamiento de los tallos, ramas, y raíces, se origina a partir los llamados **meristemos laterales**.

Las plantas como los animales también tuvieron que afrontar el reto de reproducirse sobre la tierra firme. En los animales la evolución en ese sentido se comprende al observar como los anfibios más terrestres aún dependen del agua durante la reproducción, los reptiles y las aves lo resuelven con los huevos y los mamíferos con la placentación. Las plantas superiores por su parte lo llevan a cabo mediante el desarrollo de las **semillas**, estructuras especializas que presentan en su interior el embrión donde permanece protegido contra la sequía y los depredadores. Son formas de resistencia que están muy desecadas, que suelen presentar cubiertas duras y en definitiva que les permite a las plantas llevar a cabo la perpetuación de las especies.

2. CITOLOGÍA DE LAS PLANTAS. LA PARED DE LAS CÉLULAS DE LAS PLANTAS. Componentes de la pared. Síntesis de la pared. Crecimiento de las células de las plantas. Especializaciones de la pared.

Las células de las plantas y las células de los animales tienen muchas más características en común que diferencias. En ambas por ejemplo la naturaleza de los procesos moleculares es similar y también ambas poseen compartimentos celulares en los que llevan a cabo distintas funciones. Las diferencias fundamentales son que las células de las plantas presentan **pared celular**, un nuevo compartimento: las **vacuolas,** y los **plastos** o **plastidios**. Además presentan **inclusiones** características y **fotorreceptores** o **pigmentos morfogenéticos**.

A continuación se tratarán esas características propias de las células de las plantas que las diferencian de las de los animales.

2.1. LA PARED DE LAS CÉLULAS DE LAS PLANTAS.

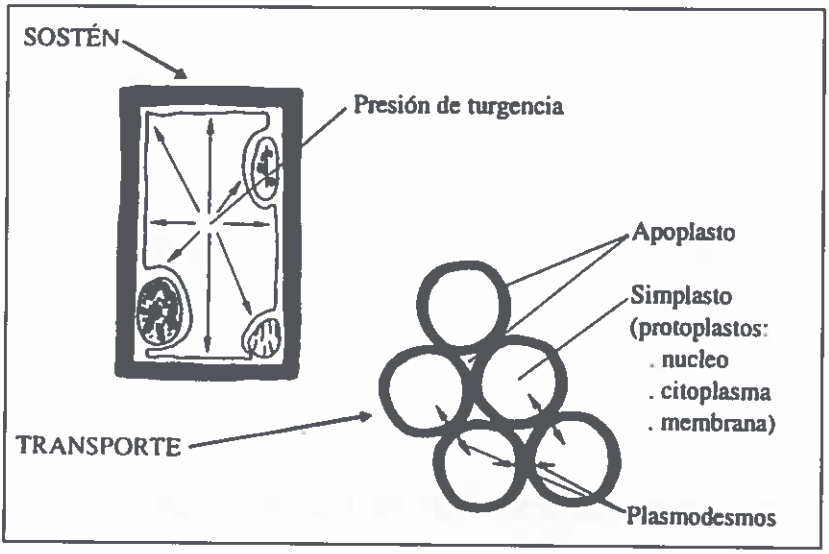
La pared de las células de las plantas es una estructura rígida que se encuentra por fuera de la membrana plasmática. Presenta sobre todo dos funciones (FIGURA 2-1):

- por una lado actúa, junto a la *presión de turgencia* producida en las vacuolas, como *órgano de sostén* en las algas más simples y en los primeros estadios de desarrollo de las plantas superiores;

- por otro lado participa como *sistema de transporte* ya que las células de las plantas están en contacto unas con otras a través de sus paredes, conociéndose al conjunto de las mismas (junto con los espacios intercelulares) como **apoplasto**. Por otra parte el **simplasto** es el conjunto de **protoplastos** de las células de las plantas, esto es núcleo, citoplasma y membrana plasmática. Además todos los protoplastos están comunicados entre si a través de perforaciones de la pared llamadas **plasmodesmos**. (Si fuera posible hacerse lo suficientemente pequeño se podría entrar a través de un estoma en el interior de la hoja más alejada del suelo de un árbol cualquiera y llegar caminando a través de las paredes y los espacios intercelulares, prácticamente sin interrupción, a la raíz más alejada del suelo. Igualmente si fuera posible entrar en el hialoplasma de una célula

epidérmica de la misma hoja sería posible llegar a la raíz vía simplasto, atravesando plasmodesmos).

Figura 2-1. *Esquematización de las dos funciones de la pared de las células de las plantas.*



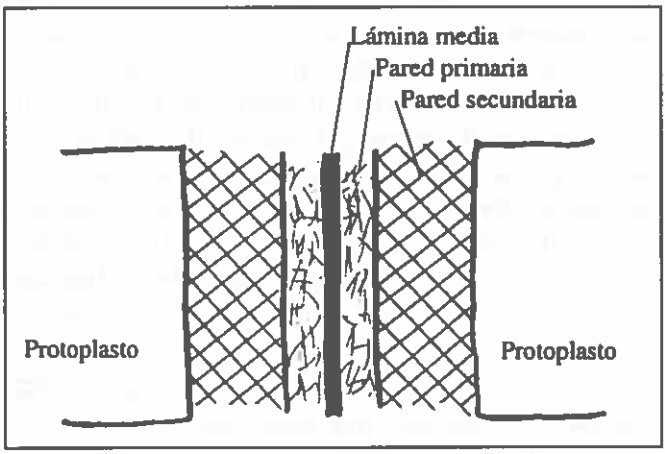
Aunque la estructura y función de las paredes varía en los distintos tipos celulares, los componentes de una célula tipo son (FIGURA 2-2): en la porción más externa se localiza la llamada **lámina media** que establece el contacto entre células. Hacia dentro se localiza la llamada **pared primaria** que está presente en todas las células maduras. Las células que se dividen continuamente contienen sólo *paredes primarias*, así como la mayoría de células maduras implicadas en procesos metabólicos tales como la fotosíntesis, la respiración y la secreción. Estas células con *paredes primarias* y *protoplastos* vivos son capaces de perder su forma celular especializada, dividirse y diferenciarse en nuevos tipos de células. Por esta razón son principalmente las células con sólo *paredes primarias* las que están implicadas en la cicatrización y regeneración de la planta.

2.2. COMPONENTES DE LA PARED.

Todas las paredes celulares están constituidas por **polisacáridos** (o carbohidratos estructurales), **proteínas** (glicoproteínas en las que hasta el 50% es componente polisacarídico), **elementos minerales** (particularmente

ion calcio) y **agua**. Además y en proporción muy variable, pueden contener entre otras sustancias, **cutina** y **suberina**: sustancias impermeabilizantes que se encuentran en la *cutícula* y en el *suber* o *corcho* respectivamente, la **lignina:** que depositada en las paredes constituye el sustrato fundamental de la madera, y los **taninos**: sustancias que intervienen en la defensa biológica de las plantas ante las agresiones de otros seres vivos.

Figura 2-2. *Disposición de la lámina media, pared primaria y pared secundaria entre dos células.*



Los *polisacáridos* son de dos tipos:

- la **celulosa.** Es un homopolímero de moléculas de glucosa. Cada fibra de celulosa consta de fibrillas de celulosa unidas entre si por puentes de hidrógeno. Las fibras de celulosa se disponen rectas, dejando espacios microcapilares ocupados por el resto de los componentes de la pared. El grosor y longitud de las fibras de celulosa es variable.

- y los llamados **polisacáridos de la matriz** que se disponen formando una red tridimensional:

. **hemicelulosas**. Son moléculas ramificadas (aunque no siempre) que se disponen entre las fibras de celulosa. Sus ramificaciones laterales les permite unirse entre sí y a las fibras (mediante puentes de hidrógeno), empaquetándolas en haces, determinando la separación de las mismas y proporcionando al mismo tiempo una cierta rigidez a la pared.

. **pectinas**. Son moléculas muy ramificadas (con excepciones) e hidratadas que se caracterizan por su capacidad para formar geles, al unirse

a cationes bivalentes como el ión calcio. Al entrecruzarse contribuyen a unir entre sí a los otros componentes de la pared y proporcionan rigidez a la misma.

Las *pectinas* en la *lámina media* actúan también como sustancias cementantes.

Las *proteínas* de la pared son de dos tipos: unas no tienen asociada actividad enzimática, son las llamadas **proteínas estructurales** que forman un entramado tridimensional intercalado entre los *polisacáridos* de la pared.

El segundo tipo de las proteínas son las **proteínas no estructurales**, entre ellas las **enzimas** que permanecen libres en el *apoplasto* o unidas (iónica o covalentemente) a la pared, pudiendo actuar sobre los propios componentes de la pared en distintos momentos de la vida de las células o de los órganos. Por ejemplo durante el proceso de maduración de algunos frutos, las paredes pierden su resistencia mecánica debido a la intervención de ciertas *pectinasas*. Otro ejemplo es la llamada *abscisión* de las hojas o frutos, es decir la caída de las hojas o de los frutos. Esta se debe a que en el determinada región del peciolo se establece una línea de fractura por la que se rompe. En dicha línea las células activan *celulasas* y *pectinasas* de sus paredes favoreciendo así la fractura.

Hay otras *proteínas no estructurales* que juegan papeles muy diversos. Entre éstas destacan las *lectinas* que intervienen entre otras cosas en el proceso de *nodulación*, esto es la formación de *nódulos* que son la simbiosis entre bacterias y plantas, concretamente entre determinadas bacterias que proporcionan a la planta elementos nitrogenados y la raíz de la planta. Es posible la nodulación porque las lectinas reconocen las bacterias. Además se emplean como armas bioquímicas para la detección de azúcares.

La *lignina* es un polímero de unidades fenólicas altamente insoluble que forma una extensa trama entrecruzada. Ocupa el espacio entre las moléculas de polisacáridos ocupado inicialmente por el agua, por lo que la lignificación reduce la hidratación de la pared y su permeabilidad al agua y los solutos. Debido a su carácter hidrofóbico y por unirse covalentemente con los polisacáridos, aumenta tanto la resistencia química como física y proporciona gran rigidez a la pared. Se presenta sólo en algunos tipos celulares provistos de pared secundaria, sobre todo en células del *esclerénquima* y del *xilema*.

La *cutina* y la *suberina* son sustancias de naturaleza lipídica que reducen la permeabilidad de las paredes y constituyen una barrera ante posibles microorganismos patógenos. Se presentan en distintos tipos celulares: la

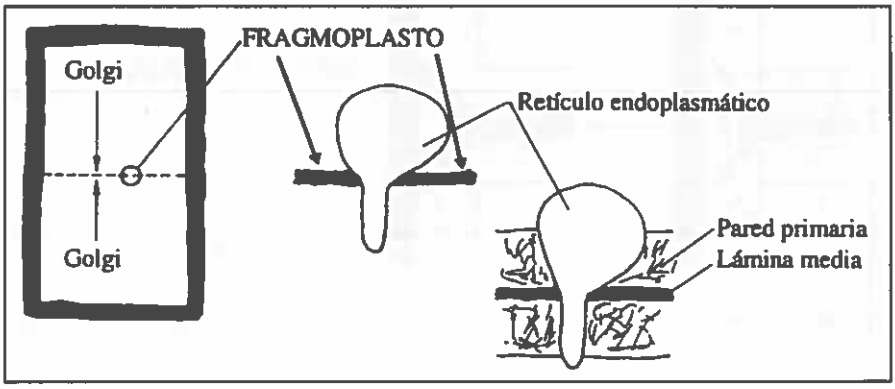
cutina sobre todo en las células epidérmicas y la *suberina* sobre todo en las células del *suber* o *corcho*.

Los *taninos* son derivados fenólicos que proporcionan un mecanismo de defensa de las plantas ante los herbívoros porque reaccionan con las proteínas salivales ejerciendo un efecto astringente ("sequedad de boca") y poseen además efectos antivirales, razón por la que se suelen acumular en células situadas cerca de heridas o infecciones.

2.3. SÍNTESIS DE LA PARED.

La formación de la pared comienza al final de la mitosis (durante la citocinesis). La división final en dos células hijas se realiza mediante la formación de un tabique formado a partir de vesículas procedentes del aparato de Golgi (cargadas de pectinas) de la célula madre, que se disponen en el plano ecuatorial guiadas por los microtúbulos del huso de división. Estas vesículas se unen constituyendo el **fragmoplasto** (la primera lámina media) que separa las dos células hijas dejando algunos puntos de comunicación en zonas en las que había inicialmente retículo endoplasmático (son lugares en los que se desarrollará un *plasmodesmo*) (FIGURA 2-3). A continuación se depositará la pared primaria entre la membrana plasmática y la lámina media.

Figura 2-3. *Esquema del proceso de formación del fragmoplasto a partir del aparato de Golgi. En los lugares en los que originalmente se encontraba retículo endoplasmático, se desarrollará posteriormente un plasmodesmo.*

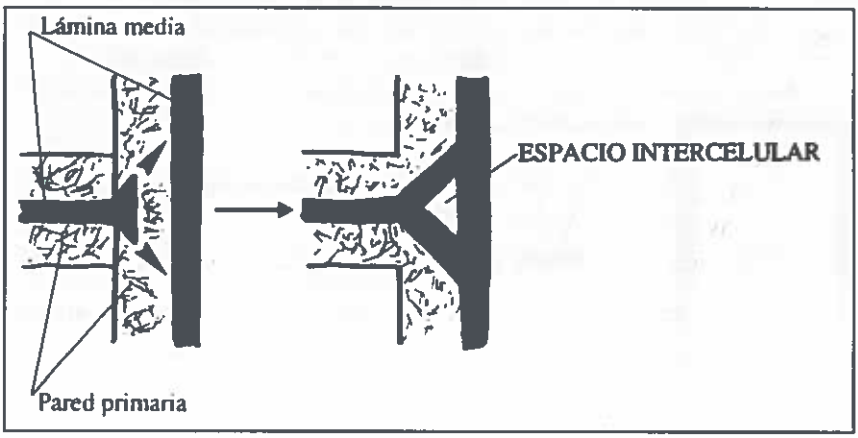


Además durante la citocinesis se forman los **espacios intercelulares** (o **meatos**) que tienen gran importancia en las plantas como sistemas de

conducción de gases y en la secreción: en la pared primaria de la célula madre se desarrolla a lo largo de la línea de contacto entre la nueva pared (el fragmoplasto) y la antigua, una cavidad triangular (en sección transversal). Esta cavidad continúa ensanchándose hasta que alcanza la lámina media de la célula madre y de esta forma se establece la conexión entre las dos láminas medias (la nueva y la antigua). Si finalmente la cavidad continúa creciendo y no se rellena de sustancia intercelular, se forma un *espacio intercelular* (FIGURA 2-4).

Por otra parte los materiales que conforman la pared, proceden del citoplasma y son transportados hasta la misma como monómeros o polímeros en vesículas del RER o del aparato de Golgi. Los monómeros (los monosacáridos de los polisacáridos y los aminoácidos de las proteínas) se sintetizan en el citoplasma (en estrecha relación con el RER y/o el aparato de Golgi) y su polimerización tiene lugar según los casos, en el citoplasma o en la propia pared. Ya secretados, algunos componentes son modificados por la actividad enzimática asociada a la pared. Un ejemplo de componente de la pared formado por enzimas de la propia pared, es la *lignina* que se forma en la pared al intervenir *peroxidasas* que polimerizan los precursores (que son fenoles) secretados en vesículas del RER.

Figura 2-4. *Proceso de formación de un espacio intercelular. La lámina media que separa las células hijas se desarrolla (puntas de flecha) hasta alcanzar la lámina media de la célula madre.*



La excepción a esta regla general es la celulosa cuya síntesis está asociada a la membrana plasmática: se forman simultáneamente todas las cadenas que constituyen una fibra, siendo concretamente sintetizadas en el

llamado **complejo celulosa sintetasa**: un conjunto proteico con forma de roseta constituido por la enzima **celulosa sintetasa**.

El papel de los microtúbulos en la orientación de las fibras de celulosa no está todavía suficientemente aclarado aunque se ha observado, que un cambio en la orientación de los mismos determina también un cambio en la ordenación de las fibras de celulosa de la pared. Parece ser que los microtúbulos podrían restringir el movimiento de los *complejos celulosa sintetasa* a lo largo de la membrana, bien porque los complejos se anclen a ellos, bien porque delimiten zonas de la membrana por los que se puedan desplazar los mismos.

La proporción de los distintos componentes de la pared, es diferente en cada una de las capas, y varía con los tipos celulares y el estado de desarrollo de la célula (TABLA 2-1):

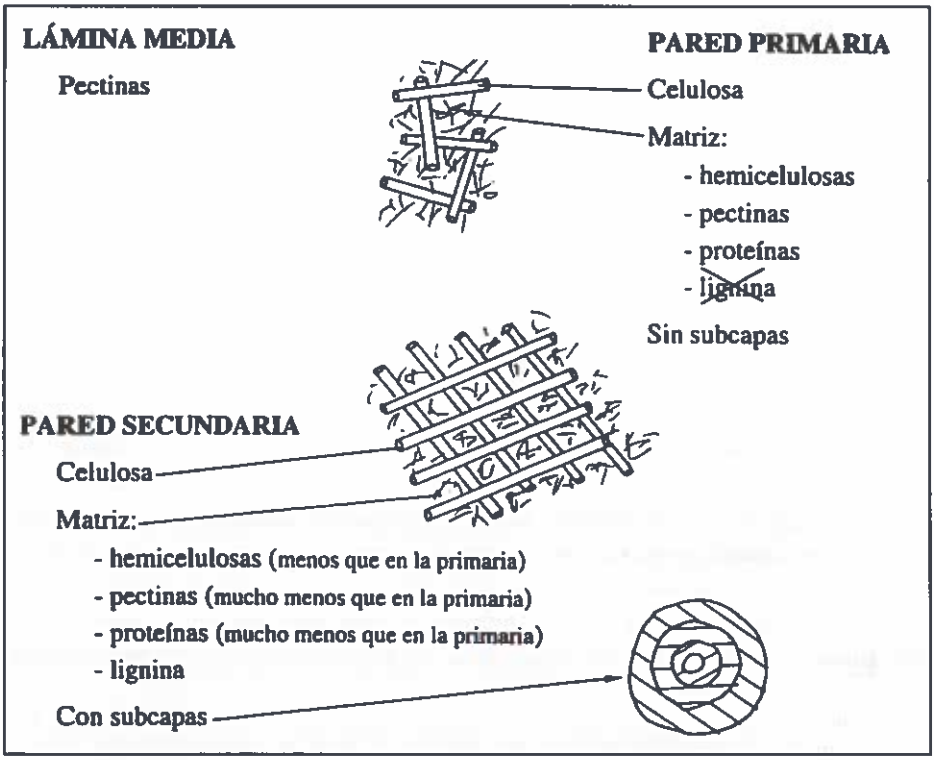
- la lámina media tiene una estructura amorfa y está formada casi exclusivamente por pectinas que actúan como elementos de unión entre las células;

- la pared primaria presenta fibras de celulosa dispuestas irregularmente siendo además más cortas que las de la pared secundaria y más heterogéneas en el tamaño. Son especialmente abundantes las pectinas y en consecuencia son estructuras muy hidratadas. La pared primaria es lo suficientemente porosa como para permitir que puedan tener lugar en ella reacciones bioquímicas y además permite el libre paso de agua y materiales disueltos en ella (quizás por esta razón las hormonas de las plantas suelen ser pequeñas y solubles en agua);

- la pared secundaria presenta, a diferencia de la pared primaria, fibras de celulosa organizadas en haces paralelos que además son más largas. El contenido en pectinas es muy bajo (hay otros polímeros menos hidratados) y en consecuencia es una pared más densa y menos hidratada que la primaria. Presenta varias capas en las que las fibras de celulosa siguen disponiéndose en haces paralelos entre si, pero en cada capa con distinta orientación.

Frecuentemente las paredes secundarias inicialmente engrosadas con celulosa, se cargan de lignina que forma una trama rígida en la que quedan "atrapados" el resto de los componentes. Esta deposición de lignina, se inicia en la lámina media, continúa después en la pared primaria y por último en la pared secundaria, afectando por tanto a todas las partes de la pared. En consecuencia cuando se produce la lignificación de la pared de las células de las plantas es complicado determinar los límites de la pared primaria y secundaria.

Tabla 2-1. *Componentes de la lámina media, pared primaria y pared secundaria de las células de las plantas. En la esquina inferior derecha se representa una sección transversal de una célula con pared secundaria, en la que se observa como las diferentes subcapas presentan distintas orientaciones de la fibras de celulosa.*



Con lo indicado anteriormente adquiere un protagonismo especial tanto la **membrana plasmática** como los **microtúbulos** de las células de las plantas frente a las células animales. Así la membrana de las células de las plantas como la de las células animales, controla la salida y entrada de materiales de la célula, reconoce también en ambos casos señales hormonales y también en las células de las plantas señales ambientales (por medio de los *fotorreceptores* como se tratará en su momento) y además es la estructura responsable neta de la producción de un componente extracelular (de la celulosa). En cuanto a los microtúbulos en ambos casos intervienen en la división celular. Pero en las células de las plantas participan activamente en la síntesis de la pared en cuanto que guían las vesículas del aparato de Golgi (igual que en las células animales) pero además en cuanto a la síntesis de la celulosa, ya que su orientación debajo de la membrana

determina la orientación de las fibras de celulosa en la pared. Finalmente, los microtúbulos de las células de las plantas participan en la formación del fragmoplasto.

2.4. CRECIMIENTO DE LAS CÉLULAS DE LAS PLANTAS.

Las células de las plantas que pueden crecer son las que presentan paredes primarias. Las células con paredes secundarias crecen a lo largo de su desarrollo mientras poseen paredes primarias justamente hasta que se deposita la pared secundaria.

El crecimiento se produce en respuesta a moléculas reguladoras del crecimiento que "ablandan" la pared, de tal manera que las fibras se separan longitudinalmente y se deslizan unas sobre otras. Al mismo tiempo el protoplasto que absorbe agua se expande como un globo haciendo presión contra la pared. El crecimiento de las células de las plantas es, en fin, un sistema de equilibrio entre fuerzas: por un lado la presión que ejerce el protoplasto sobre la pared (*presión de turgencia*) y por otro lado las fuerzas de reacción, esto es la *rigidez de la pared* que se opone al aumento de volumen del protoplasto.

Más adelante, en el tema referido al colénquima, se tratará con mayor detalle el crecimiento de las células de las plantas.

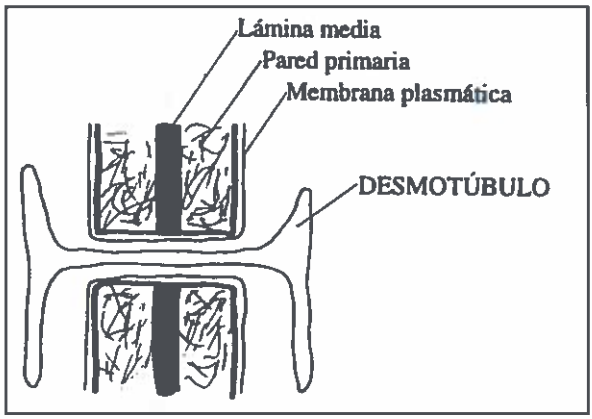
2.5. ESPECIALIZACIONES DE LA PARED.

Aunque la pared supone una barrera entre las células es posible la comunicación entre ellas gracias a la existencia de pequeños canales, los **plasmodesmos**, donde la membrana de una célula se continúa con la de la vecina. En el interior presentan una estructura tubular, el **desmotúbulo**, que parece continuarse con el retículo endoplásmico (FIGURA 2-5).

Los plasmodesmos permiten el paso de sustancias no muy grandes (pueden pasar ciertos virus) suponiendo una barrera para partículas de mayor tamaño. No está suficientemente aclarado si el tránsito de sustancias en los plasmodesmos se realiza a través del desmotúbulo o bien por el espacio que hay entre él y la membrana plasmática. A través de los plasmodesmos los citoplasmas de las células vecinas se continúan, pudiendo considerarse que la mayoría de las células de las plantas forman un sincitio.

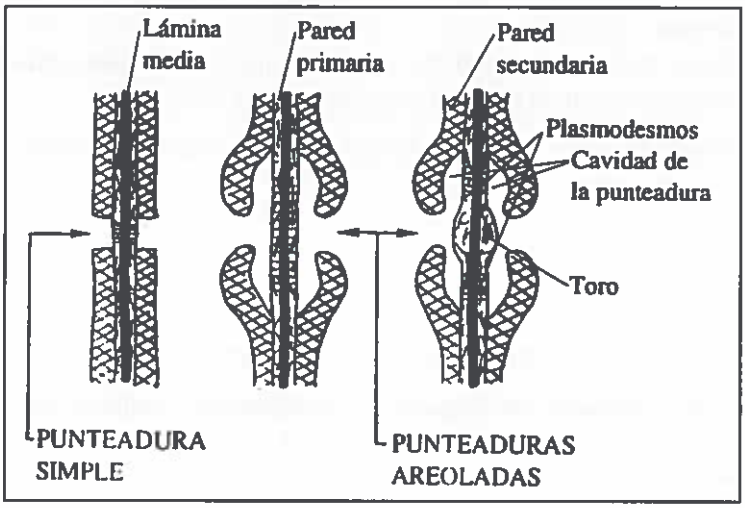
Muy frecuentemente un conjunto de plasmodesmos se disponen en zonas concretas en las que se adelgaza la pared, constituyendo las llamadas **punteaduras**, que pueden presentar una morfología variable.

Figura 2-5. *Estructura de un plasmodesmo.*



Las **punteaduras simples** (FIGURA 2-6) se caracterizan porque la pared secundaria anexa al conjunto de plasmodesmos forma ángulo recto con la pared primaria. En las **punteaduras areoladas** la pared secundaria forma repliegues característicos que delimitan una cavidad (**cavidad de la punteadura**) de forma que la abertura de la punteadura hacia la célula es relativamente pequeña.

Figura 2-6. *Esquema de una punteadura simple y de dos punteaduras areoladas. La de la derecha con el engrosamiento de la pared primaria llamado toro.*



En ocasiones las punteaduras areoladas presentan un resalte de la pared primaria llamado **toro** que encaja con la abertura de la punteadura y de esa forma permite o impide el contacto entre las células (esta posibilidad que tiene el toro de "taponar" la comunicación, tiene importancia en la conducción a través del xilema en caso de cavitación como se comentará más adelante). La **punteadura semiareolada** es aquella que por una de las células en contacto es simple y por la otra, areolada.

3. VACUOLAS. Funciones de las vacuolas. INCLUSIONES DE LAS CÉLULAS DE LAS PLANTAS. FOTORRECEPTORES. Fitocromo.

3.1. VACUOLAS.

Las vacuolas son un compartimento celular de las células de las plantas que no presentan las células de los animales. Presentan un contenido fluido amorfo o cristalino, rodeado de una membrana llamada **tonoplasto**. Son las responsables, en gran medida, de la forma y rigidez de los tejidos constituidos por células que tienen solo paredes primarias, debido a la *presión de turgencia* que desarrollan.

En las células adultas y diferenciadas suele encontrarse una única vacuola grande, que procede de la fusión de las muchas y pequeñas vacuolas que caracterizan a las células jóvenes, indiferenciadas o meristemáticas. La única gran vacuola suele disponerse en el centro de la célula y puede llegar a ocupar, en algún tipo celular, hasta el 90% del volumen total.

Cada una de las pequeñas vacuolas se origina de expansiones del aparato de Golgi que al llegar a regiones citoplasmáticas ricas en enzimas (sintetizadas en el retículo endoplasmático) se cierran sobre si mismas constituyendo vesículas que constan de doble membrana. A continuación entran en acción las enzimas y digieren la membrana interior conformándose las pequeñas vacuolas que ya poseen una sola membrana.

En las células de las plantas se utiliza el término **retículo endoplasmático** sin especificar si es liso o rugoso porque frecuentemente existe continuidad entre el REL y el RER y en consecuencia no son entidades aisladas. El desarrollo del RER en las células de las plantas suele ser menor que el de las células animales porque no exportan tantas proteínas como aquellas.

El *tonoplasto* tiene la estructura trilaminar típica de todas las membranas celulares. Tiene proteínas de membrana que determinan permeabilidad selectiva al controlar la entrada y salida de solutos, en consecuencia, la concentración de los materiales disueltos dentro de las vacuolas es diferente que la del hialoplasma y los fluidos extracelulares (por ejemplo en las células estomáticas el tonoplasto bombea hacia el interior o hacia el exterior de la vacuola iones potasio y otros a los que por ósmosis sigue el agua, determinando que la célula se contraiga o se hinche y con ello que los

estomas se cierren o se abran). Las vacuolas tienen un pH ácido, entre 3 y 6, mientras que el exterior está en torno a 7,5 (las de los cítricos poseen un pH especialmente bajo, de ahí el sabor ácido del fruto).

3.2. FUNCIONES DE LAS VACUOLAS.

Las funciones de las vacuolas son:

- Almacenamiento de sustancias. En las vacuolas se encuentra:

. agua: es el componente más abundante del contenido vacuolar,

. iónes: como el calcio en forma libre o como oxalato cálcico cristalizado,

. nutrientes: como las proteínas de las semillas que son usadas durante la germinación,

. metabolitos: como el ácido málico en las llamadas *plantas CAM*,

. sustancias potencialmente dañinas para la célula que si están en el hialoplasma pueden ser nocivas: como el caucho o el opio,

. pigmentos: como las *antocianinas* que son los únicos pigmentos de las plantas solubles en agua. Las partes de las plantas expuestas al sol suelen ser de color verde debido a la clorofila. Cuando por la razón que sea no se encuentra activa la clorofila, se manifiestan los colores amarillentos anaranjados característicos de los carotenoides. Ambos pigmentos se encuentran en los cloroplastos. Las antocianinas sin embargo presentes en las vacuolas son responsables de los colores rojos y azules de las plantas,

. metabolitos nocivos para los depredadores que defienden a la planta de los mismos: como alcaloides venenosos,

. compuestos que contienen nitrógeno: aminoácidos.

- Mantenimiento de la turgencia. Las vacuolas al tener una alta concentración de azúcares y sales se encuentran a gran presión osmótica. El agua extracelular tiende a entrar desde el medio hipoosmótico, para equilibrar la presión creándose así una presión que empuja el citoplasma contra la pared. Esta combinación de fuerzas es la que mantiene la turgencia de las células de las plantas. (Si se incrementa o desciende la *presión de turgencia* (porque varíe la concentración de solutos de la vacuola) y si la pared es plástica, la forma de la célula se modifica. Es el caso de las células oclusivas de los estomas).

- Homeostasis celular. Las células de las plantas están sujetas a grandes cambios ambientales de los que no pueden huir (los animales pueden desplazarse, construirse refugios, etc.). La vacuola dispone en su membrana de complejos de proteínas capaces de tamponar los cambios de pH ambientales. (Por ejemplo cuando el pH en torno a varias células de la plantas cambia bruscamente, el cambio se refleja en el pH de la vacuola, mientras que el pH del hialoplasma permanece constante).

- Facilitar el intercambio con el medio externo. Al crecer la vacuola el citoplasma se desplaza hacia la periferia celular, incrementando así la superficie de intercambio celular de absorción de agua, CO_2, luz, etc. (en las células animales se consigue lo mismo al cambiar la forma de la célula, es así por ejemplo cuando desarrollan microvellosidades, cosa que no puede ocurrir en las células de las plantas por la existencia de la pared).

- Digestión celular. Como equivalentes lisosómicos.

3.3. INCLUSIONES DE LAS CÉLULAS DE LAS PLANTAS.

Las inclusiones de las células de las plantas son materiales de deshecho o de reserva que se pueden encontrar en vacuolas, paredes y otras partes de la célula (TABLA 3-1):

- Almidón. Es el carbohidrato más abundante de las plantas después de la celulosa. Se localiza exclusivamente en los cloroplastos (donde se sintetiza) y en los *amiloplastos* (donde se acumula). Los llamados *granos de almidón* son otra denominación de los amiloplastos.

El paso de un plasto a otro nunca es en forma de almidón: sale del cloroplasto en forma de sacarosa, se transporta y llega al amiloplasto donde es resintetizado. La sacarosa es transportada a través del floema, siendo hasta el 90% del contenido floemático.

En algunas especies el almidón de los amiloplastos se acumula en capas concéntricas (que determinan su actividad óptica) alrededor de un punto, el **hilo**, que puede estar en el centro o ser excéntrico. Esta disposición se puede emplear en taxonomía.

Ciertos amiloplastos participan en la respuesta a la gravedad, actuando como estatolitos que perciben la gravedad determinando el gravitropismo positivo de la raíz y el gravitropismo negativo del tallo.

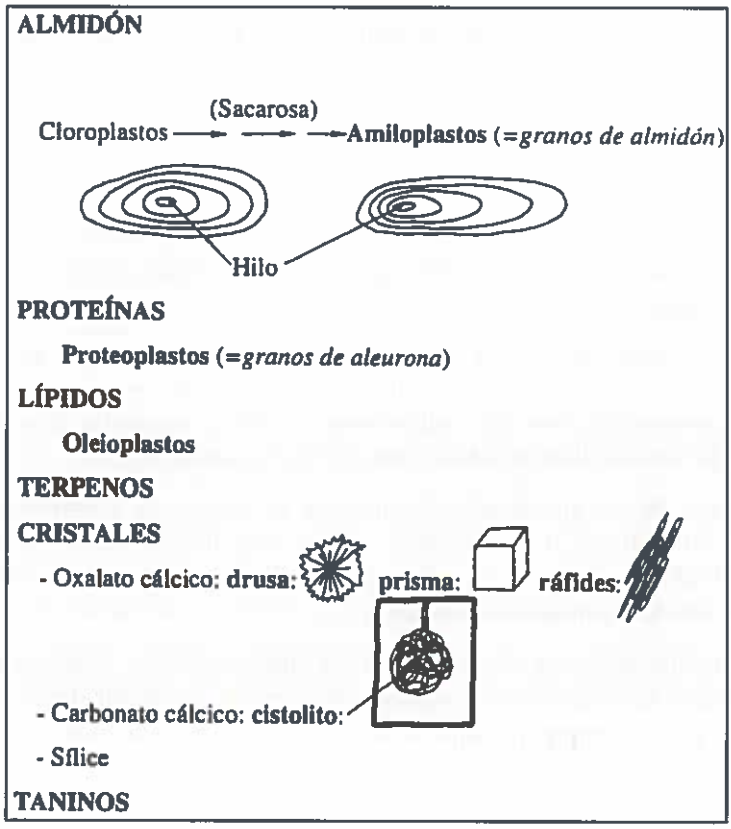
- Proteínas. Se acumulan exclusivamente en los *proteoplastos*. Son especialmente abundantes en muchas semillas donde reciben la denominación de *granos de aleurona*.

- Lípidos. En forma de aceites y grasas se encuentran en prácticamente todas las células, y especialmente en las semillas y frutos en el interior de los *oleioplastos*.

Ejemplos familiares de acumulación de los materiales indicados son las patatas para el almidón, las lentejas para las proteínas y las aceitunas para los lípidos.

- Terpenos. Son aceites esenciales y resinas que representan productos finales que no se reintegran al metabolismo celular.

Tabla 3-1. *Inclusiones de las células de las plantas.*



- Inclusiones cristalinas. Las más frecuentes son las inclusiones cálcicas que son considerados como productos de excreción (aunque en ocasiones parte del calcio es reutilizado). La concentración de calcio en el hialoplasma debe mantenerse baja, 1/ para impedir la formación de sales de

calcio insolubles a partir de ATP y otros fosfatos; y 2/ para evitar la inhibición de la corriente citoplasmática y de muchas enzimas, que tendría lugar si la concentración fuese elevada. La inclusión cristalina más frecuente es la de **oxalato cálcico** que es especialmente abundantes en plantas con baja tolerancia al calcio (consiguen mantener niveles bajos de calcio gracias a la presencia de oxalato que precipita el calcio en forma de oxalato cálcico). Dicho *oxalato cálcico* se puede observar en distintas formas: **prismas, drusas, rafídios** (o **ráfides**), encontrándose normalmente como **idioblastos**.

Se llama *idioblasto* a una célula (o conjunto celular pequeño) que se encuentra rodeado de otras células predominantes que presentan características distintas a la primera. Por ejemplo en los membrillos o en las peras, lo que se consume son las células que constituyen el *parénquima de reserva*, pero entre ellas se aprecian pequeños granos duros que son minoría respecto de las células parenquimáticas. Esos granos duros formados por células del *esclerénquima* se consideran *idioblastos*.

Los cristales de **carbonato cálcico**, que son más infrecuentes, se llaman **cistolitos**: son componentes de pared más carbonato cálcico, unidos por medio de un pedúnculo celulósico a la pared de la célula que los contiene.

Todavía menos frecuentes son las inclusiones de **sílice**. Se trata de cristales especialmente duros que se encuentran en las células epidérmicas de ciertas gramíneas que forman parte de pastos. Su presencia tiene importancia económica por cuanto se ha relacionado con un desgaste excesivo de los dientes de las ovejas.

- Taninos. Se encuentran especialmente en frutos inmaduros, tejidos patológicos, etc. en pequeñas gotas en el citoplasma y en la vacuola y pueden impregnar las paredes. Cuando se unen a materias protéicas estas se vuelven insolubles e imputrescibles, de ahí su utilidad para curtir pieles (cuero).

3.4. FOTORRECEPTORES.

Las plantas pueden mostrar respuestas en el crecimiento atendiendo a diversas causas externas: el *fototropismo* es la influencia sobre el crecimiento que ejerce la luz y que determina que los tallos de la mayoría de las plantas crezcan hacia el estímulo luminoso, el *geotropismo* es la respuesta hacia el estímulo gravitatorio, es positivo en la raíz y negativo en el tallo, y el *tigmotropismo* es la respuesta al contacto, frecuente en los zarcillos (hojas modificadas) de las plantas trepadoras.

Así pues y en lo que a la luz se refiere, la importancia de la misma en las plantas no se limita a la captación de energía por el proceso de la fotosíntesis. Las plantas además son capaces de captar señales lumínicas del medio y responder biológicamente a sus variaciones; es decir la luz puede controlar el desarrollo de las plantas por un proceso independiente de la fotosíntesis, conociéndose como **fotomorfogénesis** dicha influencia.

Concretamente los responsables de la captación lumínica son los **fotorreceptores** (o **pigmentos morfogenéticos**): el **fitocromo**, el **criptocromo**, el **fotorreceptor del ultravioleta (fotorreceptor UV-V)** y la **fotoclorofilina a**, de los cuales el más estudiado es el primero, existiendo evidencias de que los fotorreceptores actúan en muchas ocasiones conjuntamente (por ejemplo el mecanismo de apertura y cierre de estomas es sensible al criptocromo y al fitocromo).

3.5. FITOCROMO.

El *fitocromo* aparece en casi todos los órganos de las plantas estudiadas incluyendo las raíces. Controla muchos procesos del desarrollo percibiendo el ambiente natural de luz y modificando adaptativamente el crecimiento y desarrollo de las plantas. Interviene en procesos tan importantes como la diferenciación de los plastos, la germinación de las semillas, etc. La mayoría de las respuestas se caracterizan por el inicio o el incremento de los procesos biosintéticos o de crecimiento (la inducción floral, etc.), otras se caracterizan por inducir una inhibición en los procesos de crecimiento o en cualquier otro proceso fisiológico (la inhibición del alargamiento del tallo, etc.).

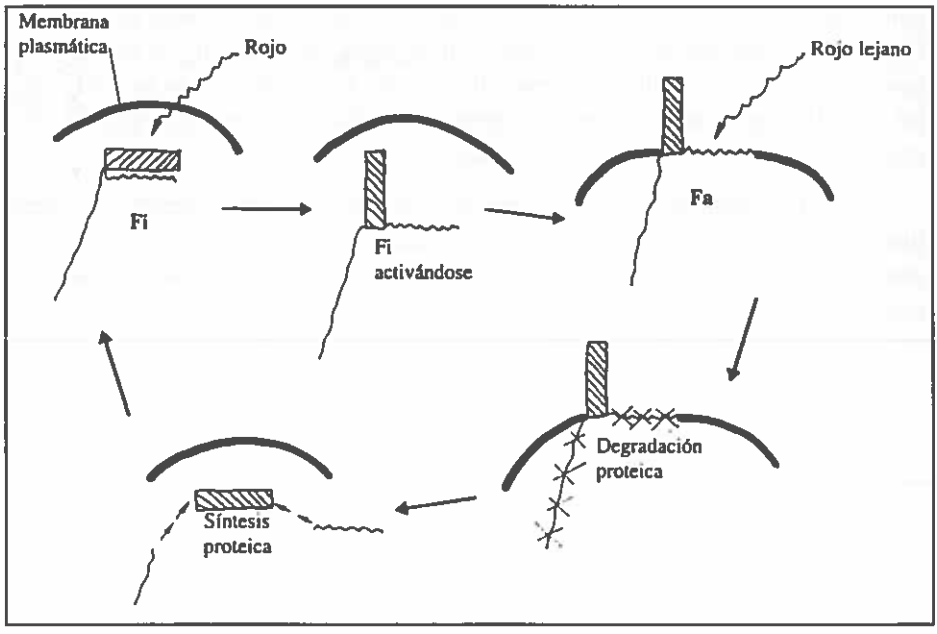
El *fitocromo* es un cromoprotéido constituido por una proteína y un grupo cromóforo sensible a la luz. Existe en dos formas interconvertibles: una activa y otra inactiva. La forma inactiva, que es soluble, está distribuida por el citosol. La forma activa está insertada, posiblemente, en la membrana plasmática. Es el cromóforo (no la proteína) el que absorbe la luz que hace que responda el fitocromo.

La forma activa capta, del espectro de luz que llega a la tierra, luz del rojo lejano ("esa luz que al atardecer puede haber en un bosque") y pasa a la forma inactiva, la cual al captar la luz roja ("la que en el mismo caso anterior puede haber fuera del bosque") se activa. Así pues el *fitocromo*, que se sintetiza en su forma inactiva, al recibir luz roja se activa. El *fitocromo* activo al recibir luz del rojo lejano se inactiva, siendo en este proceso la cadena proteica (no el cromóforo) el que se degrada y es resintetizado (FIGURA 3-1).

Las *respuestas del fitocromo* son de dos tipos: unas a corto plazo (o de acción rápida) y otras a largo plazo. Estas últimas determinadas porque regula la expresión génica de las células que se encuentren en cierto estado de competencia: parece ser que interviene a nivel de la transcripción (formación del ARNm), activando los genes (nucleares y plastidiales) que participan en la síntesis de determinadas enzimas o reprimiendo otros y por tanto la neosíntesis enzimática.

Las respuestas a corto plazo no se pueden atribuir a la acción que ejercen sobre la actividad genética, considerándose en ese caso que el *fitocromo* actúa sobre la permeabilidad de las membranas. Concretamente la transformación del *fitocromo* activo en inactivo, es decir el "desplazamiento" del mismo de la membrana al citosol, afectaría a la permeabilidad de la membrana (sobre todo respecto de los iones Ca^{++}, K^{+} y H^{+}), de tal manera que el efecto primario (paso de la forma activa a la inactiva) determina otros efectos secundarios.

Figura 3-1. *Hipótesis de la evolución del fitocromo en la célula, donde "Fi" indica fitocromo inactivo y "Fa" fitocromo activo.*



Se considera concretamente que podría actuar el Ca^{++} como mensajero secundario del sistema *fitocromo* y a través de él determinar los efectos

comentados: el paso de la forma activa a la inactiva se acompaña de una gran entrada de Ca^{++} al citoplasma procedente del medio extracelular, este Ca^{++} puede actuar *per se* o puede interaccionar con proteínas (como la calmodulina) activándolas, con lo cual controla la activación de muchas enzimas (alterando la fosforilación de proteínas del citoplasma y del núcleo) modificando su actividad o propiedades.

La interacción entre los iones Ca^{++} y la calmodulina no es algo original de las células de las plantas. Ocurre también en células animales, concretamente la calmodulina existe en todas las células animales y de las plantas en las que se ha estudiado su presencia. La interacción con el Ca^{++} implica un cambio de conformación que hace posible que interaccione con un grupo elevado de enzimas, con lo cual la calmodulina con el ión Ca^{++} se comporta como un regulador de reguladores (en los animales, en el sistema nervioso central se ha relacionado con algunos tipos de memoria y con procesos de aprendizaje).

La *importancia ecológica del fitocromo* se puede comprender en los siguientes ejemplos:

- Las semillas situadas bajo el dosel vegetal tienen una baja concentración de *fitocromo* activo durante las épocas favorables porque les llega sobre todo luz del rojo lejano. Sin embargo al inicio de la primavera, cuando todavía las plantas no tienen hojas y les llega sobre todo luz del rojo, las semillas germinan ya que no tienen la inhibición impuesta por la alta concentración de fitocromo inactivo que ya ha sido activado.

- Las plantas al recibir por el *fitocromo* la luz reflejada de otras plantas, pueden percibir la presencia de plantas vecinas antes de recibir su sombra y así las especies competitivas pueden incrementar la tasa de crecimiento y evitar la acción de la sombra.

4. PLASTOS O PLASTIDIOS. CLOROPLASTOS. Pigmentos fotosintéticos. Fotosíntesis. Estructura de los cloroplastos. Fotorrespiración. Origen de los cloroplastos.

4.1. PLASTOS O PLASTIDIOS.

Los plastos o plastidios son una familia de orgánulos que se caracterizan por tener doble membrana. Se desarrollan a partir de los llamados **proplastidios** o **proplastos**: pequeños orgánulos presentes en las células meristemáticas, que presentan doble membrana, pequeñas vesículas, inclusiones de almidón y ribosomas. En muchos casos se puede transformar un tipo de plasto en otro. Los plastidios tienen un genoma propio, pueden dividirse y se heredan generalmente a través del gameto femenino, ya que no suelen existir en los gametos masculinos.

Se clasifican en:

- **cloroplastos**: contienen clorofila en un sistema organizado de membranas internas. En ausencia prolongada de luz pueden trasformarse de forma reversible en *etioplastos*.

- **cromoplastos**: sintetizan y almacenan pigmentos no fotosintéticos: carotenoides (amarillos, anaranjados y rojos) y otros pigmentos. Son los responsables del color en las flores y frutos (en el proceso de maduración de los frutos, las clorofilas son sustituidas por carotenoides).

- **leucoplastos**: plastos no coloreados. Son un poco mayores o mucho más grandes que los proplastidios. Se encuentran en órganos internos no expuestos a la luz. Pueden ser:

  . **amiloplastos**: sintetizan y acumulan almidón.

  . **proteoplastos**: sintetizan y almacenan proteínas.

  . **oleioplastos**: sintetizan y almacenan lípidos.

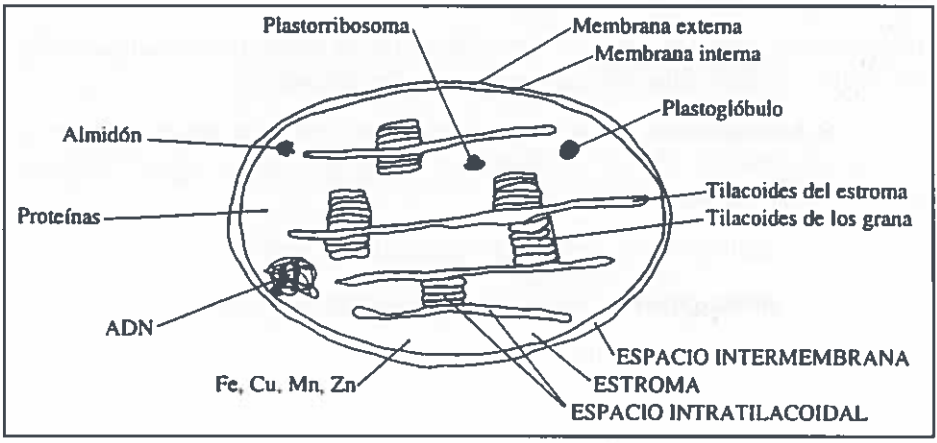
4.2. CLOROPLASTOS.

El número de los cloroplastos en las células varía de uno (ciertas algas) a decenas (en plantas). En una angiosperma típica las células fotosintetizadoras tienen entre 15-20 cloroplastos por célula. Se pueden observar a microscopía óptica, presentando un color verde característico. Son orgánulos ovoides, grandes y como todos los plastos, con dos

membranas que dejan un espacio entre ellas. Igual que las mitocondrias, los cloroplastos no tienen una posición fija en la célula y a menudo migran de un sitio a otro. Los jóvenes se dividen de manera activa, en especial cuando el órgano que los contiene se expone a la luz.

En un cloroplasto se diferencian (FIGURA 4-1): la **membrana externa**, la **membrana interna**, un sistema de membranas interno (los **tilacoides**) con dos conformaciones distintas: los **tilacoides de los grana** o **grana** que están apilados, y los **tilacoides del estroma** que conectan los anteriores entre si. Los tilacoides tienen forma de elipsoide y se disponen paralelamente entre si y longitudinalmente respecto al eje mayor del cloroplasto, no entrando en contacto con las membranas del cloroplasto. Suele haber más de 50 grana por cloroplasto aunque varía entre plantas y según las condiciones fisiológicas. Además los cloroplastos presentan ADN, ribosomas particulares llamados **plastorribosomas**, **plastoglóbulos** que son inclusiones electrodensas de lipoproteínas, proteínas cristalizadas o no y enzimáticas o no, inclusiones de almidón, Fe, Cu, Mn y Zn. A diferencia de las mitocondrias presentan tres espacios interiores delimitados por membranas (las mitocondrias presentan dos): el **espacio intermembrana**, el **espacio intratilacoidal** y el **estroma**.

Figura 4-1. *Esquema de un cloroplasto tipo indicando sus principales componentes.*



La función primordial de los cloroplastos es la fotosíntesis (la fijación del CO_2 atmosférico), en la que además de materia orgánica se produce energía (ATP) y poder reductor (NADPH) necesarios para el metabolismo celular. La materia orgánica sintetizada es sobre todo almidón aunque

también sintetizan la mayoría de los aminoácidos, ácidos grasos y carotenos, todas las piridinas y probablemente todas las purinas.

4.3. PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS.

Pigmento es toda aquella molécula que es influida al absorber la luz adecuada. Estas moléculas pueden afectar al estado de otras moléculas alterando sus propiedades.

Todas las células fotosintéticas tienen al menos un tipo de **clorofila** (que proporciona el color verde). Todos los organismos fotosintetizadores que producen oxígeno a partir de agua (es decir todos menos las bacterias fotosintéticas) tienen *clorofila a*. Esta junto con una cantidad menor de *clorofila b* constituyen las clorofilas de las plantas verdes que se localizan en los tilacoides de los cloroplastos.

La biosíntesis de las clorofilas tienen lugar en los cloroplastos (las últimas etapas de formación tienen lugar en los tilacoides) aunque las enzimas empleadas proceden del citoplasma habiendo sido codificadas por el ADN nuclear. Algunas fases de esta biosíntesis requiere necesariamente luz directamente y/o por mediación del fitocromo.

Los **carotenoides** (*carotenos* y *xantofilas*) considerados pigmentos accesorios (proporcionan el color amarillo) se encuentran en las estructuras fotosintetizadoras de los tilacoides acompañando a las clorofilas, utilizando fotosintéticamente energía luminosa poco absorbida por aquellas. Otros carotenoides están en la envoltura del cloroplasto con fines estructurales, no participando en el aprovechamiento fotosintético de la energía luminosa.

Las **ficobilinas** (proporcionan colores azul/rojo) son característicos de las algas.

4.4. FOTOSÍNTESIS.

Durante la fotosíntesis la energía de la luz se convierte en energía química. Se puede resumir en la reacción:

$$nH_2O + nCO_2 \longrightarrow (CH_2O)_n + nO_2$$

donde el agua pierde electrones (se oxida) y el CO_2 los gana (se reduce) produciendo materia orgánica y liberando oxígeno (el oxígeno liberado procede del agua y el hidrógeno del agua y el carbono y el oxígeno del CO_2 se incorporan como materia orgánica). Es una reacción "cara" para el

cloroplasto porque consume ATP y NADPH (poder reductor). La respiración que tienen lugar en las mitocondrias es la reacción contraria:

$$nO_2 + (CH_2O)_n \longrightarrow nH_2O + nCO_2 + ATP$$

donde se consume oxígeno y además se produce ATP. Es decir la fotosíntesis gasta energía y la respiración la produce.

La fotosíntesis también se puede resumir en que el agua recibe energía, actuando como intermediarios los pigmentos fotosensibles, dando lugar a oxígeno y a electrones que se emplean para producir ATP y NADPH. Posteriormente el ATP y el NADPH se utilizan para la transformación del CO_2 en materia orgánica. El primer proceso se llama por convención **fase luminosa de la fotosíntesis** y tiene lugar en los tilacoides; el segundo proceso se llama **fase oscura de la fotosíntesis** y tiene lugar en el estroma. Ambas fases se producen durante las horas de luz del día que es cuando los estomas están abiertos y por tanto puede entrar el CO_2. Las plantas por la noche respiran (consumen oxígeno) pero no llevan a cabo la fase oscura de la fotosíntesis. La creencia popular de que las plantas consumen el oxígeno durante la noche y que es peligroso dormir en un lugar en que haya gran cantidad de plantas no es cierta (por ejemplo las plantas que ocuparan la mitad de una habitación consumirían el mismo oxígeno que pudiera consumir un mamífero pequeño, un gato por ejemplo).

Para comprender los procesos que tienen lugar durante la fotosíntesis, es preciso conocer lo que ocurre cuando una molécula recibe energía luminosa: una molécula capaz de excitarse con la energía luminosa, al recibir un fotón cambia sus electrones a orbitales de energía superior. Posteriormente pueden ocurrir tres cosas:

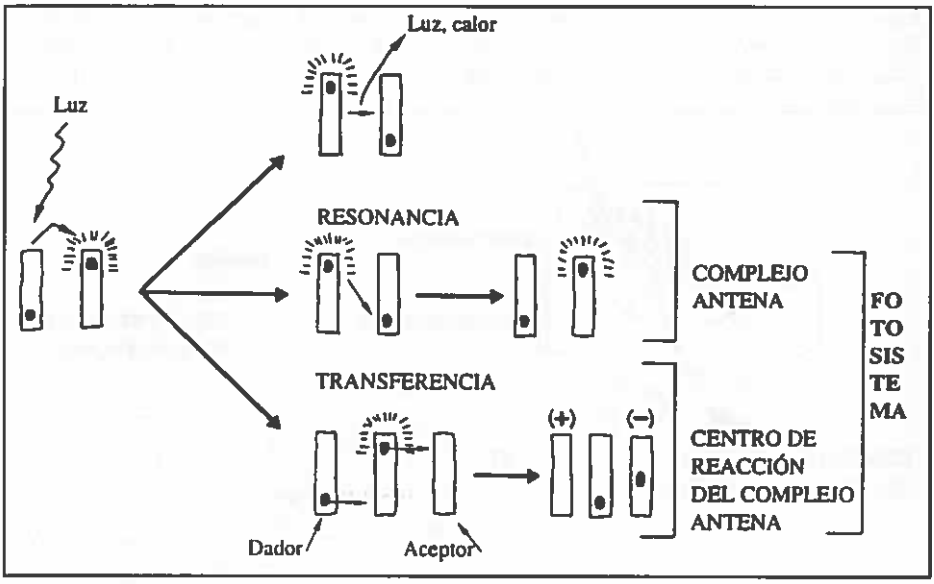
- esta molécula excitada puede hacer volver sus electrones a su orbital emitiendo la energía en forma de luz o de calor,

- puede utilizarse la energía liberada durante este proceso para excitar a otra molécula próxima *por resonancia*, que a su vez se excitará, produciendo una serie de reacciones en cadena, que consiguen canalizar en una dirección la energía proporcionada inicialmente por la luz,

- el electrón que ha cambiado de orbital, al estar en una posición inestable, *sea transferido* a otra molécula próxima, **el aceptor**. Entonces la molécula que fue excitada por la luz será capaz de captar un electrón de alguna otra molécula próxima, el **dador**. El conjunto estará formado por un dador de electrones, una molécula que se excita por la luz y un aceptor de electrones y gracias a la energía luminosa el electrón pasará desde un donante débil de electrones hasta un aceptor débil, que ahora tendrá un

electrón en una posición muy inestable, convirtiéndose por tanto en un dador fuerte de electrones (FIGURA 4-2).

Figura 4-2. Procesos que pueden ocurrir cuando una molécula capaz de excitarse con la luz recibe energía luminosa. Los dos inferiores son los que tienen lugar durante la fotosíntesis, concretamente en los llamados fotosistemas.

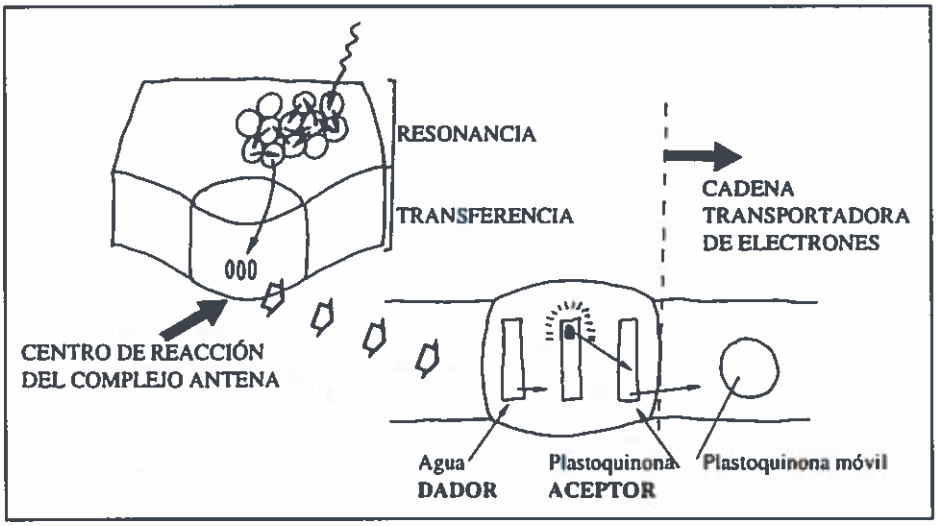


De las tres posibilidades la primera no tiene lugar durante la fotosíntesis, las otras dos si: la que tiene lugar por resonancia en el llamado **complejo antena** y la que tiene lugar por transferencia en el llamado **centro de reacción del complejo antena** constituyendo, el conjunto formado por el complejo antena y el centro de reacción del complejo antena, el llamado **fotosistema**.

En el *complejo antena* se localizan pigmentos fotosintéticos (sobre todo clorofilas y también carotenoides) unidos por proteínas a la membrana tilacoidal, y dispuestos de tal manera que actúan como embudos al hacer llegar la "excitación" provocada por la luz al centro de reacción (FIGURA 4-3): la energía recibida de la luz provoca la excitación de los pigmentos (cada pigmento a una longitud de onda diferente) que por *resonancia* a través de todos ellos llega hasta un par de moléculas de clorofila que forman parte del centro de reacción del *complejo antena* localizadas como un pigmento proteico transmembrana y donde se produce la *transferencia* de los electrones interviniendo un dador y un aceptor. El dador es el agua

(liberándose oxígeno) y el aceptor una molécula de **plastoquinona** del mismo centro de reacción que "pasa" los electrones a otra molécula de plastoquinona de la membrana que es móvil, y que forma parte, junto con el fotosistema, de la **cadena transportadora de electrones** de la membrana de los tilacoides.

Figura 4-3. *En el complejo antena se localizan los pigmentos fotosintéticos dispuestos de tal manera que actúan como embudos al hacer llegar la "excitación" provocada por la luz al centro de reacción.*

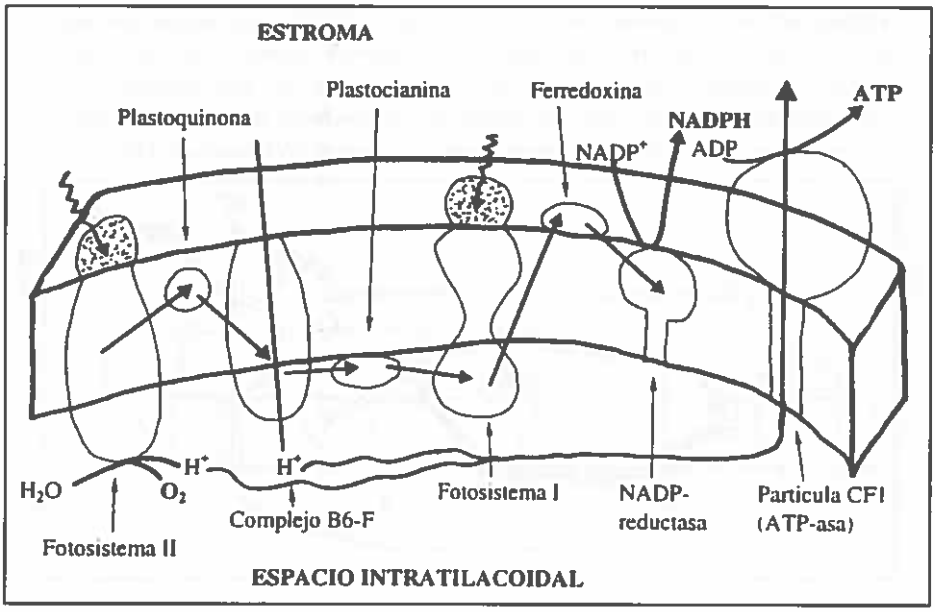


La *cadena transportadora de electrones* se inicia en el **fotosistema II** (FIGURA 4-4) que capta los fotones de la luz y traslada los electrones a la *plastoquinona* móvil (en ese momento ya se ha liberado oxígeno a partir del agua). A continuación los electrones son transferidos a un complejo protéico (**complejo b6-f**) que al mismo tiempo trasloca H^+ del estroma al espacio intratilacoidal. Del *complejo b6-f* pasan los electrones a otro transportador móvil (la **plastocianina**) que llega hasta el **fotosistema I** (donde también se produce la captación de los fotones) que los pasa a la **ferredoxina** (otro transportador móvil) que llega hasta la **NADP-reductasa** obteniéndose así NADPH a partir de $NADP^+$.

Al mismo tiempo H^+ procedentes del agua y los que trasloca el *complejo b6-f*, todos ellos localizados en el espacio intratilacoidal, pasan a través de unas **ATP-asas** (como las de la membrana mitocondrial interna) al estroma

(a favor de gradiente) produciendo ATP. Estas *ATP-asas* se conocen como **partículas CF1**.

Figura 4-4. *La cadena transportadora de electrones consta de elementos fijos (nombrados en la parte inferior: fotosistema II, complejo B6-F, etc.) y otros móviles (nombrados en la parte superior: plastoquinona, etc.). Por una parte se obtiene NADPH y por otra los H^+ procedentes del agua y los traslocados por el complejo B6-F retornan al estroma a través de las partículas CF1 produciendo ATP.*



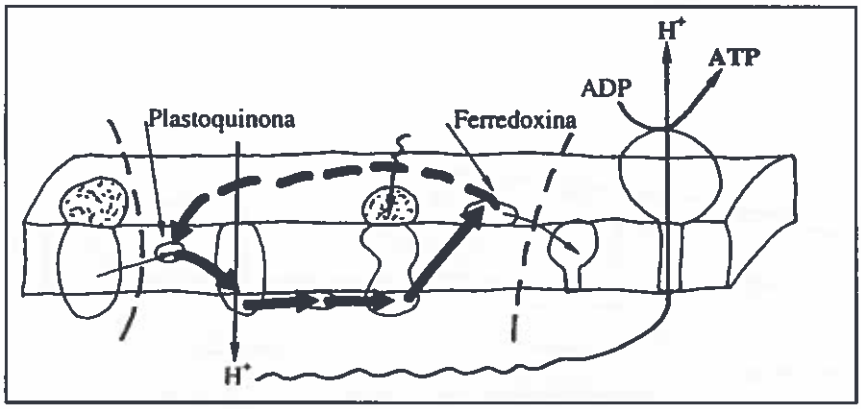
Para que el transporte de electrones se realice de forma adecuada todos los componentes de la cadena deben organizarse sobre la membrana de forma que, 1/ envíen los protones hacia el interior, 2/ los electrones no pasen del fotosistema II al I más que a través de la cadena transportadora de electrones, y, 3/ los donantes de electrones queden separados de los aceptores por la membrana, para evitar un flujo en direcciones no deseadas.

Finalmente en este proceso en el que los dos fotosistemas están acoplados se produce ATP y NADPH (un poco más de ATP) y oxígeno, llamándose **fotofosforilación no cíclica**.

Pero el consumo de ATP y poder reductor durante la fotosíntesis no es equivalente. En ocasiones es precisa una mayor cantidad de ATP que de NADPH (se emplea más ATP que NADPH en la fijación del CO_2) entrando

en juego entonces la llamada **fotofosforilación cíclica** consistente en que el *fotosistema I* en lugar de transferir sus electrones hacia la *NADP-reductasa*, lo hace a través de la *ferredoxina* a la *plastoquinona* (FIGURA 4-5) la cual cede los electrones al *complejo b6-f* y se traslocan H^+ que al pasar al estroma a través de las partículas FC1 produce ATP. Finalmente en este proceso en que están desacoplados los fotosistemas, se produce ATP y no NADPH ni oxígeno.

Figura 4-5. *Fotofosforilación cíclica. Cuando es preciso una mayor cantidad de ATP que de NADPH el fotosistema I en lugar de transferir sus electrones hacia la NADP-reductasa, lo hace a través de la ferredoxina a la plastoquinona la cual cede los electrones al complejo B6-F traslocándose H^+ que al pasar al estroma a través de las partículas FC1 produce ATP.*



Una vez obtenida la energía y el poder reductor, pueden tener lugar las reacciones de fijación del carbono en la llamada *fase oscura de la fotosíntesis*.

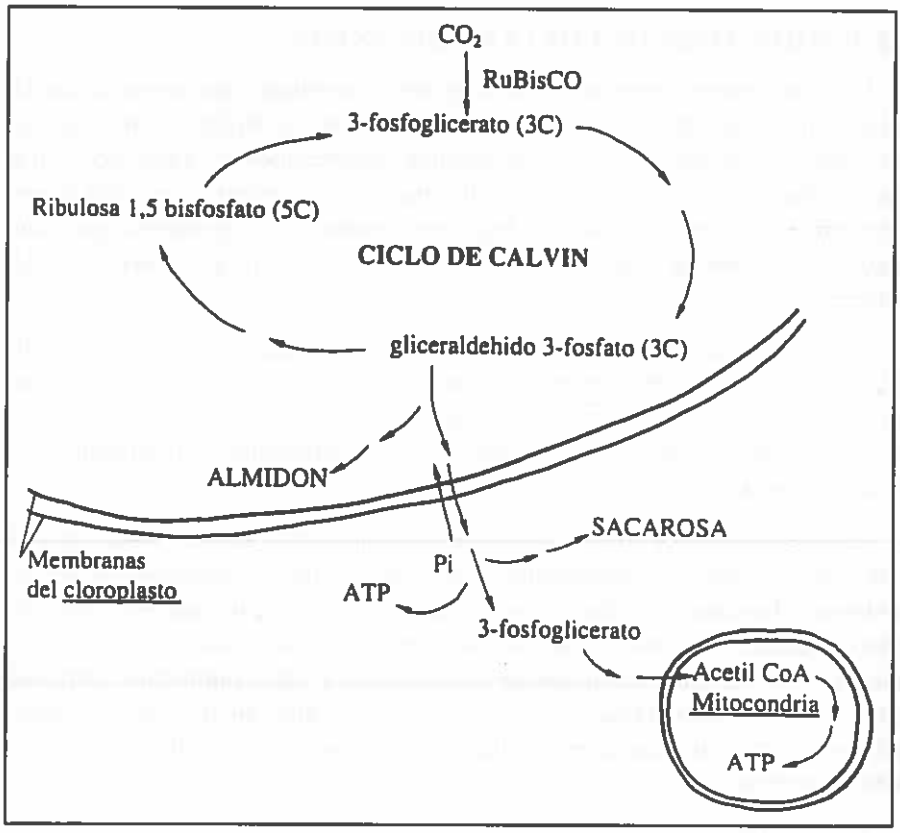
Para que ésta tenga lugar el CO_2 procedente del aire que rodea la hoja debe llegar al interior del cloroplasto donde se reducirá. Llega a través de los estomas (que deben estar abiertos) y así la planta consume el CO_2 de sus proximidades formando un gradiente de concentración (el CO_2 difundirá desde las zonas de alta a las de baja concentración) (esta difusión es más activa cuanto más agitado esté el medio en el que se encuentra la planta, el aire).

El CO_2 en el estroma del cloroplasto se incorpora a una molécula de 3 átomos de carbono (el **3-fosfoglicerato**), iniciándose así el **ciclo de fijación del carbono** o **ciclo de Calvin** (FIGURA 4-6). Dicho ciclo se puede resumir

en que el 3-fosfoglicerato antes o después da lugar a ... el **gliceraldehido 3 fosfato** también de 3 átomos de carbono que mayoritariamente continúa en el ciclo dando lugar a ... **ribulosa 1,5 bisfosfato** de 5 átomos de carbono que con el CO_2 da lugar a dos moléculas de 3-fosfoglicerato, cerrándose el ciclo.

La incorporación del CO_2 para dar lugar a 3-fosfoglicerato está catalizada por la enzima **R**ibulosa **Bis**fosfato **C**arboxilasa **O**xigenasa (**RuBisCO**). Una enzima que trabaja lentamente y que por esa razón existen gran cantidad de copias en el estroma de los cloroplastos (un 15% de todas las proteínas de los cloroplastos) y que se considera la proteína más abundante de la tierra.

Figura 4-6. *Esquema de la llamada fase oscura de la fotosíntesis. Entre paréntesis se indica el número de átomos de carbono.*



No todo el gliceraldehido 3 fosfato ingresa en el ciclo de Calvin. Parte de él es utilizado por el cloroplasto y por la célula dependiendo de las

necesidades. (Una molécula de gliceraldehido 3 fosfato se obtiene de tres moléculas de CO_2 con un gasto de 9 ATP y 6 NADPH). En el cloroplasto se acumula ... como *almidón* y en el citoplasma (sale por la membrana interna del cloroplasto entrando Pi) se transforma en ... *sacarosa* o de nuevo en 3-fosfoglicerato (produciendo ATP) que ... se transforma en *Acetil CoA*, el cual en la mitocondria produce gran cantidad de ATP.

Pero el ATP y el poder reductor que el cloroplasto obtiene en la llamada fase luminosa de la fotosíntesis, no se emplea exclusivamente en la fijación del carbono. También se emplea en la síntesis de aminoácidos y de ácidos grasos, de tal manera que los cloroplastos proporcionan los ácidos grasos y carotenoides para la planta y el suministro de algunos aminoácidos que no pueden ser sintetizados en otras partes.

4.5. ESTRUCTURA DE LOS CLOROPLASTOS.

Las membranas (externa e interna) del cloroplasto son como todas las membranas celulares (60A), constan de dos capas de lípidos y una capa de proteínas. No tienen clorofila y si algunos carotenoides no implicados en el aprovechamiento de la energía luminosa. La externa es totalmente permeable a los metabolitos de bajo peso molecular. La interna que tiene mayor contenido en proteínas que la externa, es la barrera de permeabilidad selectiva.

En el estroma se localiza almidón fabricado ahí mismo, lípidos casi todos fabricados también ahí y gran cantidad de proteínas (incluidas las enzimas de la fase oscura de la fotosíntesis), parte de las cuales son codificadas por el ADN del núcleo, sintetizadas por los ribosomas citoplásmicos y posteriormente importadas.

Las membranas de los tilacoides también presentan la estructura típica de todas las membranas, presentando ácidos grasos muy insaturados lo que les confiere bastante fluidez (que facilita el desplazamiento de los transportadores de electrones dentro de ellos), además son muy poco permeables y en ellas se localizan las clorofilas y otros pigmentos formando parte de los fotosistemas y el resto de los componentes de la cadena transportadora de electrones. La luz de los tilacoides está llena de agua y sales disueltas.

En criofractura y por contraste negativo es posible diferenciar los distintos componentes de la cadena transportadora de electrones, pudiéndose observar como su distribución es diferente en las membranas de los tilacoides que están en contacto con el estroma frente a aquellas que están

en contacto con otras membranas tilacoidales. Así por ejemplo se observa que las partículas CF1 están en las membranas tilacoidales que están en contacto con el estroma.

Además los cloroplastos contienen en el estroma ADN y ARN y las enzimas necesarias para la replicación del ADN.

El ADN es circular, de doble hélice y con algún punto de unión a la envoltura del cloroplasto. Lo heredan generalmente por vía materna porque solo el óvulo aporta proplastos (en algunas especies proceden de los dos y en ciertas coníferas solamente del gameto masculino). En el cloroplasto se localizan proteínas que están codificadas por el ADN nuclear (por eso se dice que los cloroplastos tienen autonomía genética parcial) y otras codificadas por el ADN del cloroplasto (entre ellas la subunidad grande de la RuBisCO) que se sintetizan en los ribosomas propios de los cloroplastos (esta síntesis es inhibida por el cloranfenicol). Ni el ARN del cloroplasto ni ninguna proteína se transfiere al hialoplasma, pero muchas proteínas del mismo si pasan al cloroplasto (como por ejemplo la subunidad pequeña de la RuBisCO).

La estructura descrita corresponde a los cloroplastos de las plantas, siendo diferente la morfología de los cloroplastos de las algas: su tamaño suele ser mucho mayor y su forma irregular (espirales, estrellados, etc.) y con frecuencia tienen en su interior un lugar de depósito y síntesis de material de reserva (almidón, proteínas, etc.), el **pirenoide**, de función desconocida, que puede estar atravesado por los tilacoides. Además los tilacoides no siempre se organizan como los de los cloroplastos de los de las plantas, así en las algas rojas los tilacoides son independientes entre sí y en las algas pardas se agrupan de tres en tres.

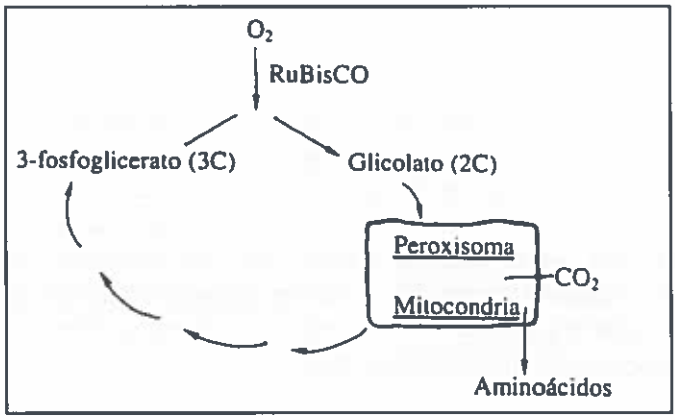
4.6. FOTORRESPIRACIÓN.

La RuBisCO es una enzima que presenta mucha mayor afinidad para el CO_2 (actividad carboxilasa (RuBisCO)) que para el O_2, pero a pesar de ello a veces (una de cada cinco) capta O_2 (actividad oxigenasa (RuBisCO)). En ese caso en vez de producirse dos moléculas de *3-fosfoglicerato*, se produce solamente una y además **glicolato** (de dos átomos de carbono) que posteriormente da lugar a otra molécula de *3-fosfoglicerato* restableciéndose el funcionamiento normal. Concretamente el *glicolato* da lugar a la molécula de *3-fosfoglicerato* con la intervención de los peroxisomas y las mitocondrias en un proceso que además de consumir oxígeno (el captado inicialmente) libera CO_2, conociéndose el proceso como **fotorrespiración**

(FIGURA 4-7) (además en los peroxisomas y mitocondrias se sintetizan, por este proceso, aminoácidos (glicina y serina)).

Dicha fotorrespiración que tiene lugar en las plantas en condiciones ambientales no extremas, tendría lugar con mayor frecuencia en plantas expuestas a elevadas temperaturas. En esas condiciones, las plantas deben mantener casi cerrados los estomas para evitar una excesiva transpiración (que se produce por los estomas) y en consecuencia para evitar la deshidratación, de tal manera que la concentración de CO_2 baja mucho con respecto a la de oxígeno y las plantas tendrían con frecuencia el proceso de fotorrespiración y consecuentemente una eficiencia en la fotosíntesis muy baja.

Figura 4-7. *Esquema del proceso conocido como fotorrespiración. Entre paréntesis se indica el número de átomos de carbono.*



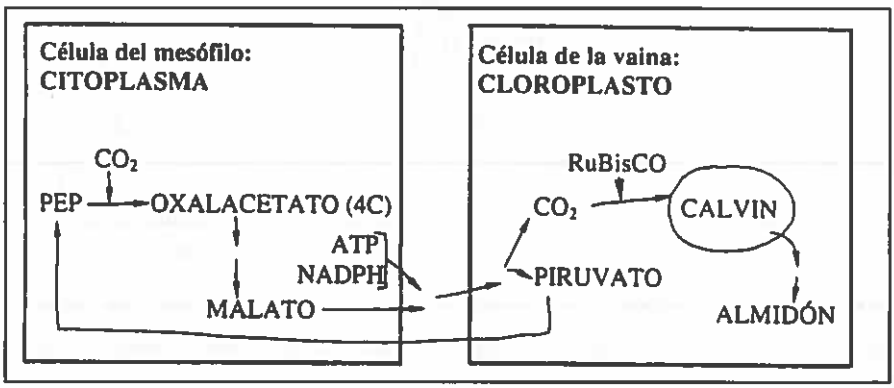
Las plantas han adoptado dos mecanismos de defensa ante el exceso de la fotorrespiración: el característico de las llamadas **plantas C-4** y el característico de las **plantas CAM**.

Las *plantas C-4* (entre ellas la caña de azúcar, el maíz, el sorgo y numerosos pastos forrajeros) incorporan el CO_2 atmosférico en un compuesto de cuatro átomos de carbono, a diferencia del resto de las plantas que lo incorporan al *3-fosfoglicerato* de tres átomos de carbono (razón por las que se les llama **plantas C-3**). Las plantas C-4 bajo irradiación solar elevada y temperaturas calurosas son capaces de fotosintetizar con mayor rapidez y producir mucha más biomasa que las plantas C-3.

Las plantas C-4 presentan dos tipos de células que intervienen en la fotosíntesis (a diferencia de las C-3 que presentan un solo tipo celular fotosintético): las llamadas **células de la vaina** que están estrechamente empaquetadas, son relativamente grandes y separan los haces vasculares de las predominantes **células del mesófilo** que son más pequeñas.

En las C-4 el CO_2 se incorpora al **fosfoenolpiruvato** (FIGURA 4-8) dando lugar a **oxalacetato** (4C) el cual produce **malato** (o **ácido málico**). Ocurre esta fijación en el citoplasma de las *células del mesófilo* que son las más superficiales y que se caracterizan por tener cloroplastos con muchos grana y sin almidón. El *malato* y los productos de la fase luminosa, llegan a través de los plasmodesmos a otro grupo de células, alejadas de las superficie llamadas *células de la vaina* características por no poseer grana y abundante almidón (los cloroplastos de las células de la vaina contienen casi todo el almidón de la hoja). En estas células el *malato* da lugar por una lado a **piruvato** que retorna a las *células del mesófilo* para dar lugar al *fosfoenolpiruvato* reiniciándose el ciclo, y por otra parte da CO_2 que con la intervención de la RuBisCO lo incorpora al *ciclo de Calvin* y ... producen almidón. Al estar estas células alejadas de la superficie foliar y por tanto del O_2, la RuBisCO tienen una eficiencia prácticamente del 100% en su actividad carboxilasa.

Figura 4-8. *Esquema de la fotosíntesis de las plantas C-4. Entre paréntesis se indica el número de átomos de carbono.*

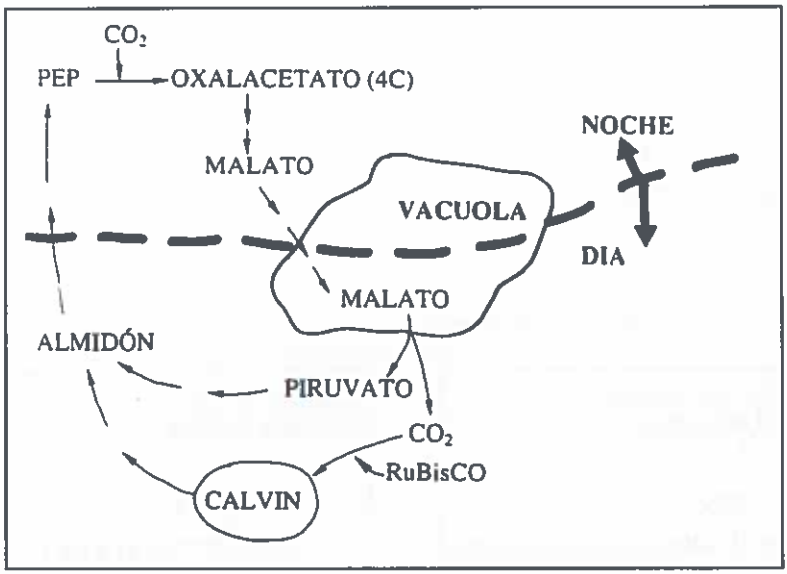


Las *plantas C-4* aún con bajas concentraciones de CO_2 realizan la fotosíntesis con gran eficiencia aún con los estomas casi cerrados para evitar la deshidratación. Además el poder utilizar el *malato* les permite tener una

pequeña reserva de CO_2 en situaciones de emergencia (por ejemplo en caso de cierre brusco de los estomas).

Las *plantas CAM* son en general las suculentas (las que viven donde el agua es escasa o de difícil acceso) (su nombre procede de la abreviación anglosajona de "Metabolismo Ácido de las Crasuláceas"), también incorporan el CO_2 al *oxalacetato* (4C) pero a diferencia de las anteriores no presentan dos tipos celulares fotosintéticos, si no que su éxito adaptativo consiste en fijar el CO_2 durante las horas de oscuridad, manteniendo los estomas cerrados durante las horas de luz y haciendo participar a las vacuolas.

Figura 4-9. *Esquema de la fotosíntesis de las plantas CAM. Entre paréntesis se indica el número de átomos de carbono.*



Las *plantas CAM* incorporan, como las *plantas C4*, el CO_2 al *fosfoenolpiruvato* (FIGURA 4-9) dando *oxalacetato* el cual también da lugar a *malato* que entra en las vacuolas y ahí permanece durante las horas de oscuridad. Durante las horas de luz, el *malato* sale de la vacuola y da lugar por una lado a *fosfoenolpiruvato* que ... da lugar a almidón y a CO_2, el cual ingresa en el *ciclo de Calvin* con la participación de la RuBisCO que prácticamente no capta oxígeno porque los estomas están cerrados.

Quizás el rasgo más notable de las *plantas CAM* es la formación de *ácido málico* en la noche (que se percibe como sabor agrio y se acompaña de una pérdida neta de azúcares y almidón) y su desaparición con la luz del día. El metabolismo CAM se ve favorecido por los días calurosos con niveles de irradiación solar elevados, noches frías y suelos secos (situaciones todas que predominan en los desiertos). También favorecen un metabolismo CAM las concentraciones elevadas de sal en el suelo.

En esencia las *plantas C-4* y las *plantas CAM* realizan los mismos procesos, pero mientras en las plantas C-4 hay *separación espacial* en las plantas CAM hay *separación temporal.*

Los tres metabolismos (C3, C4 y CAM) tienen sus ventajas y sus inconvenientes. Sirvan de ejemplo:

- las *plantas C4* a temperaturas elevadas y ambiente seco tienen una mayor producción de biomasa que las *plantas C3*, pero a temperaturas inferiores a 25°C las *plantas C4* no son competitivas debido en parte a una mayor sensibilidad al frío.

- las *plantas CAM* crecen muy lentamente pero son las únicas que pueden hacerlo en los ambientes desérticos. Sin embargo en ambientes no extremos tanto las *plantas C4* como las *plantas C3* son mucho más eficientes.

4.7. ORIGEN DE LOS CLOROPLASTOS.

Se puede considerar el origen de los cloroplastos desde dos punto de vista: el origen de los cloroplastos en las células no meristemáticas por una parte y el origen de los cloroplastos filogenéticamente hablando.

En las células diferenciadas los cloroplastos proceden, como todos los plastos, de los proplastos de las células meristemáticas. Éstos son orgánulos que ya tienen doble membrana y que pueden dividirse:

- si intervine la luz, ésta estimula en los proplastídios, la síntesis de proteínas cloroplásticas, la evaginación de la membrana interna y posterior independización, dando lugar a los tilacoides y paralelamente se sintetiza clorofila y proteínas, organizándose, en fin, un cloroplasto.

- en ausencia de luz, las invaginaciones no forman tilacoides y si una red llamada **cuerpo prolamelar** llamándose **etioplasto** el orgánulo. Si el *etioplasto* es iluminado el cuerpo prolamelar se organiza en tilacoides y aparecen secuencialmente diferentes actividades fotosintéticas, y el *etioplasto* se convierte en un cloroplasto funcional.

Así pues la formación de cloroplastos está mediada directamente por la luz (e indirectamente por el fitocromo).

Desde un punto de vista filogenético, los cloroplastos surgieron de una primitiva simbiosis intracelular entre antepasados procariotas de los cloroplastos (bacterias fotosintéticas semejantes a las actuales cianobacterias) y células eucariotas ancestrales. Esta teoría llamada **teoría endosimbionte** ha quedado confirmada por numerosas evidencias:

- por la autonomía genética parcial y porque su síntesis de proteínas es similar a la de las bacterias,

- las cadenas de transporte de electrones acopladas a bombas de protones y las ATPasas, son semejantes a las existentes en diferentes bacterias fotosintéticas (y a las de mitocondrias),

- el ADN del cloroplasto es circular como el de las bacterias,

- dentro del cloroplasto se sintetizan proteínas, pudiendo interrumpirse el proceso con antibióticos,

- los cloroplastos se originan por división de otros preexistentes, duplicando su ADN de forma independiente de la fase del ciclo celular. Además el ADN no está empaquetado con histonas y la forma en que se transcribe y en que se traducen las proteínas es similar a la de procariotas,

- los ribosomas (y la síntesis de proteínas) son semejantes a los de procariotas,

- el ADN puede ser transcrito por la ARN polimerasa de *E. coli* y el ARNm puede ser traducido por los ribosomas de esta bacteria,

El genoma es por tanto similar al de bacterias y es estable desde hace millones de años. Durante la evolución algunas de sus partes se han introducido en el genoma nuclear de forma que el genoma del plasto sólo contienen unos 120 genes. Las proteínas que codifican suelen formar parte de complejos que también están codificados por el núcleo. (Codifican para: 4 ARNr, 20 proteínas ribosomales del cloroplasto, varias proteínas de los fotosistemas I y II, subunidades de la ATPasa, partes de los complejos enzimáticos de la cadena transportadora de electrones, una subunidad de la RuBisCO, 30 moléculas de ARNt y 40 proteínas desconocidas).

Todo lo expuesto indica que los sistemas genéticos del núcleo y el cloroplasto deben por tanto estar coordinados, atribuyéndose dicho control al núcleo: éste controla el número de cloroplastos de la célula y la cantidad de proteínas que producen. Pero hay evidencias de interacciones en ambos

sentidos ya que hay productos del cloroplasto que estimulan o bloquean genes nucleares.

5. LOS TEJIDOS DE LAS PLANTAS. MERISTEMOS. Clasificación de los meristemos. Meristemos apicales. Meristemos intercalares. Cambium vascular. Felógeno. Factores que intervienen en el desarrollo de las plantas.

A continuación, en este capítulo y en los próximos, se tratarán los aspectos histológicos del reino de las Plantas. No se incluyen las peculiaridades de las consideradas plantas inferiores: las *Briofitas*, y si las de las consideradas plantas superiores: las *Traqueofitas*, que se caracterizan por poseer sistemas conductores desarrollados mediante los cuales, el agua no accesible a todas las células y los nutrientes elaborados en las partes superficiales (mediante la fotosíntesis), llegan a todas las partes de la planta. Dichas *Traqueofitas* incluyen las *Pteridofitas* (los helechos entre otros), las *Gimnospermas* (los pinos entre otros) y las *Angiospermas*, dentro de las cuales se consideran las *Monocotiledóneas* (la mayoría de las plantas herbáceas) y las *Dicotiledóneas* (la mayoría de las plantas leñosas).

5.1. LOS TEJIDOS DE LAS PLANTAS.

Es sabido que la vida comenzó en el medio acuático y que los seres vivos evolucionaron conforme colonizaron el medio terrestre. La conquista de la tierra por parte de las plantas y la posterior adaptación supuso el desarrollo de:

- estructuras para la captación de agua: las raíces,
- un sistema conductor eficaz: *xilema* y *floema*,
- estructuras para evitar la transpiración y para regular el intercambio de gases: la *epidermis*,
- tejidos especializados en el sostén: *colénquima* y *esclerénquima*,
- una amplia superficie capaz de captar el máximo posible de energía solar y que no supusiera una gran resistencia a la fuerza del viento: las hojas.

A lo anterior hay que añadir una característica importante de las plantas: el reducido espesor de sus órganos, debido a que no han desarrollado un sistema de transporte de oxígeno. Es claro en el caso de las hojas, ocurriendo en los tallos muy engrosados (en los grandes troncos de los

árboles por ejemplo) que la parte viva son solamente unos pocos milímetros (muy cerca del exterior) estando el resto constituido por tejidos muertos.

Las plantas adultas presentan además tejidos embrionarios que permiten su crecimiento, son los *meristemos* que determinan el crecimiento en longitud (llamado **crecimiento primario**) y el crecimiento en grosor (llamado **crecimiento secundario**), llamándose respectivamente *meristemos primarios* y *meristemos secundarios* a los tejidos embrionarios de las plantas adultas.

Además de los meristemos, obviamente las plantas constan de otros conjuntos celulares que se pueden agrupar en tejidos, si bien frecuentemente los límites entre ellos son imprecisos, existiendo muchas formas de transición entre unos tejidos y otros.

Con todo, en las plantas se consideran los siguientes tejidos:

Meristemos: tejidos embrionarios que persisten en las plantas adultas.

Parénquima: es un tejido eminentemente fotosintetizador o almacenador de sustancias nutritivas.

Colénquima: es un tejido de sostén.

Esclerénquima: es un tejido de sostén.

Xilema: es el tejido vascular que transporta agua y sales minerales.

Floema: es el tejido vascular que transporta productos elaborados.

Estructuras secretoras: no forman tejidos claramente delimitados. Hay estructuras secretoras externas y otras internas.

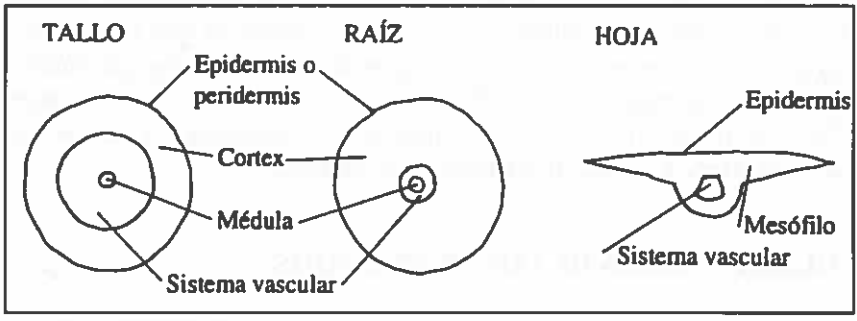
Epidermis: es un tejido protector. En las plantas con crecimiento secundario es sustituida por la *peridermis*.

Peridermis: es un tejido protector.

Aunque la clasificación de las células en tejidos puede ser considerada arbitraria porque existen muchas formas intermedias, atendiendo a razones topográficas los tejidos se pueden agrupar en "**sistemas de tejidos**": **sistema dérmico**: epidermis o peridermis, **sistema vascular**: xilema y floema, y **sistema fundamental**: parénquima, colénquima y esclerénquima. La disposición de estos *sistemas de tejidos* es distinta en cada órgano de las plantas aunque siempre el sistema dérmico ocupa la posición más superficial. En secciones transversales de tallos y raíces, de fuera hacia dentro, se localiza la epidermis o peridermis (*sistema dérmico*), el **cortex** (*sistema fundamental*), el xilema y floema en el centro (*sistema vascular*) y

más en el centro la **médula** (*sistema fundamental*) que se encuentra ausente en muchas raíces. En las secciones transversales de las hojas, más externamente se localiza la epidermis (*sistema dérmico*), después el **mesófilo** (*sistema fundamental*) y finalmente el xilema y el floema (*sistema vascular*) (FIGURA 5-1).

Figura 5-1. *Esquema de la sección transversal de tallo, raíz y hoja, mostrando sus partes.*



5.2. MERISTEMOS.

Durante las primeras etapas del desarrollo embrionario todas las células se dividen. Aunque la mayoría de esas células se diferencian o especializan, en las plantas se mantienen grupos celulares con capacidad de proliferar: son células no diferenciadas que constituyen los *meristemos* y que son los responsables del crecimiento de las plantas. Es un crecimiento que no cesa, es decir que tiene lugar durante toda la vida de la planta. (El que las plantas adultas consten de tejidos adultos y de tejidos juveniles las diferencia netamente de los animales, ya que las células meristemáticas permiten el crecimiento de las plantas a lo largo de toda su existencia. Sin embargo en los animales el crecimiento se detiene al alcanzar el tamaño adulto y el número de órganos o sus partes es el definitivo).

Los meristemos proceden de meristemos ya existentes. Las células meristemáticas activas dan lugar por un lado a otras células meristemáticas (las llamadas *células iniciales*) y por otro lado a células que se diferencian en los distintos tejidos (las llamadas *células derivadas*). Además algunos meristemos pueden proceder de células de ciertos tejidos que se desdiferencian dando lugar a células meristemáticas.

El número de meristemos en cada planta es variable, existiendo al menos uno en el ápice del tallo y de cada rama, y en el ápice de las raíces principal

y secundarias. Todos ellos son los responsables del *crecimiento primario* (en longitud). El *crecimiento secundario* (en espesor) en las plantas que lo presentan, está determinado por la actividad de otros meristemos no apicales.

Los meristemos están constituidos por células indiferenciadas, pequeñas e isodiamétricas, sin espacios intercelulares entre ellas. La pared es primaria y delgada. Presentan abundantes ribosomas, aparato de Golgi muy desarrollado, proplastidios, muchas y pequeñas vacuolas, sin inclusiones y núcleo central grande con nucléolo evidente. Las transformaciones que tiene lugar en las células meristemáticas se pueden resumir en que las células se alargan, las vacuolas se reúnen en una grande que determina que núcleo y orgánulos se dispongan en la periferia de las células, la cromatina aparece más laxa, se desarrolla más la pared primaria, en ocasiones se desarrolla la pared secundaria, y aparecen espacios intercelulares.

5.3. CLASIFICACIÓN DE LOS MERISTEMOS.

Existen diversas clasificaciones de los meristemos atendiendo a distintos criterios.

La clasificación de los meristemos que se empleará aquí es la siguiente:

- **Meristemos primarios**: responsables del crecimiento en longitud de la planta.

. **Apicales**: en los extremos de las partes aéreas y subterráneas.

. **Intercalares**: en los entrenudos. *Nudo* es la parte del tallo en la que se inserta una o más hojas. *Entrenudo* es el espacio del tallo existente entre dos nudos. (Se dice que las plantas son una repetición de nudo-entrenudo-nudo-entrenudo-etc.).

- **Meristemos secundarios**: responsables del crecimiento en espesor de la planta, son meristemos que se localizan en posición lateral en los órganos que los presentan ("meristemos laterales").

. **Cambium vascular.**

. **Felógeno.**

5.4. MERISTEMOS APICALES.

Se encuentran en los extremos de las partes aéreas y subterráneas, pero mientras en el tallo las células meristemáticas están en los extremos (son

meristemos terminales), en las raíces se localizan por debajo de la llamada *cofia* o *caliptra* que los protege (son meristemos subterminales).

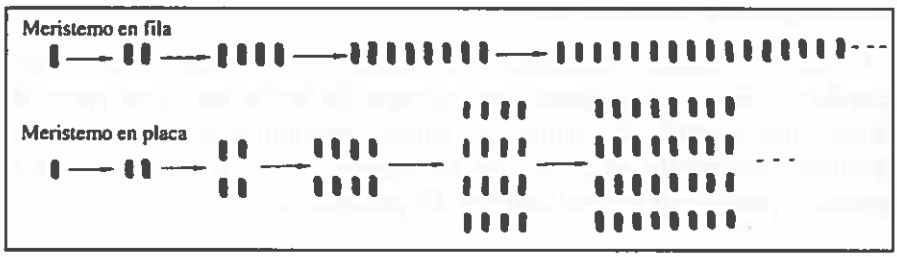
Atendiendo a la secuencia de la orientación de los planos de división, existen tres tipos de meristemos apicales (FIGURA 5-2):

- **Meristemo en fila**: planos de división paralelos entre sí. Determina el crecimiento uniforme, por ejemplo de la raíz o el tallo.

- **Meristemo en placa** (o **laminar**): dos planos de división perpendiculares entre sí. Determina el desarrollo, por ejemplo, de las hojas.

- **Meristemo en masa**: tres planos de división, que si se alternan por un igual, determina el desarrollo de estructuras esféricas.

Figura 5-2. *Sucesivas divisiones celulares que tienen lugar en los meristemos en fila y en placa. El esquema del meristemo en masa sería posible hacerlo solamente en tres dimensiones.*



Se han postulado varias teorías para explicar la procedencia de las distintas partes de la planta, a partir de determinadas células o regiones de los meristemos apicales, pero cada una de ellas es de aplicación a determinados grupos de plantas, y ninguna aplicable a todas. Independientemente de las distintas teorías, se establecen al menos semánticamente tres partes en los meristemos apicales, en función de las distintas estructuras a que dan lugar:

- **Protodermis**: da lugar a la capa más superficial de la planta (la epidermis).

- **Procambium**: da lugar a los tejidos vasculares primarios (xilema y floema primarios) y al cambium vascular.

- **Meristemo fundamental**: da lugar al resto de los tejidos de la planta.

Es destacable que el *cambium* tiene un antecedente primario (el *procambium*) y que el *felógeno* (el otro meristemo secundario) no, procediendo de la desdiferenciación de células diferenciadas.

5.5. MERISTEMOS INTERCALARES.

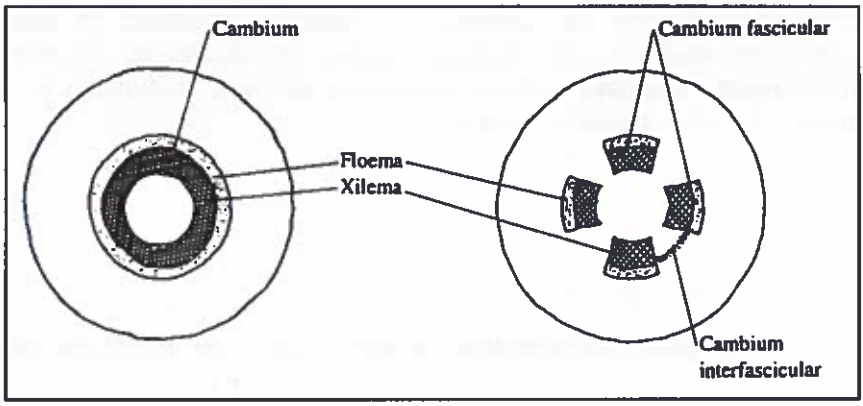
Son los responsables de la mayor parte del crecimiento en longitud del tallo aportando en ese sentido muy poco los meristemos apicales. Tal es así que si por la razón que sea los meristemos intercalares se inactivan, se producen plantas enanas.

Al comienzo del crecimiento todo el entrenudo tiene actividad meristemática, pero posteriormente parte del mismo se diferencia, localizándose en la base el meristemo intercalar. Así en un entrenudo se localiza una zona con tejidos diferenciados y otra meristemática.

5.6. CAMBIUM VASCULAR.

Forma los tejidos vasculares secundarios (el xilema y el floema secundario). En muchas plantas (por ejemplo las herbáceas) y en partes de plantas (por ejemplo las hojas) no existe cambium vascular porque no presentan crecimiento en grosor, de tal manera que el sistema vascular es primario y procedente exclusivamente del procambium.

Figura 5-3. *Disposición del cambium vascular en secciones transversales de tallos o raíces. En unos casos (izquierda) se dispone como un anillo completo entre el xilema y el floema, en otros (derecha) como un anillo incompleto.*



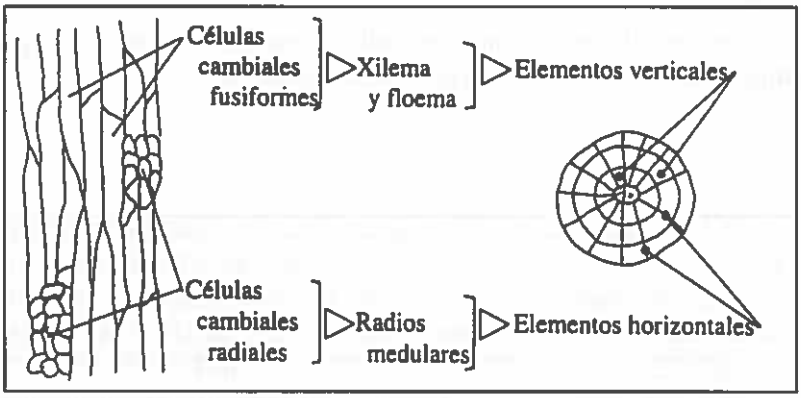
El cambium vascular procede del procambium y se localiza entre el xilema y el floema, disponiéndose (FIGURA 5-3):

- como un cilindro completo (como un anillo en los cortes transversales) que permite diferenciar dos porciones: la externa y la interna respecto del cambium;

- o bien como un anillo incompleto (en aquellas plantas en las que el sistema vascular forma un anillo incompleto). A éste último se le llama **cambium fascicular** para diferenciarlo del llamado **cambium interfascicular** que es aquel que aparece uniendo el cambium fascicular y que normalmente origina tejidos del *sistema fundamental* (parénquima, colénquima y esclerénquima) o en otros casos xilema y floema.

Las células meristemáticas del cambium son células similares citológicamente a las descritas pero o bien son células isodiamétricas o bien considerablemente alargadas (o *prosenquimáticas*). Según sea el grado de alargamiento existen dos tipos de células cambiales (FIGURA 5-4):

Figura 5-4. *Los dos tipos de células presentes en el cambium vascular. Unas originan los elementos verticales y otras los elementos horizontales del sistema vascular que se pueden diferenciar en las secciones transversales de los troncos de las plantas leñosas (esquema de la derecha).*



- **células cambiales fusiformes**: células alargadas con los extremos adelgazados que originan células del sistema vascular (xilema y floema) dispuestas en el sentido del eje longitudinal del tallo o de la raíz. Originan los llamados **elementos verticales del xilema y del floema**.

- **células cambiales radiales**: casi isodiamétricas, se disponen diseminadas entre las células cambiales fusiformes y originan los llamados radios medulares de los haces vasculares, constituidos por células parenquimáticas. Originan los **elementos horizontales del xilema y del floema**.

Las células del cambium dan lugar a células muy similares en la forma a ellas mismas. Las cambiales fusiformes dan lugar al dividirse a dos células: una que permanece como célula cambial y se instala donde estaba la célula madre, y otra que se diferencia en elemento del xilema si está hacia el interior del cambium o en elemento del floema si está hacia el exterior del cambium.

5.7. FELÓGENO.

También llamado **cambium suberoso**. Origina la *peridermis* (capa externa protectora que reemplaza a la epidermis en las plantas con crecimiento secundario), una de cuyas partes es el corcho empleado comercialmente.

El felógeno procede de la desdiferenciación de células normalmente parenquimáticas o colenquimáticas. Consta de células meristemáticas algo alargadas, siendo el único meristemo que presenta cloroplastos desarrollados.

Se dispone en el cortex como un anillo completo o bien como placas discontinuas a distintos niveles de profundidad entre sí.

Con todo lo expuesto es posible esquematizar los distintos componentes que se pueden encontrar en secciones transversales de tallos (y raíces) tanto en el caso de crecimiento primario como de crecimiento secundario (no tiene sentido hacerlo de la hoja puesto que en general las hojas solamente presentan crecimiento primario): en el tallo con crecimiento primario se observa: epidermis, cortex, floema primario, procambium, xilema primario y médula. En el tallo con crecimiento secundario: peridermis con el felógeno, cortex, floema primario, floema secundario, cambium vascular, xilema secundario, xilema primario y médula

De las estructuras presentes en el tallo primario algunas dejan de existir en el tallo secundario, otras son origen de las secundarias y cuando se

forman éstas, aquellas dejan de existir, y otras se encuentran presentes tanto en las estructuras primarias como en las secundarias:

- deja de existir la epidermis ocupando su lugar la peridermis (solamente coexisten epidermis y peridermis en los momentos de transición del crecimiento primario al crecimiento secundario);

- el procambium es el antecedente primario del cambium vascular;

- el floema primario y el xilema primario también están presentes en los tallos con crecimiento secundario acompañando al floema y xilema secundario respectivamente.

5.8. FACTORES QUE INTERVIENEN EN EL DESARROLLO DE LAS PLANTAS.

Son muchos los factores que intervienen en el desarrollo de las plantas: unos de naturaleza exógena y otros de naturaleza endógena. Los factores exógenos más representativos son la concentración de oxígeno, la temperatura, la luz y el agua. También es determinante la capacidad que posean las plantas de captar nutrientes.

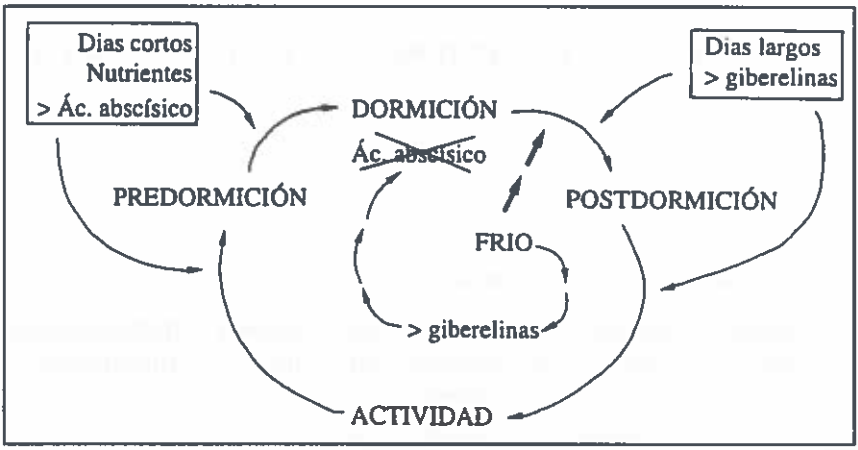
Los factores endógenos son las **hormonas vegetales** o **fitohormonas** de las cuales se considera que **auxinas**, **giberelinas** y **citoquininas** son hormonas promotoras y que el **etileno** y el **ácido abscísico** son hormonas inhibidoras. Las **auxinas** se emplean en agricultura por ejemplo para el enraizamiento de esquejes; las **giberelinas** inducen por ejemplo el alargamiento de los entrenudos; las **citoquininas** afectan fundamentalmente a la división celular, activando por ejemplo el crecimiento de las yemas laterales; el **etileno** que es la única hormona que en condiciones normales de presión y de temperatura se encuentra en estado gaseoso, inhibe por ejemplo el transporte de auxinas por el interior de la planta; el **ácido abscísico** participa por ejemplo en la abscisión (caída) de hojas y frutos.

Existen otros grupos de compuestos que quizás también puedan ser consideradas como hormonas: las **poliamidas** que modulan el crecimiento, las **oligosacarinas** que son fragmentos de pared y el **ácido salicílico** que es el responsable por ejemplo de efectos fisiológicos tan sorprendentes como la elevación de temperatura de determinadas partes de ciertas plantas.

Pero agentes exógenos y endógenos no son independientes. Además la diferenciación y morfogénesis de las plantas están controladas no por una sola hormona sino por un balance de varias. Un ejemplo que ilustra tal afirmación así como la clara influencia que los factores exógenos tienen

sobre el desarrollo y como existe una interacción entre factores exógenos y factores endógenos, es el proceso conocido como **dormición** que presentan las plantas (FIGURA 5-5): la mayoría de las especies leñosas de las zonas templadas presentan la *dormición* de las yemas (también de otras partes) durante un momento de su ciclo anual de crecimiento, la cual desempeña un papel muy importante en la supervivencia de las especies ya que impide que éstas se desarrollen bajo condiciones no adecuadas.

Figura 5-5. *Diagrama del ciclo de vida de ciertas plantas, que ilustra sobre la interacción entre los factores exógenos y endógenos.*



El ciclo de vida de ciertas plantas se puede considerar que es: las plantas pasan de un estado de dormición a otro de postdormición y de él al estado de actividad, del cual pasan al de predormición antes de volver al de dormición. Por un lado interviene la duración de los días y la captación de las plantas (por medio del *fitocromo*) de tales periodos: los días largos promueven la postdormición y los días cortos provocan la interrupción del crecimiento (la predormición) y la formación de yemas de resistencia. Además de la longitud de los días interviene un cierto estado nutricional y otro hormonal: en predormición se acumula ácido abscísico y en postdormición, giberelinas.

La dormición cesa además de lo indicado en muchos casos después de superar la exposición a un período frío durante el invierno (0-5°C/260-1000 horas). Este tratamiento frío conduce a un aumento de los niveles endógenos de giberelinas, hormonas que junto a las citoquininas parecen ser antagonistas del ácido abscísico el cual es el inhibidor mayoritario extraído tanto de hojas como de yemas.

Es claro por tanto que las hormonas juegan un papel importante en la regulación de la dormición de órganos de las plantas entrando en juego factores exógenos y la capacidad de las células para captar sus variaciones.

6. PARÉNQUIMA. Tipos de parénquima, función y distribución.

6.1. PARÉNQUIMA.

El parénquima es un tejido poco especializado que consta de un solo tipo celular. Son células vivas con variadas formas y funciones. En general son células prismáticas y con espacios intercelulares variables en tamaño. La pared es primaria y poco engrosada. Es muy característica la presencia de una gran vacuola.

Constituye la gran mayoría del llamado *sistema fundamental* de la planta, ocupando generalmente la parte más voluminosa de los órganos (médula y cortex de tallos y raíces, mesófilo de las hojas, pulpa de los frutos carnosos, etc.). Es un tejido encargado de realizar las funciones esenciales de las plantas de las que destaca la fotosíntesis (es el principal tejido fotosintetizador) y la elaboración y almacenamiento de sustancias. También se encuentran células parenquimáticas formando parte del sistema vascular (del xilema y del floema) dentro de las llamadas *células acompañantes*.

El parénquima proceden durante el crecimiento primario del *meristemo fundamental*. Durante el crecimiento secundario del *cambium interfascicular* o del *felógeno*.

Muy característico del parénquima es que sus células se pueden desdiferenciar: pueden eliminar los espesamientos de la pared dando lugar a células meristemáticas, compartiendo dicha característica con las células del colénquima. Ambos tipos celulares (parénquima y colénquima) se desdiferencian en la formación del *felógeno* y del *cambium interfascicular*. Además en la respuesta a heridas (en la unión de injertos por ejemplo): cuando se produce una herida, las células en contacto con la lesión se cargan de taninos, y las células que están más abajo eliminan los engrosamientos de sus paredes y se transforman en células meristemáticas que al entrar en actividad pueden reponer los tejidos dañados. También se puede provocar la desdiferenciación experimentalmente en la formación de los *callos*: grandes masas formadas por células indiferenciadas a las que es posible manipular en laboratorio.

Es posible tratar las células que constituyen los *callos* con balances de hormonas y así conseguir desde plantas enteras a partir de cada una de las células integrantes, a solamente raíces, hojas o flores, o la obtención de metabolitos secundarios de las plantas como morfina, azafrán, etc.

Además las células del parénquima conservan la capacidad de dividirse incluso cuando son maduras.

6.2. TIPOS DE PARÉNQUIMA, FUNCIÓN Y DISTRIBUCIÓN.

Parénquima clorofílico.

Realiza la fotosíntesis, disponiéndose normalmente inmediatamente debajo de la epidermis (donde puede penetrar bien la luz). Sus células tienen abundantes cloroplastos. Está especialmente desarrollado en la hojas, pudiéndose localizar además en los tallos jóvenes y en los peciolos. Ocasionalmente se desarrolla en raíces expuestas al sol.

Son dos los tipos de parénquima clorofílico:

. **Parénquima clorofílico en empalizada**: células alargadas dispuestas en estratos y con espacios intercelulares pequeños.

. **Parénquima clorofílico lagunar**: células redondeadas, no dispuestas en estratos y con espacios intercelulares conspicuos.

Parénquima de reserva.

Se localiza en lugares muy diversos de las plantas (médula del tallo, tubérculos, etc.). Las células almacenan sustancias, normalmente disueltas en el hialoplasma, la pared es delgada y suelen presentar una gran vacuola central. En ocasiones, como en los órganos y frutos carnosos, presenta espacios intercelulares grandes; en otros casos o no existen o son muy pequeños, tal es así en el llamado *endospermo* de las semillas (un tejido "energético").

Aunque en general todos los parénquimas de reserva acumulan varios tipos de sustancias, los hay que acumulan especialmente hidratos de carbono (el de la patata), otros acumulan lípidos (el de la aceituna) y otros proteínas (el de la lenteja).

Como ejemplo de la captación de los productos acumulados sirva la utilización de almidón en los *granos* o *cariópsides* de los cereales: la germinación comienza con la rehidratación del embrión que libera giberelinas las cuales llegan al endospermo y de ahí a las células subepidérmicas (llamadas *células de aleurona*) donde se forman grandes cantidades de enzimas. Entre las enzimas sintetizadas la alfa-amilasa que en el endospermo degrada almidón produciendo glucosa que llega al embrión donde es utilizada como fuente de ATP.

Hay células parenquimáticas que acumulan **derivados fenólicos** como los **taninos** (derivado fenólico es también la *lignina*). Estas células parenquimáticas se encuentran aisladas o formando pequeñas agrupaciones habitualmente en células situadas cerca de heridas o infecciones, además:

- cuando se encuentran en las cubiertas seminales captan oxígeno y se oxidan, determinando que disminuya la tasa de respiración del embrión e inhibiendo por tanto la germinación;

- como componentes de esencias atraen a los insectos favoreciendo así la polinización;

- provocan metamorfosis prematura en insectos debido a que disminuyen el nivel de hormona juvenil, determinando la aparición de adultos estériles;

- actúan sobre el crecimiento de las plantas al modificar los niveles endógenos de auxinas (algunos las degradan y otras las inactivan);

- reaccionan con las proteínas salivales de los herbívoros ejerciendo un efecto astringente ("sequedad de boca") actuando así como disuasorios nutritivos;

- tienen efectos antivirales.

En ocasiones las células parenquimáticas presentan *cristales de oxalato cálcico* (*drusas*, *ráfides*, *prismas*), siendo especialmente abundantes en plantas con baja tolerancia al calcio porque, como ya se ha indicado, consiguen una baja concentración de calcio en su interior gracias a la presencia de oxalato que precipita el calcio como oxalato cálcico.

Parénquima aerífero (o **aerénquima**).

Está especialmente desarrollado en las plantas que viven en ambientes muy húmedos o acuáticos (son las llamadas *plantas hidrófitas*). (Las *plantas xerófitas* son las plantas que viven en climas secos y las *plantas mesófitas* en climas no extremos). El *aerénquima* es un parénquima con grandes espacios intercelulares comunicados entre sí, gracias a los cuales se produce la aireación de los tejidos interiores. Por ejemplo permite la difusión del oxígeno hacia las raíces en condiciones de anaerobiosis como las que se producen en suelos inundados continuamente.

Existe permanentemente en las plantas hidrófitas estén o no inundadas y en las mesófitas solo cuando están encharcadas (el etileno es el agente inductor), siendo en estos casos el aerénquima una adaptación morfológica de las raíces a la hipoxia, produciéndose después del colapso y lisis de algunas células maduras.

Parénquima acuífero.

Especialmente característico de las *plantas xerófitas*. Es un parénquima almacenador de agua, que carece de clorofila, presenta paredes delgadas y normalmente una vacuola central grande donde se acumula el agua. En el citoplasma o en la vacuola tienen mucílagos que aumentan la capacidad de absorción y retención de agua.

Realmente el agua es abundante en todas las células parenquimáticas (están altamente vacuolizadas) especialmente en los parénquimas de reserva, razón por la que el parénquima en conjunto juega un importante papel en la planta como reserva hídrica.

7. COLÉNQUIMA. ESCLERÉNQUIMA. COLÉNQUIMA. Función y localización. Clasificación y origen. Crecimiento de las células del colénquima. ESCLERÉNQUIMA. Función, localización, clasificación y origen de fibras y esclereidas. Crecimiento de las células del esclerénquima. Fibras de interés económico. Diferencias entre los tejidos de sostén.

7.1. COLÉNQUIMA. ESCLERÉNQUIMA.

Las plantas inferiores deben su resistencia mecánica al conjunto formado por la pared y la turgencia celular: las células rodeadas por una pared rígida absorben agua del medio hipotónico en el que se encuentran, desarrollando la presión de turgencia que actúa hacia fuera, sobre la pared celular, generando una presión que proporciona gran parte de la rigidez de los tejidos vivos de las plantas. Son en consecuencia totalmente dependientes del agua para el mantenimiento de sus actividades vitales.

Sin embargo las plantas, perfectamente adaptadas al medio terrestre, muestran desde estadios de desarrollo tempranos células con paredes engrosadas y endurecidas que les proporcionan mayor resistencia mecánica. Constituyen el *colénquima* y el *esclerénquima*, tejidos que proporcionan rigidez y solidez a los órganos que los contienen incluso cuando pierden agua, y por tanto cuando la resistencia mecánica debida a la turgencia celular es menor.

Algunos autores agrupan a los tejidos de sostén de las plantas bajo la denominación de *estereoma*.

7.2. COLÉNQUIMA.

El colénquima está constituido por células que en su madurez tienen protoplasto, es decir son células vivas. Consta de un solo tipo celular, siendo o bien prosenquimáticas (alargadas) con extremos adelgazados o cilíndricas. Presentan paredes primarias muy engrosadas, generalmente con engrosamientos desiguales. En sus paredes son especialmente abundantes las pectinas lo cual determina que sean paredes ricas en agua.

Como ocurre con otros tejidos de las plantas, el límite entre el colénquima y el tejido adyacente no está perfectamente definido. Así, el colénquima está relacionado con el parénquima: ambos son tejidos vivos en

su madurez, son capaces de retornar a la actividad meristemática, las paredes son primarias y no lignificadas y los dos poseen cloroplastos. La diferencia fundamental entre ambos tejidos es el engrosamiento de la pared que es notablemente mayor en las células del colénquima. Además las células colenquimáticas se pueden transformar en células del esclerénquima por depósito de paredes secundarias lignificadas.

7.3. FUNCIÓN Y LOCALIZACIÓN.

El colénquima es un tejido plástico y deformable. Es el tejido de sostén de los órganos en crecimiento y de aquellas partes de las plantas que no desarrollan mucho esclerénquima (hojas y tallos herbáceos).

Como el parénquima, tiene la capacidad de eliminar los espesamientos de la pared sintetizando y segregando celulasa, pectinasa, etc. y retomar así la actividad meristemática. Es así en respuesta a lesiones cuando se forma el *callo*, en situaciones experimentales cuando se induce la formación de *callos* o en la diferenciación del felógeno (porque mientras el cambium vascular procede del procambium, el felógeno no tiene un antecesor primario).

El colénquima se encuentra en los órganos en crecimiento, en los órganos adultos herbáceos (peciolos, ramas jóvenes, partes florales) o en las plantas sin crecimiento secundario, disponiéndose en grandes paquetes celulares.

En general presenta una distribución periférica disponiéndose o bien inmediatamente debajo de la epidermis o bien una o dos capas debajo de ella. En los tallos y en los peciolos, se distribuye constituyendo una capa continua alrededor del eje o en cordones formando las llamadas *costillas* que incluso se observan macroscópicamente (típicamente en las Labiadas). En las hojas se localiza acompañando a los haces vasculares mayores, en las dos caras o en una solamente (normalmente en el envés) y en los bordes del limbo foliar.

7.4. CLASIFICACIÓN Y ORIGEN.

El espesamiento de la pared permite clasificar el colénquima en (FIGURA 7-1):

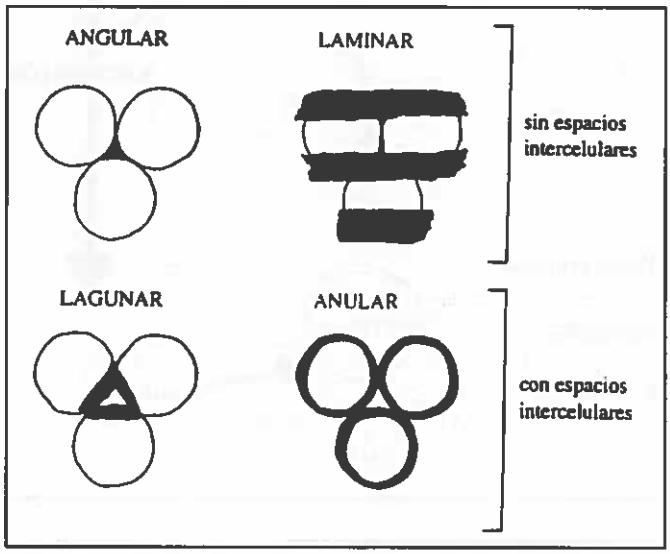
- **colénquima angular**: el espesamiento se produce en los ángulos de contacto entre las células. Suelen faltar por completo los espacios intercelulares, siendo así grande su resistencia porque el resultado mecánico final es el de varias columnas sólidas ensambladas unas a otras.

- **colénquima laminar**: el engrosamiento se produce en las paredes tangenciales (en las paralelas a la superficie del órgano) estando muy poco engrosadas las paredes radiales. No presenta espacios intercelulares. Suele estar inmediatamente debajo de la epidermis.

- **colénquima lagunar**: el engrosamiento se produce en las paredes que están en contacto con los espacios intercelulares.

- **colénquima anular**: el engrosamiento es uniforme alrededor de toda la célula. Suele presentar espacios intercelulares.

Figura 7-1. *Clasificación del colénquima atendiendo al engrosamiento de sus paredes y a la presencia o ausencia de espacios intercelulares.*

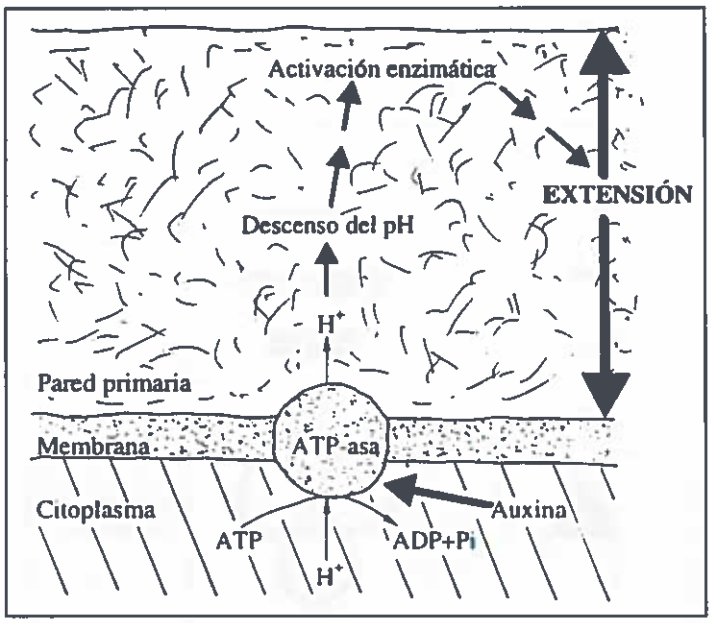


Existe controversia sobre el origen del colénquima, considerándose que es doble: el prosenquimático y de paredes más gruesas procede, conjuntamente con los tejidos vasculares, de células del procambium o del cambium vascular; el menos especializado procede, como el parénquima, de células del meristemo fundamental, del cambium interfascicular o del felógeno.

7.5. CRECIMIENTO DE LAS CÉLULAS DEL COLÉNQUIMA.

Sumamente característico del colénquima es que sus paredes pueden crecer al mismo tiempo en grosor y en longitud, y por tanto durante el crecimiento del órgano.

Figura 7-2. *Esquema que representa los procesos que tienen lugar durante el crecimiento de una célula de las plantas, desde la intervención de auxina hasta la extensión propiamente dicha.*



El crecimiento de las células del colénquima, como el crecimiento de las células con paredes primarias en general, solamente es posible si se relaja la trama de la pared, lo cual permitirá la extensión celular. En primer lugar se produce la modificación bioquímica de la pared y posteriormente la extensión propiamente dicha: las células expuestas a la acción de las auxinas exportan protones del citoplasma hacia la pared celular (por la activación de ATP-asas localizadas en la membrana plasmática) bajando el pH de la zona (acidificándose) y activándose ciertas enzimas que solamente son funcionales a pH ácido. Estas enzimas intervienen rompiendo una serie de enlaces de la matriz de la pared, lo cual determina que la misma pierda su rigidez, pudiendo entonces sufrir la extensión provocada por el potencial de presión (FIGURA 7-2). Tal extensión determina la separación de las fibras

de celulosa (unas de otras) hasta que se sintetizan nuevos componentes de la pared (de la matriz y celulosa) y se restauran los enlaces.

7.6. ESCLERÉNQUIMA.

El esclerénquima consta de células con paredes secundarias con punteaduras de varios tipos y que pueden carecer de protoplasto en la madurez. Dichas paredes secundarias se impregnan frecuentemente de *lignina* la cual reemplaza el agua de la pared, por lo que la lignificación reduce la hidratación de la pared y su permeabilidad al agua y los solutos siendo en consecuencia paredes poco hidratadas y por lo tanto más duras que las del colénquima.

Las células del esclerénquima presentan gran variación en la forma, estructura, origen y desarrollo, estableciéndose dos tipos celulares que no se distinguen netamente entre si: las **fibras** y las **esclereidas**. En general las *fibras* son largas y delgadas y con las paredes secundarias tan desarrolladas que en corte transversal el engrosamiento de la pared puede llegar a ocupar el 90% de la célula (y ocasionalmente puede llegar a obliterar el lumen celular). Las *esclereidas* son isodiamétricas, alargadas o ramificadas, y con punteaduras más aparentes y abundantes que las de las *fibras*. Aunque clásicamente se han considerado células muertas, hoy se considera que la gran mayoría poseen protoplastos vivos aun después de formar sus gruesas paredes lignificadas.

Es característico de las células del esclerénquima su anisotropía, determinada por la orientación de las fibras de celulosa en las subcapas de la pared secundaria. Así la microscopía de polarización permite la identificación del esclerénquima en cortes histológicos.

También ocurre con el esclerénquima que el límite entre él y los tejidos adyacentes no está perfectamente definido, debido a que determinadas células del xilema tienen paredes secundarias lignificadas (en tallos con crecimiento secundario el principal tejido de sostén es el xilema) y que determinadas células del parénquima se esclerosan.

7.7. FUNCIÓN, LOCALIZACIÓN, CLASIFICACIÓN Y ORIGEN DE FIBRAS Y ESCLEREIDAS.

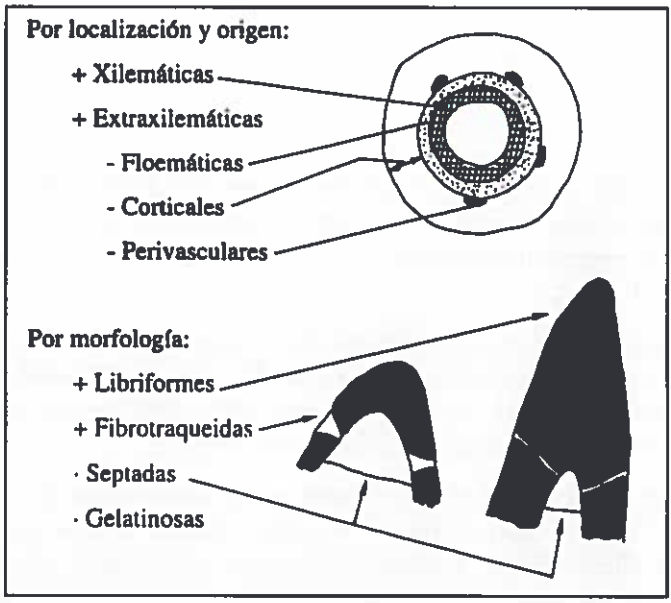
El esclerénquima es el tejido de sostén de los órganos adultos cuando han dejado de crecer. Es un tejido elástico que proporcionan a los órganos de la planta donde se encuentra, resistencia a estiramientos, torceduras, pesos, etc. de forma que las células con paredes delgadas no sufren daños.

Las células del esclerénquima una vez que han desarrollado completamente sus paredes secundarias, no pueden eliminarlas y por tanto no pueden retomar la actividad meristemática, aún en el caso de que conserven sus protoplastos íntegros.

Las *fibras* se disponen en paquetes celulares en diversas partes de la planta. Suelen formar una capa continua al rededor del eje, localizándose en el cortex a distintas alturas (cerca o lejos de la epidermis), rodeando los haces vasculares o formando parte de ellos.

Las fibras se pueden clasificar (TABLA 7-1) atendiendo a su *localización y origen* o atendiendo a su *morfología*.

Tabla 7-1. *Clasificación de las fibras atendiendo a su localización y origen y a su morfología.*



La clasificación referida a su localización y origen establece la existencia de los siguientes tipos de fibras:

+ **Fibras xilemáticas** (o **xilares**): proceden del mismo meristemo que el resto de las células del xilema. Constituyen una parte integral del xilema.

+ **Fibras extraxilemáticas** (o **extraxilares**). Normalmente más largas que las xilemáticas. Entre ellas se diferencian: **fibras floemáticas** (o

liberianas) localizadas en el floema y que proceden del mismo meristemo que origina el floema, **fibras corticales** en el cortex, más cerca o más lejos de la epidermis, y que proceden del mismo meristemo que el resto de las células del cortex, y **fibras perivasculares** (o **pericíclicas**) en el cortex "apoyadas" en el floema y que no está claro si proceden del mismo meristemo que los haces vasculares o las células del cortex.

Desde un punto de vista morfológico las fibras se clasifican en:

- **Fibras libriformes**: paredes enormemente engrosadas. Presentan punteaduras simples. Son normalmente las fibras más largas. Por localización son tanto xilemáticas como extraxilemáticas.

- **Fifrotraqueidas**: forma de transición entre las *traqueidas* del xilema y las fibras libriformes. Son normalmente más cortas que las fibras libriformes. Paredes menos gruesas que las anteriores pero más que las traqueidas. Las punteaduras son areoladas. Son exclusivamente xilemáticas.

Estos dos tipos de fibras pueden presentarse como tales o como **fibras septadas** o como **fibras gelatinosas**.

Las *fibras septadas* son fibras (libriformes o fibrotraqueidas) que presentan septos: las células entran en división manteniéndose las células hijas dentro de la envuelta de la célula madre, pero separadas por la lámina media y pared primaria que es lo que constituye los septos. Las *fibras septadas* pueden contener almidón y aceites atribuyéndoles entonces una posible función de reserva.

Las *fibras gelatinosas* se caracterizan porque la subcapa más interna de la pared (que es especialmente rica en celulosa y pobre en lignina) puede absorber agua. Estas fibras representan el último recurso hídrico de las plantas en caso de sequía prolongada.

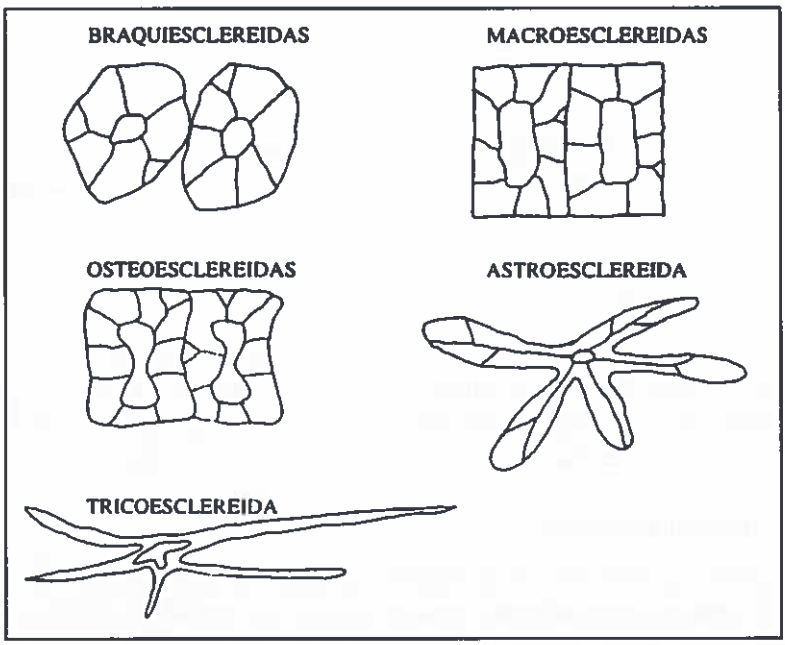
Las *esclereidas* también se localizan en grupos o como idioblastos en cualquier parte del cuerpo de la planta.

En los tallos, se disponen cilíndricamente rodeando los haces vasculares o en grupos en la médula. En las hojas son especialmente abundantes y variadas, apareciendo dispersas o en posición terminal, en los extremos de los nervios menores, acompañando los haces a modo de casquetes o formando parte de la epidermis. En los frutos aparecen aisladas o en grupos en la pulpa de los frutos carnosos como en la pera (*mesocarpo*), en las cubiertas blandas como en la manzana (*endocarpo*), o constituyendo las cáscaras duras como en la nuez (también *endocarpo*). En las semillas forman las cubiertas seminales, las cuales durante su maduración se endurecen como resultado de un desarrollo de las paredes secundarias de las

células epidérmicas y de una o más capas subepidérmicas (esclereidas epidérmicas y esclereidas subepidérmicas respectivamente).

Aunque las esclereidas se clasifican por su morfología, hay muchas formas híbridas de clasificación incierta. Relativamente fáciles de diferenciar son las siguientes (FIGURA 7-3):

Figura 7-3. *Tipos de esclereidas atendiendo a su morfología.*



- **Braquiesclereidas** o **células pétreas**: células isodiamétricas o algo alargadas, semejantes a las células del parénquima. Se suelen encontrar como idioblastos, típicamente en el mesocarpo de ciertos frutos.

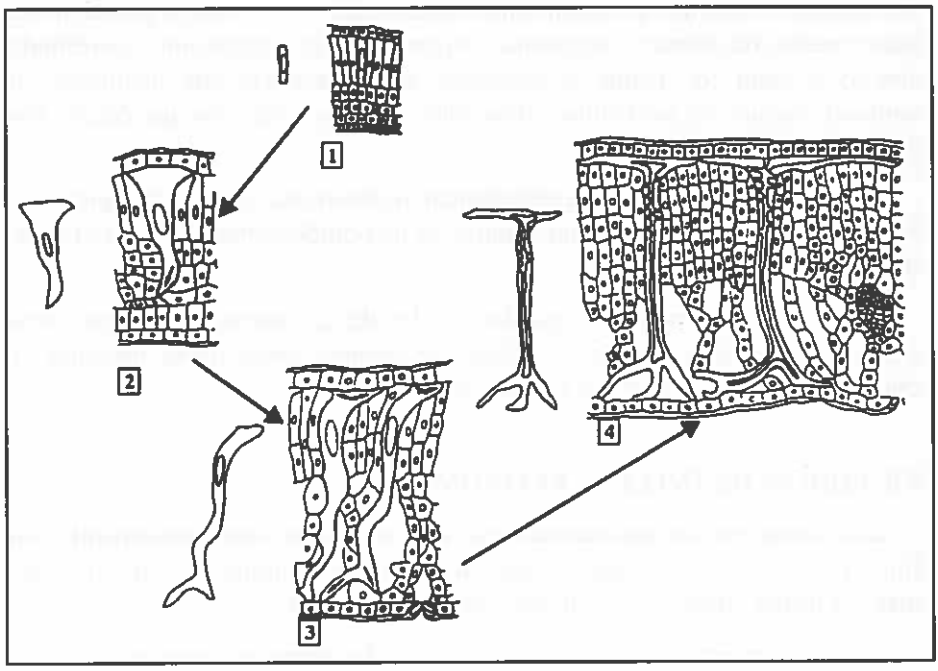
- **Macroesclereidas**: en forma de varillas o cuñas. Normalmente en disposición periférica en las partes de la planta en la que se encuentren, suelen formar la capa epidérmica de las semillas.

- **Osteoesclereidas**: en forma de huesos, con los extremos ensanchados. Se suelen localizar en la cubierta de semillas.

- **Astroesclereidas**: en forma de estrellas. Normalmente localizadas en las hojas.

- **Tricoesclereidas**: como tricomas ramificados que se proyectan hacia los huecos intercelulares. Presentan paredes delgadas. Normalmente se localizan en las hojas.

***Figura 7-4.** Origen y crecimiento de una esclereida. A la izquierda de cada masa celular se "ha disecado" la célula esclerenquimática. En la célula madura (4) se puede observar como en la parte media hay plasmodesmos (lo que indica crecimiento coordinado) y los extremos están curvados o bifurcados (lo que indica crecimiento intrusivo).*



Las esclereidas pueden proceder del procambium o cambium al igual que las células de los haces vasculares, de la esclerosis tardía de células parenquimáticas normales, o de células "dirigidas" como primordios de esclereidas que en los primeros estadios de desarrollo comienzan a ramificarse adquiriendo la morfología de la esclereida madura.

Es un tema en debate el estudio de las circunstancias que determinan el que aparezcan en determinados lugares idioblastos en general y en particular de esclereidas.

7. 8. CRECIMIENTO DE LAS CÉLULAS DEL ESCLERÉNQUIMA.

Las células del esclerénquima presentan tanto **crecimiento intrusivo** como **crecimiento coordinado**. Crecimiento intrusivo es aquel que se realiza penetrando en los espacios intercelulares e introduciéndose por entre las paredes de otras células. Cuando durante este tipo de crecimiento el extremo de una célula es obstaculizado (por ejemplo por la pared de otras células), éste se curva o bifurca. El crecimiento coordinado es aquel en el que las paredes comunes de las células en crecimiento se mantienen en contacto en todo momento, es un crecimiento que no determina separación de paredes creciendo las células simultáneamente. Es el cuerpo principal (la parte media) de fibras y esclereidas el que presenta crecimiento coordinado siendo la zona en la que se localizan las punteaduras que mantienen el contacto inicial con las células adyacentes. Son las ramas las que crecen por intrusión (FIGURA 7-4).

Los factores concretos que determinan el desarrollo del esclerénquima no se conocen aún en profundidad, aunque se ha podido comprobar que el nivel de auxinas influye.

Se ha de tener en cuenta que las células del esclerénquima, como otras con pared secundarias, crecen solamente cuando tienen pared primaria ya que con pared secundaria las células no crecen.

7.9. FIBRAS DE INTERÉS ECONÓMICO.

Las fibras esclerenquimáticas has sido utilizadas tradicionalmente con fines productivos. Se emplean para hacer cuerdas, tejidos y sirven como materia prima, junto con el xilema, para fabricar papel.

Comercialmente el término fibra incluye a las fibras esclerenquimáticas y a otros tejidos (normalmente los vasculares). En ocasiones corresponde a plantas enteras y en otras a pelos epidérmicos, así por ejemplo las llamadas fibras de algodón son pelos epidérmicos y no elementos del esclerénquima.

En cuanto a la fabricación de papel, es curioso que la presencia de lignina es determinante. Concretamente la presencia de lignina en la pasta de papel, lleva a la obtención de papeles de mala calidad (no blanqueados como el papel de estraza o blanqueados como el papel de periódico) y su ausencia, a los eminentemente celulósicos (como el llamado papel de filtro del laboratorio). La lignina es un material que no es atacado ni por ácidos ni por álcalis, razón por la que actualmente se está investigando en el problema que representa la lignina: por una lado se pretenden conseguir experimentalmente plantas sin lignina, y por otra parte se buscan sustancias

que puedan degradarla, tales como ciertas enzimas producidas por hongos que han sido recientemente caracterizadas.

7.10. DIFERENCIAS ENTRE LOS TEJIDOS DE SOSTÉN.

Las diferencias fundamentales entre el colénquima y el esclerénquima son (TABLA 7-2):

Tabla 7-2. Diferencias entre los tejidos de sostén atendiendo a las paredes de sus células, la flexibilidad y la localización.

COLÉNQUIMA	ESCLERÉNQUIMA
Paredes	
Primarias	Secundarias
No lignificadas	Lignificadas
Flexibles	Rígidas
Blandas	Duras
Isótropas	Anisótropas
No permanentes	Permanentes
Tejido	
Plástico	Elástico
Localización	
Órganos en crecimiento	Órganos maduros

- el colénquima tiene paredes primarias, no lignificadas, contienen grandes cantidades de agua, son flexibles y más o menos blandas (paredes hidratadas y plásticas) e isótropas; el esclerénquima tiene paredes secundarias más o menos rígidas, duras, normalmente lignificadas (paredes elásticas y duras) y anisótropas,

- el colénquima tiene la capacidad de eliminar los espesamientos de la pared cuando retoma la actividad meristemática; el esclerénquima tiene paredes permanentes que no se eliminan aún en células que retienen el protoplasto,

- para medir la robustez de los tejidos de sostén, se ha determinado el peso necesario para romper un cordón de tejido una vez disecado del órgano. Se ha comprobado que el colénquima puede soportar una tensión de 10 a 12 kg. por milímetro cuadrado y que las fibras del esclerénquima de 15 a 20 kg. Además las fibras recobran la longitud inicial después de ser sometidas a tensión y las células del colénquima quedan extendidas permanentemente. Es decir, el colénquima es plástico y no perturba el alargamiento del tejido y las células del esclerénquima son elásticas dificultando el alargamiento del mismo.

8. XILEMA. Tráqueas. Traqueidas. Células acompañantes. Conducción a través del xilema. Xilema primario y xilema secundario.

Los tejidos conductores constituyen un sistema distribuido a lo largo de toda la planta. A través del **xilema** discurren el agua y sustancias disueltas en ella desde la raíz a toda la planta, y a través del **floema** discurren sustancias orgánicas.

8.1. XILEMA.

El xilema también es llamado **leño**. Representa la parte dura de la planta utilizada comercialmente como madera debido a la gran lignificación que sufre. Es un tejido que consta de varios tipos celulares, unos con protoplasto en su madurez y otros carentes de él. En el crecimiento primario se forma el **xilema primario** a partir del *procambium*: primero el **protoxilema** y después el **metaxilema**. En el crecimiento secundario se forma el **xilema secundario**, procedente del *cambium vascular*, que sustituye funcionalmente al metaxilema.

El xilema está constituido por:

- **Tráqueas** (o **vasos**): son la superposición de células cilíndricas (llamadas **elementos de las tráqueas** o **elementos de los vasos**) unidas unas a otras, desde dos hasta muchas por las paredes comunes (la apical y la basal) que están total o parcialmente perforadas. Son exclusivas de angiospermas.

- **Traqueidas**: similares a los elementos de las tráqueas también están unidas unas a otras. No presentan perforaciones en las paredes basales ni apicales, pero si punteaduras. Se encuentran tanto en las plantas vasculares inferiores como en las superiores. Son filogenéticamente hablando más antiguas que las tráqueas.

Ambas son células muertas en su madurez, alargadas y con las paredes lignificadas, lo cual proporciona al xilema resistencia y solidez. (En realidad el xilema en conjunto, es el principal soporte mecánico de las plantas).

Por ambas células circula el agua y las sustancias disueltas en ella (la llamada *savia bruta*) atravesando las perforaciones o las punteaduras. El tener pared secundaria lignificada les proporciona considerable resistencia a

las presiones, evitando así que se colapsen debido a las tensiones extremas que a menudo experimentan; sin embargo la gran cantidad de lignina les hace perder al mismo tiempo permeabilidad, por eso al formarse dejan las punteaduras laterales, es decir lugares con solamente pared primaria por donde si es posible la comunicación.

- **Células acompañantes**:

. **Parénquima horizontal** y **vertical**: células implicadas en diversas actividades metabólicas. Son las únicas células vivas del xilema.

. **Fibras esclerenquimáticas**: elementos especializados en el sostén.

Además puede haber *tubos laticíferos*.

8.2. TRÁQUEAS.

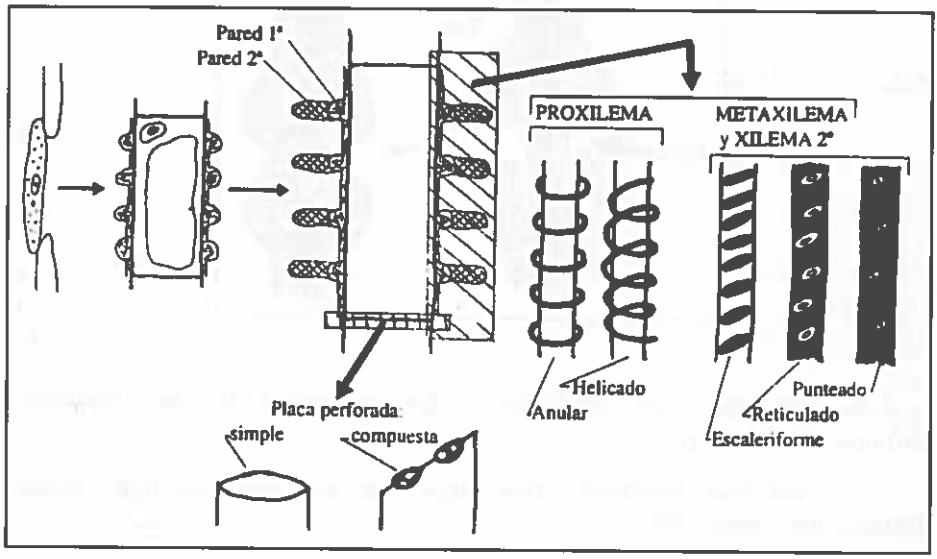
Se llaman así por ser parecidas a las tráqueas de los artrópodos (conjunto de tubos que constituyen el sistema de respiración). Proceden de las células alargadas del procambium o del cambium: la célula meristemática se alarga y el citoplasma se condensa junto a la pared manteniéndose una gran vacuola central. Varias células así vacuolizadas se superponen para formar posteriormente un tubo. En las paredes laterales se produce un engrosamiento no uniforme de la pared primaria, formándose relieves que al alargarse la célula quedan espaciados. En las áreas engrosadas y después del alargamiento celular se sintetiza pared secundaria en la que posteriormente se deposita lignina (FIGURA 8-1).

Las paredes transversales sufren los mismos procesos de engrosamiento pero desde las primeras fases aparecen perforaciones que comunican las células entre si, llamadas, en conjunto, **placa perforada**. Si las perforaciones se agrandan y ocupan todo el espacio ocupado originalmente por la pared transversal, se llama **placa perforada simple** que es horizontal y se la considera la más evolucionada. Sin embargo si se mantienen varias perforaciones, se habla de **placa perforada compuesta** la cual puede presentar perforaciones de diferentes tamaños y formas y que se consideran menos evolucionadas que la *placa perforada simple*. Además cuanto más primitivas más oblicuas son. (El mayor grado de evolución de las *placas perforadas* es el que facilita en mayor medida la conducción, es decir la *placa perforada simple*).

Los engrosamientos del resto de pared (la lateral) pueden adquirir formas diversas, observándose diferencias entre los engrosamientos del protoxilema

respecto al metaxilema y el xilema secundario. Los engrosamientos del protoxilema son normalmente **anulares** (engrosamientos en anillo) o **helicados** (engrosamientos en hélice), son engrosamientos que permiten el posterior crecimiento de las células y son los que ontogenéticamente aparecen primero. Los engrosamientos que se observan en el metaxilema y en el xilema secundario, son el resultado del depósito de pared secundaria lignificada entre los anillos o hélices de las células del protoxilema que se han alargado. De menor a mayor depósito pueden ser **escaleriformes, reticulados** o **punteados**.

Figura 8-1. *Proceso de formación de un elemento de la tráquea. Se indica la posible evolución tanto de las paredes laterales como de las paredes transversales.*



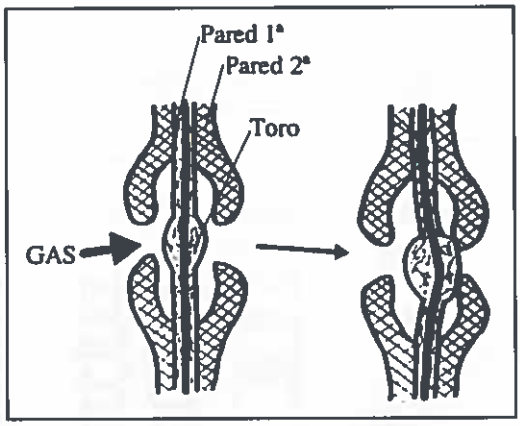
8.3. TRAQUEIDAS.

Son el único elemento del xilema de las plantas vasculares inferiores (pteridofitas y gimnospermas) las cuales carecen de elementos de las tráqueas. En las angiospermas son menos abundantes que los elementos de las tráqueas. Conforme se avanza en la escala filogenética van siendo más cortas.

Muy característico de las traqueidas en sus paredes laterales y transversales son las punteaduras areoladas con toro. La presencia del toro previene de la propagación de gases (la presencia de aire en el xilema se llama *cavitación*). Un ejemplo es lo que ocurre durante el deshielo: cuando

al final del invierno el agua helada del interior del xilema se deshiela, en algunos tubos (que tienen un diámetro capilar, de una célula) se produce la aparición de burbujas que interrumpen la conducción de los capilares en cuestión. Se impide la difusión lateral del aire de las burbujas (y por tanto la incapacidad de transportar agua a otros tubos), gracias a que el toro al ser "empujado" por el gas cierra el tubo (FIGURA 8-2).

***Figura 8-2.** Esquema que indica como el toro evita la transmisión lateral de gases.*



Las traqueidas son similares a los elementos de las tráqueas, diferenciándose en que:

- son más estrechas y más largas que los elementos pero unidas forman tubos más cortos,

- al superponerse forman un tubo de recorrido irregular, porque las paredes transversales son muy oblicuas y además no están perforadas en las paredes comunes, presentando abundantes punteaduras.

- las paredes laterales presentan engrosamientos secundarios de varios tipos, en general con menos lignina que las tráqueas.

8.4. CÉLULAS ACOMPAÑANTES.

Las *células parenquimáticas del xilema*, presentan las características generales de las células del parénquima. Son células de contenido variado estando especializadas fundamentalmente en la acumulación de sustancias de reserva (almidón, grasas, etc.), realizan activos intercambios laterales con

los elementos vasculares con los que se comunican mediante *punteaduras semiareoladas*.

Cuando las tráqueas y las traqueidas dejan de ser activas, las células parenquimáticas vecinas que continúan creciendo, ejercen fuertes presiones sobre ellas y en ocasiones llegan a introducirse parcialmente dentro de las mismas e incluso a obstruirlas. Estas proyecciones que penetran por las comunicaciones entre la célula parenquimática y la célula propiamente xilemática, se llaman **tílides** y suelen formarse además en respuesta a una herida, para obstruir los vasos y evitar que entren agentes patógenos.

En el xilema primario, las células parenquimáticas son alargadas como el resto de las células del xilema. En el xilema secundario son dos los tipos de parénquima:

- **parénquima vertical**: constituido por células alargadas y paralelas entre si junto con las tráqueas, traqueidas y fibras. Derivan de las *células cambiales fusiformes* del cambium vascular.

- **parénquima horizontal**: constituido por células que proceden de las *células cambiales radiales* del cambium vascular. Forman los *radios* que se continúan con los del floema constituyendo los *radios medulares* (que se observan macroscópicamente en las secciones de los grandes troncos).

Las *fibras del xilema* representan los elementos de sostén de los tejidos vasculares. Son fibras libriformes o fibrotraqueidas y pueden realizar un cierto transporte de agua. Proceden de las mismas células meristemáticas que originan el resto de los elementos vasculares, es decir del procambium y del cambium vascular.

8.5. CONDUCCIÓN A TRAVÉS DEL XILEMA.

En términos hidrodinámicos, se puede interpretar que las plantas son un vehículo que traslada el agua desde el suelo hasta el aire, hasta el punto de que el agua es el componente químico más abundante de las plantas: en tejidos activos es el 80-95% en peso, en estado de dormición o de reposo de los tejidos es el 15-20% en peso.

Se debe distinguir entre el transporte de agua a corta o mediana distancia y el transporte a larga distancia. El primero es el que ocurre por las paredes (vía apoplasto) o célula a célula a través de los plasmodesmos (vía simplasto). Valga de ejemplo que si una esponja seca la ponemos en un recipiente con poca cantidad de agua, la esponja se impregna porque el agua entra por los agujeros de la esponja (sería la vía simplasto) y porque lo hace por la pared de los agujeros (sería la vía apoplasto).

El transporte a larga distancia se realiza vía xilema. Las fuerzas conductoras de la vía del xilema, es decir del flujo continuo a lo largo de la planta, son la **transpiración** (evaporación del agua por las hojas) y la **presión radicular**. La más importante es la *transpiración*: en las hojas el agua evaporada por los estomas procede de los espacios intercelulares del mesófilo, ésta de las células vecinas por difusión, ésta de sus vecinas, etc. y ... ésta de la terminación libre del xilema. Basta imaginar un capilar por el que sube el agua (¡por capilaridad!) desde un recipiente hasta determinada altura en la que se expansiona el capilar y donde se remansa cierta cantidad de agua. Si el agua remansada es evaporada, molécula a molécula evaporada va "pidiendo" molécula a molécula del capilar y éste del recipiente inferior. En las plantas el recipiente inferior son las raíces, los capilares son los vasos conductores de xilema y la expansión superior son las cavidades estomáticas (téngase en cuenta que en las hojas existe una distancia de dos o tres células entre cualquier célula y un vaso terminal del xilema).

La *presión radicular* está determinada por la incorporación en la raíz del agua y los solutos desde el apoplasto al simplasto y de éste de nuevo al apoplasto del xilema. La presión generada no es el mecanismo principal que sirve de motor a la circulación del xilema, pero sin embargo es fundamental durante las horas de oscuridad (en que no hay transpiración) y en la postdormición antes de que se desarrollen las hojas y con ellas la transpiración.

Además de esta conducción mediante la cual el agua y los iones son arrastrados pasivamente en el xilema por la corriente de transpiración a lo largo de toda la planta, existen intercambios laterales hacia el floema.

8.6. XILEMA PRIMARIO Y XILEMA SECUNDARIO.

Una primera diferencia entre el **xilema primario** y el xilema secundario es que el primero es desordenado y el segundo ordenado en los sistemas vertical y horizontal (TABLA 8-1).

El **protoxilema** presenta todos los componentes celulares típicos del xilema, pero con pocas tráqueas y muchas células parenquimáticas. Tráqueas y traqueidas presentan engrosamientos de la pared lateral con relativamente poca lignina, es decir engrosamientos anulares y helicoidales. Es destacable que el protoxilema se constituye antes de que el órgano se haya estirado totalmente (por ejemplo cuando una hoja es solamente un pequeño primordio), de tal manera que cuando se produce el estiramiento definitivo, el protoxilema deja de ser funcional porque se rompe, siendo sustituido funcionalmente hablando por el metaxilema.

Tabla 8-1. Componentes y características del xilema primario (protoxilema y metaxilema) y del xilema secundario.

XILEMA PRIMARIO. *DESORDENADO*:

PROTOXILEMA

- Tráqueas (*pocas*) — Engrosamientos anulares y helicoidales
- Traqueidas — Engrosamientos anulares y helicoidales
- Células parenquimáticas (*muchas*)

Madura antes del alargamiento del órgano: se desgarra

METAXILEMA (*más compacto*)

- Tráqueas (*más y más gruesas*) — Engrosamientos helic., retic., punteados
- Traqueidas — Engrosamientos helic., retic., punteados
- Células parenquimáticas

Se empieza a formar antes del alargamiento del órgano: no se destruye

Cuando se forma el xilema secundario deja de ser funcional

XILEMA SECUNDARIO (*más compacto*). ***ORDENADO EN DOS SISTEMAS*:**

- sistema vertical
- sistema horizontal: RADIOS MEDULARES

Actividad periódica del cambium: ANILLOS DE CRECIMIENTO:

. xilema temprano ("primavera") (*menos denso*)

. xilema tardío ("otoño"): (*más denso*)

El nuevo xilema secundario inactiva el antiguo

El **metaxilema** tiene un aspecto más compacto que el protoxilema. También presenta todos los componentes celulares típicos del xilema, siendo más abundantes y más gruesas las tráqueas que las del protoxilema. En las tráqueas y traqueidas los engrosamientos de las paredes laterales presentan más lignina que los del protoxilema, son helicoidales, reticulados y punteados. Además el metaxilema se empieza a formar antes del alargamiento del órgano y termina cuando el órgano ya está perfectamente conformado, razón por la que no se destruye. Cuando se forma el xilema secundario, el metaxilema deja de ser funcional aún manteniendo su integridad estructural.

El **xilema secundario** es también más compacto que el protoxilema y estructuralmente semejante al metaxilema. Está ordenado en dos sistemas: el sistema vertical que consta de elementos prosenquimáticos orientados verticalmente, y el sistema horizontal que, constituido fundamentalmente por células del parénquima, conforma los radios que se continuarán por los del floema dando lugar a los *radios medulares*. La actividad periódica del cambium vascular es la causa de los llamados *anillos de crecimiento* que permiten conocer la edad de los árboles en secciones transversales de los troncos, en base a que el xilema temprano (el de primavera) es menos denso que el xilema tardío (el de otoño) que es más denso porque el primero tiene vasos de diámetro mayor que los del segundo que son más pequeños. El xilema formado en cada temporada inactiva funcionalmente el formado en la temporada anterior, de tal manera que en los grandes troncos la parte viva de la planta son "pocos" milímetros próximos a la parte más exterior, debido quizás a que las plantas no han desarrollado un sistema tan eficaz de transporte de oxígeno como el de los animales.

9. FLOEMA. Elementos cribosos. Células acompañantes del floema. Conducción a través del floema. Floema primario y floema secundario. HACES LÍBERO-LEÑOSOS.

9.1. FLOEMA.

El floema (también llamado **liber**) es el tejido conductor encargado del transporte de sustancias orgánicas. Transporta a través de la planta productos de fotosíntesis y materias orgánicas elaboradas, desde su sitio de producción o de almacenamiento hasta donde serán consumidos o acumulados. Es un tejido complejo que consta de varios tipos celulares la mayoría vivos en su madurez.

Del procambium se forma el **floema primario** (primero el **protofloema** y después el **metafloema**). Del cambium vascular se forma el **floema secundario**. Siendo reemplazados funcionalmente por ese mismo orden.

Consta de:

- **Elementos cribosos**:

. **Tubos cribosos**, resultado de la superposición de células llamadas **elementos de los tubos cribosos**: células unidas por sus extremos apical y basal con perforaciones llamadas *placas cribosas*. Son exclusivos de las angiospermas. En la evolución se van haciendo más cortos.

. **Células cribosas**: similares a las anteriores pero con *áreas cribosas* (no *placas cribosas*) en las paredes comunes. Son células menos especializadas que las anteriores.

Ambas presentan *áreas cribosas* en las paredes laterales.

- **Células acompañantes**:

. **Células anexas** y **albuminíferas**: son células parenquimáticas que acompañan a los *elementos cribosos* y que desempeñan un papel importante en el transporte de solutos hacia los mismos.

. **Parénquima vertical** y **horizontal**: similares a los del xilema. .

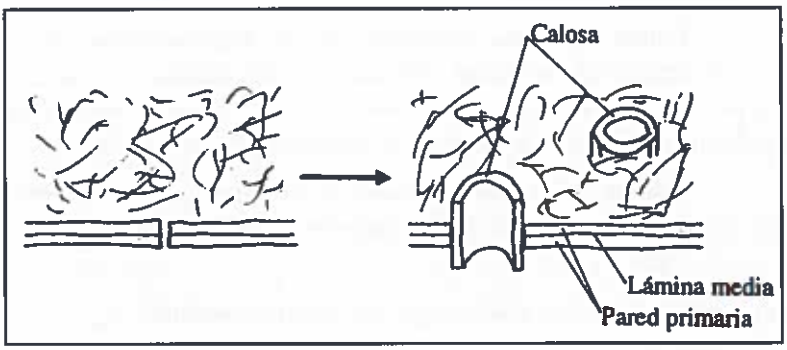
. **Fibras**.

También puede haber células secretoras asociadas al floema.

Los únicos elementos muertos son las fibras, el resto son células vivas con la particularidad de que los *elementos cribosos* son células vivas pero sin núcleo (similares en ese sentido a los eritrocitos de los mamíferos).

En las paredes comunes de los elementos cribosos se localiza la lámina media y las dos paredes primarias de las dos células, interrumpidas de tanto en tanto por plasmodesmos. En la zona de los plasmodesmos se dispone *calosa* (polímero de glucosa) primero a modo de collar y después más extensamente creciendo centrífugamente (FIGURA 9-1). Las **áreas cribosas** son zonas de la pared con las perforaciones de *calosa*. Conforme el elemento criboso va envejeciendo, aumenta en sus *áreas cribosas* la cantidad de calosa oprimiendo las conexiones citoplasmáticas; depositándose además mucha calosa sobre la superficie terminando ésta como un engrosamiento de la pared que ya no presenta resaltes. *Áreas cribosas* con las perforaciones más grandes constituyen las llamadas **placas cribosas** (características de los *elementos de los tubos cribosos*).

***Figura 9-1.** Proceso de formación de un área cribosa. En la zona de la pared en la que hay plasmodesmos (izquierda) se deposita calosa formando un cilindro.*



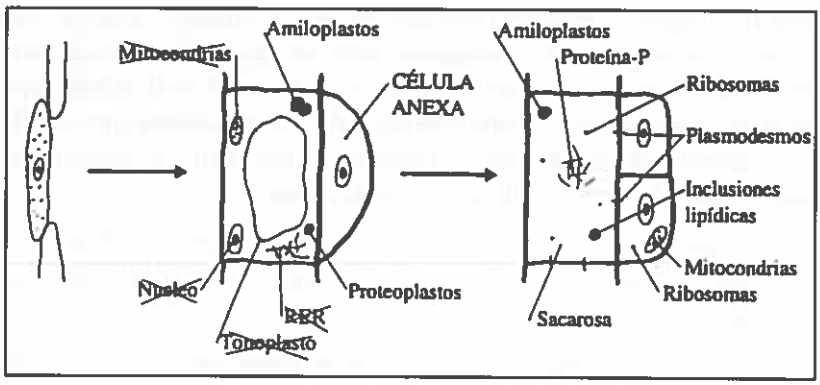
La disposición más evolucionada se caracteriza por poseer una sola perforación grande (**placa cribosa simple**), la pared común en disposición horizontal y pocas *áreas cribosas* en las paredes laterales. Menos evolucionado es la **placa cribosa compuesta** (con más de una perforación) y las paredes comunes oblicuas. Aún menos evolucionado es el presentar *áreas cribosas* y las paredes comunes con extremos puntiagudos o muy oblicuas, algo que caracteriza a las *células cribosas*.

9-2. ELEMENTOS CRIBOSOS.

Los *tubos cribosos* constan de elementos celulares vivos pero sin núcleo que se superponen formando largos tubos, presentando en las paredes laterales *áreas cribosas* que comunican los tubos entre sí o los tubos con las células acompañantes. Las paredes terminales, que son algo inclinadas o completamente transversales presentan *placas cribosas.*

Los elementos cribosos jóvenes constan de todos los orgánulos propios de los primeros estadios de desarrollo de las células meristemáticas (FIGURA 9-2). Presentan dos tipos de plastos (amiloplastos y proteinoplastos), una vacuola central, mitocondrias, núcleo y RER. Al desarrollarse, el tonoplasto se rompe y el contenido de la vacuola se mezcla con el hialoplasma, el núcleo se desintegra, las mitocondrias mueren, el retículo endoplasmático rugoso pierde los ribosomas y permanece adosado a la membrana plasmática. En el hialoplasma (con el contenido vacuolar) permanecen los plastos, ribosomas libres, inclusiones lipídicas y sacarosa disuelta.

Figura 9-2. *Proceso de formación de un elemento criboso. Una serie de orgánulos se lisan dando lugar a células vivas sin núcleo, conectadas mediante abundantes plasmodesmos a otras nucleadas.*



En la formación de la *placa cribosa*, en el lugar donde posteriormente habrá un poro, hay inicialmente un plasmodesmo con placas de calosa (a modo de collares) a ambos lados de la pared. Se funden después las placas de calosa y aparece un agujero que crece centrífugamente.

Además en los elementos cribosos se localiza la llamada **proteína-P** que normalmente no se encuentra taponando los poros de las cribas como se pensó en un principio al interpretar imágenes de miscroscopía en las que así

aparecía. Esta llamada *proteína-P* que posiblemente proceda de la actividad hialoplasmática, suele estar fundida en una gran masa que se mantiene dispersa por toda la célula. Interviene como mecanismo de protección ante las injurias externas (como el pastoreo por ejemplo) evitando la pérdida del contenido floemático: cuando se libera la presión de los tubos cribosos (que es elevada) fluye la *proteína-P* hacia la *placa cribosa* y bloquea los poros, tanto más cuanto más cerca está del exterior puesto que se coagula cuando es expuesta al sol.

Las *células cribosas* son células largas y delgadas con extremos puntiagudos o paredes terminales muy oblicuas. Se superponen unas a otras y solo presentan *áreas cribosas* que son más abundantes en los extremos. Son el único elemento criboso presente en las gimnospermas.

9-3. CÉLULAS ACOMPAÑANTES DEL FLOEMA.

Las *células anexas y albuminíferas* son células parenquimáticas especializadas. Las *células anexas* son las acompañantes de los tubos cribosos y las *células albuminíferas* de las células cribosas. Las primeras se originan de las mismas células meristemáticas que originan los tubos cribosos y las segundas de dos células meristemáticas distintas (una origina la célula cribosa y otra la *célula albuminífera*). Ambas guardan una estrecha relación fisiológica y funcional con los elementos cribosos. Suelen ser más estrechas y presentan un citoplasma rico en orgánulos, destacando la presencia de ribosomas y abundantes mitocondrias, lo cual indica que son células muy "energéticas", como corresponde a unas células que de alguna manera gobiernan a los elementos cribosos con los cuales se comunican por abundantes plasmodesmos rodeados o no de calosa.

El *parénquima del floema* realiza funciones de reserva (la zanahoria es básicamente parénquima del floema de la raíz). Contiene almidón, grasa, taninos, etc.

Las células parenquimáticas del floema primario son, como el resto de las células del floema primario, alargadas y paralelas todas entre si. En el floema secundario se identifican (como en el xilema secundario), el *parénquima vertical* y el *parénquima horizontal*. Este último se constituye como radios a continuación de los del xilema, de tal manera que existe una conexión de células vivas entre la médula del tallo (y de la raíz) y la porción más exterior del floema a través de los *radios medulares*, y en sentido vertical con las células vivas del parénquima de los sistemas verticales del floema y del xilema.

Las *fibras del floema* son similares a las del xilema pero en general más gruesas. También pueden observarse esclereidas.

9.4. CONDUCCIÓN A TRAVÉS DEL FLOEMA.

Aunque normalmente se dice que el floema transporta sacarosa (es un 90% de todos los solutos transportados) es una simplificación. A través del floema se transportan: azúcares (predomina la sacarosa) que junto al agua constituyen la mayor parte de las sustancias transportadas; aminoácidos y proteínas (estructurales y enzimáticas); ácidos orgánicos (pirúvico, oxalacético, cítrico, etc.) en concentraciones muy bajas; agua e iónes inorgánicos (semejante en este sentido el floema al xilema), sobre todo potasio y también sodio, calcio y magnesio, además de aniones como fosfatos, sulfatos, etc.; hormonas (que por ejemplo llevan el estímulo floral): auxinas, giberelinas, citoquininas y ácido abscísico; vitaminas; ATP; y lípidos.

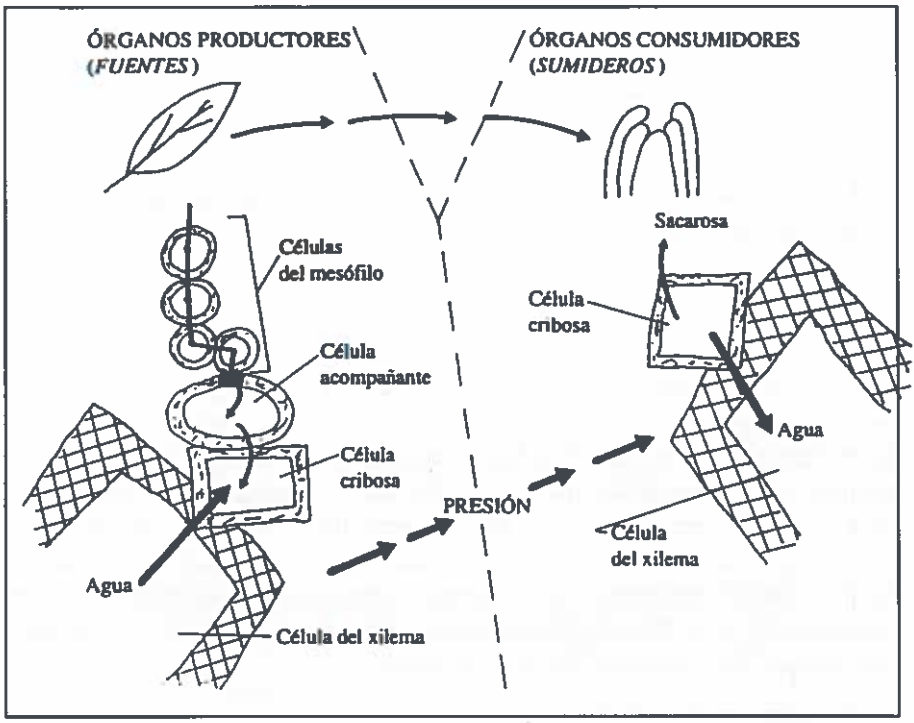
Pero no todos los materiales orgánicos se desplazan por el floema (ciertos aminoácidos se desplazan por el xilema) ni todos los inorgánicos por el xilema (como se acaba de indicar). En ambas savias hay suficiente aporte nutritivo como para que haya insectos que se alimenten de ellas: por ejemplo los pulgones lo hacen del floema y segregan (la "mielecilla") productos muy azucarados; y las cigarras del xilema y segregan otra "mielecilla" rica en componentes orgánicos. (Estas secreciones de los insectos fueron estudiadas en su tiempo para conocer mejor los productos transportados. Los investigadores seccionaban los estiletes de los pulgones para obtener así exudados floemáticos puros).

El transporte de solutos por el floema es un movimiento entre *órganos productores* (o *fuentes*): productores o almacenadores de sustancias, como por ejemplo las hojas, tubérculos, etc., y *órganos consumidores* (o *sumideros*): lugar de consumo de sustancias, por ejemplo los meristemos.

La sacarosa (por extensión, los llamados solutos) producida en la hoja pasa simplásticamente de célula a célula del mesófilo y cerca del floema sale al apoplasto (esa salida actúa como filtro) y llega a la célula acompañante donde se acumula (en este proceso inicial se pasa a través de membranas con el consiguiente gasto energético) (FIGURA 9-3). La acumulación de solutos (sacarosa) en los órganos productores y concretamente en el floema de los órganos productores, provoca la entrada de agua por un proceso de ósmosis lo que genera una presión que impulsa el contenido de los tubos hacia los órganos consumidores, donde los solutos son captados por células ávidas de ellos y el agua evacuada de nuevo al

xilema que así retorna a la circulación, desde donde entra por ósmosis en el floema, etc.

Figura 9-3. *Simplificación de la conducción a través del floema, desde una hoja ("fuente") a una yema apical ("sumidero"). Entran en juego desplazamientos tanto simplásticos como apoplásticos.*



Quizás las hormonas actúen como mensajeros a larga distancia que acoplan el funcionamiento de los órganos productores y consumidores.

9.5. FLOEMA PRIMARIO Y FLOEMA SECUNDARIO.

El **floema primario** como el xilema primario se diferencia del floema secundario en que el primero es desordenado y el segundo está ordenado en dos sistemas (TABLA 9-1).

El **protofloema** consta de todos los elementos celulares del floema excepto de células anexas y células albuminíferas. Además los elementos cribosos son más cortos y delgados que los del metafloema. Pronto es

destruido por las tensiones de elongación del órgano en el que se encuentra, siendo reemplazado funcionalmente por el metafloema.

Tabla 9-1. Comparación esquemática entre el floema primario (protofloema y metafloema) y el floema secundario.

FLOEMA PRIMARIO. ***DESORDENADO***:

PROTOFLOEMA

- Elementos cribosos (*más cortos y delgados*)
- Células anexas y albuminíferas
- Células parenquimáticas
- Fibras

Pronto es destruido por las tensiones

METAFLOEMA

- Elementos cribosos (*más largos y gruesos*)
- Células anexas y albuminíferas
- Células parenquimáticas
- Fibras

Cuando se forma el floema secundario deja de ser funcional

FLOEMA SECUNDARIO. ***ORDENADO EN DOS SISTEMAS***:

- sistema vertical
- sistema horizontal (*radios que se disponen a continuación de los del xilema*): RADIOS MEDULARES

- Elementos cribosos
- Células anexas y albuminíferas
- Células parenquimáticas
- Fibras

La actividad periódica del cambium no da lugar a anillos de crecimiento

Cada año se inactiva el de la temporada anterior

El **metafloema** presenta elementos cribosos más largos y gruesos que los del protofloema y carece normalmente de fibras. Su maduración comienza al principio de la elongación del órgano y termina al tiempo que acaba la misma, razón por la que no se destruye y se mantiene funcional hasta que es reemplazado por el floema secundario cuando entra en actividad el cambium vascular.

El **floema secundario** presenta todos los elementos celulares que caracterizan al floema. Se encuentra ordenado en dos sistemas: el sistema vertical y el sistema horizontal que forma los radios del floema, los cuales se disponen a continuación de los del xilema constituyendo los radios

medulares. La actividad periódica del cambium no determina la existencia de anillos de crecimiento como en el xilema, porque no existe diferencia estructural entre el floema de primavera respecto al de otoño. Cada año el floema del año anterior se inactiva, lo cual vuelve a redundar en que el los grandes troncos de los árboles la parte viva son pocos milímetros cerca de la superficie.

9.6. HACES LÍBERO-LEÑOSOS.

El conjunto de células que constituyen el floema y el conjunto de células que constituyen el xilema forman una red de túbulos que recorren la planta en todas las direcciones, llamado **sistema libero** *(floema)*-**leñoso** *(xilema)*, constituido por los **haces libero-leñosos**.

Los *haces libero-leñosos* se disponen en las raíces y en los tallos en el llamado *cilindro central* que deja (o no) en el centro la *médula*. En las hojas constituyen la *venación* que se puede observar a simple vista. En las monocotiledóneas la venación es paralela y todos los haces libero-leñosos (o *nervios*) son más o menos del mismo orden. En las dicotiledóneas hay un nervio principal que suele ocupar una posición central algo desplazada hacia el envés resaltando sobre éste, y nervios de segundo orden.

Frecuentemente los haces vasculares suelen estar rodeados a modo de casquetes completos o incompletos por la llamada **vaina fascicular** que consta de tejidos de sostén.

La disposición del xilema y del floema no es homogéneo ni en los distintos tipos de plantas ni entre sus distintas partes, recibiendo diferentes nombres (FIGURA 9-4):

- **Haz radial** o alterno: el xilema en posición radial (el protoxilema más periféricamente) y el floema entre dichos radios. Es propio de las raíces.

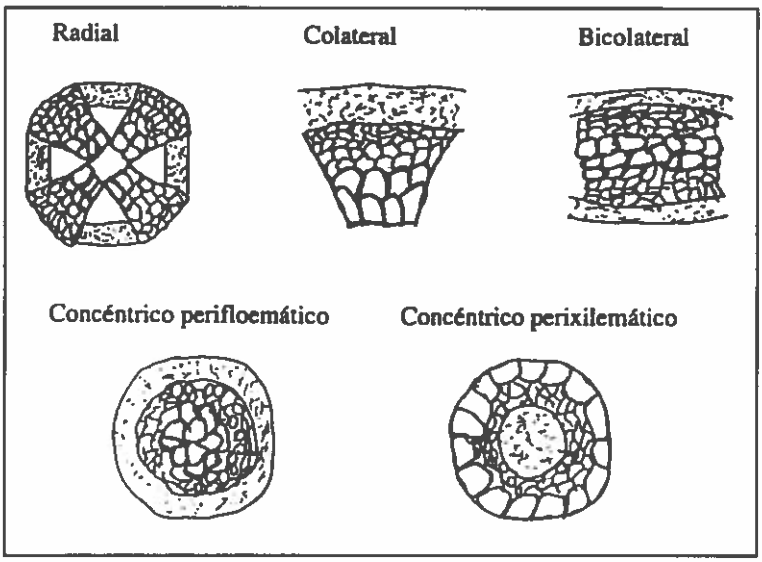
- **Haz colateral**: xilema en posición interna y el floema externamente a él. Se llama *haz colateral abierto* si hay cambium entre ambos y *haz colateral cerrado* si no lo hay. En el *haz colateral abierto* el crecimiento se realiza por divisiones celulares del cambium, que produce floema hacia fuera y xilema hacia dentro.

- **Haz bicolateral**: xilema en posición central y floema por encima y por debajo del mismo.

- **Haz concéntrico perifloemático**: xilema central y floema rodeándolo totalmente.

- **Haz concéntrico perixilemático**: floema central y xilema rodeándolo totalmente.

Figura 9-4. *Distintos haces líbero-leñosos atendiendo a la disposición del xilema y del floema (punteado).*



10. ESTRUCTURAS SECRETORAS. Estructuras secretoras internas. Células secretoras aisladas. Laticíferos. Cavidades y conductos secretores.

Las plantas presentan estructuras secretoras localizadas en la superficie y otras que están en el interior, incluidas en diversos tejidos. Las primeras son las llamadas *estructuras secretoras externas* (que se tratarán en el tema sobre la *epidermis*) y las segundas las llamadas *estructuras secretoras internas*.

10.1. ESTRUCTURAS SECRETORAS INTERNAS.

Las estructuras secretoras internas de las plantas están formadas por células secretoras que se encuentran en la profundidad de los tejidos (alejadas de la epidermis).

Teniendo en cuenta que muchas estructuras secretoras contienen mezclas muy heterogéneas de diferentes sustancias, que otras contienen sustancias puras y que en muchos casos los contenidos no han sido identificados, no es posible realizar una clasificación atendiendo a los productos de secreción.

La clasificación de las estructuras secretoras internas se realiza atendiendo al número de células que las constituyen y a la existencia o no de espacios intercelulares entre ellas:

- Una o pocas células y sin espacios intercelulares:
  - . **Células secretoras aisladas**.
  - . **Laticíferos**.
- Células en grupos voluminosos y con espacios intercelulares:
  - . **Cavidades lisogénicas o lisígenas**.
  - . **Conductos esquizógenos**.

Todas ellas (células, tubos, canales y cavidades) son de utilidad en taxonomía.

10.2. CÉLULAS SECRETORAS AISLADAS.

Células parenquimáticas que se encuentran como idioblastos unicelulares o formando pequeñas agrupaciones tubulares. Tienen una gran variedad de contenidos: se han descrito células aisladas con contenidos oleosos, resiníferos, mucilaginosos, con mirosina, taníferas (con tanino) y otras con contenidos no conocidos. Las células taníferas a menudo forman sistemas conectados y pueden estar asociadas con haces vasculares.

Algunos autores incluyen dentro de las células secretoras a aquellas que contienen cristales de oxalato cálcico o de carbonato cálcico.

10.3. LATICÍFEROS.

Los laticíferos en las plantas que los presentan recorren todos los tejidos y órganos, estando restringidos en ocasiones al floema. Se encuentran en unas veinte familias de plantas.

Son tubos que contienen a presión un líquido lechoso, incoloro, naranja, etc., llamado **látex** que suele cambiar de color al contacto con el aire. El *látex* es fabricado por las células que forman los tubos y en el proceso algunos orgánulos se lisan y parece ser que se incorporan al látex, razón por la que la relación concreta entre látex y protoplastos de las células que lo originan no está suficientemente aclarado.

El *látex* es una emulsión de agua con gran variedad de sustancias: alcaloides (como la morfina, codeína y opio (papaverina)), azúcares, taninos, proteínas, resinas, mucílagos, almidón, etc. Entre los componentes comunes de los diversos tipos de látex, están los *terpenoides* siendo el *caucho* uno de los más conocidos (las plantas con grandes cantidades de caucho son fuentes de caucho comercial natural).

La función del *látex* no es aún bien conocida existiendo diversas opiniones: 1/ se considera un subproducto del metabolismo y por tanto los laticíferos podrían tener una función excretora; 2/ puede ser utilizado secundariamente como aporte de nitrógeno; 3/ puede intervenir en el cierre de heridas al coagularse; 4/ pueden ser una material de reserva para la planta; y 5/ puede representar un mecanismo de defensa ante la agresión de los animales dado su desagradable olor y la toxicidad que confiere a la planta.

Los laticíferos presentan pared primaria relativamente engrosada. Se clasifican atendiendo al proceso de su formación en:

- **laticíferos no articulados**: una sola célula meristemática se alarga y se ramifica por toda la planta. Conforme se produce el crecimiento, el núcleo se va dividiendo no ocurriendo la posterior tabicación celular y repartiéndose los núcleos hijos con regularidad, resultando finalmente células multinucleadas con citoplasma vivo y sin paredes transversales.

- **laticíferos articulados:** se forman por fusión de varias células mononucleadas; inicialmente se diferencian a partir de células poco diferenciadas, que al aproximarse y perder las paredes transversales quedan como células multinucleadas. Se extienden a nuevos tejidos por adición de células a partir de los mismos tejidos: ciertas células en los tejidos recién formados se diferencian como células laticíferas cuando están en contacto con células laticíferas más viejas. El núcleo que permanece en los jóvenes, desaparece en los viejos.

10.4. CAVIDADES Y CONDUCTOS SECRETORES.

Difieren de las células secretoras (aisladas o formando tubos) en que hay espacios intercelulares:

- en unos casos son el resultado de la disolución de células llamándose **cavidades lisogénicas**;

- en otros casos son el resultado de la separación de células unas de otras llamándose **conductos esquizógenos** (o **cavidades esquizógenas**).

En las *cavidades lisogénicas* (de los cítricos por ejemplo) la secreción se forma en una masa inicial de células de las cuales unas se lisan, posteriormente las vecinas y así sucesivamente hasta conformar la cavidad que se caracteriza por presentar células parcialmente desintegradas en su contorno interior. Sin embargo en la periferia de las *cavidades esquizógenas* se observan células intactas que segregan hacia la cavidad. En su formación las células se disponen formando una roseta, posteriormente las células centrales dejan un espacio intercelular entre ellas que se va agrandando.

El contenido de las cavidades y conductos generalizando se considera oleoso, aunque su composición química no es conocida con exactitud en muchos casos. Los *canales esquizógenos* mejor conocidos son los **conductos resiníferos** de las coníferas que producen *resina*: un conjunto de productos finales del metabolismo (que no se reintegran al metabolismo celular) y que protege al árbol del ataque de insectos.

11. EPIDERMIS. PERIDERMIS. EPIDERMIS. Células epidérmicas. Estomas. Tricomas o pelos epidérmicos. Tricomas glandulares. Pelos radicales. PERIDERMIS. Lenticelas.

El primer tejido protector o aislante que recubre externamente el cuerpo de las plantas es la *epidermis* que procede de la *protodermis* de los meristemos apicales. Posteriormente en aquellas partes de la planta con crecimiento secundario y puesto que las células epidérmicas no se pueden dividir y por tanto no pueden acompañar a las estructuras en el crecimiento en grosor, es reemplazada por la *peridermis* al entrar en actividad el *felógeno*.

11.1. EPIDERMIS.

La epidermis recubre todas las estructuras de las plantas excepto los meristemos apicales donde no está diferenciada, y la *caliptra* de la raíz. Es uno de los llamados tejidos complejos porque consta de diversos tipos celulares:

- **células epidérmicas**: son los elementos menos especializados del sistema y constituyen la masa fundamental del tejido,

- **células oclusivas de los estomas**,

- **tricomas** o **pelos epidérmicos**. Los **pelos radicales** son tricomas especializados en la absorción.

La epidermis puede ser **uniseriada** (si consta de una sola capa de células) o **multiseriada**.

Al ser la capa más externa de las plantas es funcionalmente el tejido encargado de relacionar el interior de la planta con el medio externo y viceversa. Concretamente sus funciones son en las partes aéreas: la defensa frente a agentes externos físicos (sol, calor, etc.) y de los seres vivos (microorganismos, depredadores, etc.), regulación de la transpiración y del intercambio de gases (a través de los estomas y gracias a la existencia de la cutícula que impide la pérdida masiva de agua), secreción, etc. En las partes subterráneas la epidermis es el tejido protector de los tejidos subyacentes y el responsable de la absorción de agua y sustancias minerales del suelo.

12.2. CÉLULAS EPIDÉRMICAS.

Las células epidérmicas son planas o isodiamétricas y no dejan espacios intercelulares entre ellas. Son células vivas en su madurez. No presentan en general cloroplastos funcionales. Suelen tener una gran vacuola central, con taninos, mucílagos, cristales proteicos y en muchas flores, pigmentos. La pared celular es primaria, observándose células epidérmicas con paredes muy engrosadas y otras con paredes delgadas. En ocasiones las células epidérmicas depositan pared secundaria que además se suele lignificar (en muchas coníferas). Las paredes que están en contacto con otras células presentan plasmodesmos; la pared en contacto con el exterior presenta los llamados **ectodesmos**: canales que comunican la célula con el exterior y que presentan mayor diámetro que los plasmodesmos.

La **cutícula** es una capa por fuera de la pared exterior de las células epidérmicas constituida por una sustancia de naturaleza lipídica llamada **cutina** (bajo la superficie del suelo la cubierta de protección está constituida por *suberina* que es similar a la cutina). La cutícula tiene un grosor variable siendo especialmente fina en las zonas de la raíz con crecimiento activo, en las plantas acuáticas y en las plantas con un intenso intercambio gaseoso; en las plantas xerófitas suele ser más gruesa.

La *cutina* no es descompuesta por la acción de los microorganismos y es impermeable al agua, proporcionando por ello a la epidermis (y a la planta en conjunto) una defensa ante la desecación de los tejidos internos (sin la *cutícula* la transpiración sería tan rápida que las plantas podrían morir). La formación de la *cutícula* ocurre en los primeros estadios de desarrollo mediante el proceso llamado de *cutinización* que pone en juego ácidos que son segregados a la pared, bien a través de los ectodesmos o bien como pequeñas gotas que se mezclan con los componentes de la pared. Esta llamada *procutina* ya liberada es polimerizada con la intervención del oxígeno atmosférico.

También producidas por las células epidérmicas en la superficie de la *cutícula* (o dentro de ella en ocasiones) se encuentran a menudo depósitos de **ceras** cristalizadas (a veces como en la manzana, no cristalizan encontrándose entonces como aceites). Estas ceras son las que proporcionan el aspecto lustroso y brillante de hojas, frutos, etc., Sus funciones son, 1/ la impermeabilización de la superficie del órgano lo que permite a la planta rechazar el agua que resbala sin mojar; 2/ una defensa contra animales, y 3/ un filtro contra la radiación solar.

Es frecuente encontrar en las células epidérmicas depósitos de sales en forma de cristales. En algunas plantas son depósitos de carbonato cálcico

(los *cistolitos*), en otras es oxalato cálcico y en otras son depósitos cristalinos de *sales de sílice*: cuando se acumula silicio en las paredes de las células epidérmicas, disminuye la transpiración y las infecciones por hongos. Además la presencia de sílice en los pastos reduce el consumo del mismo por parte de vertebrados (como ya se a comentado se relaciona con un desgaste excesivo de los dientes de las ovejas). Hay plantas que presentan células epidérmicas con depósitos de aceites, resinas y mucílagos.

Otras células epidérmicas son las **células buliformes**. Se encuentran en las hojas de gramíneas y otras monocotiledóneas y representan un mecanismo de defensa de ciertas plantas ante la sequía porque permiten reducir la exposición de la superficie foliar complementando así el cierre de los estomas para reducir la transpiración. Se caracterizan por ser mucho mayores que el resto de las células epidérmicas, por presentar una gran vacuola con un alto contenido en agua y porque tienen poca cutícula o carecen de ella, por lo que con el calor pierden agua más rápidamente que otras células epidérmicas. Al perder agua disminuye en ellas la presión de turgencia, mientras que la turgencia constante de las células del envés de la hoja, provoca el plegamiento de la misma que de esa manera expone menos superficie al sol y por tanto impiden la pérdida de agua por transpiración.

11.3. ESTOMAS.

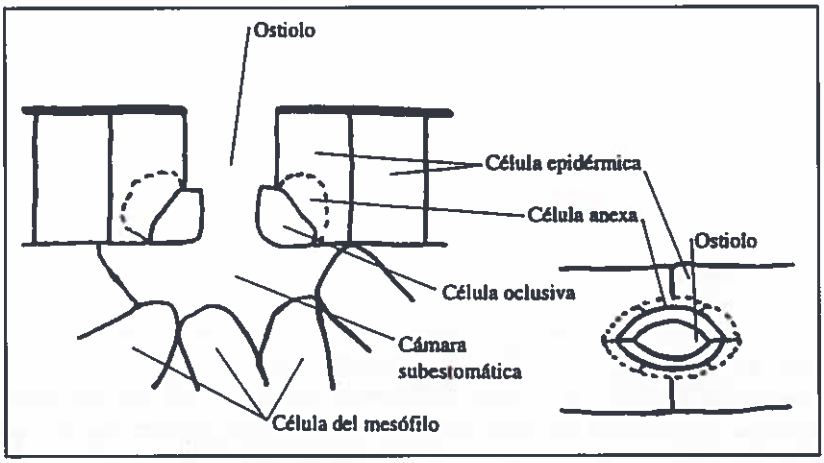
Los estomas son aberturas de la epidermis. Son imprescindibles en las plantas para llevar a cabo la transpiración (la cual se realiza mayoritariamente por las hojas) existiendo una relación directa entre la abundancia de estomas en una estructura y su velocidad de transpiración. Además a través de los estomas entra el CO_2 necesario para la fotosíntesis y sale el O_2.

En la mayoría de las plantas y en condiciones normales los estomas se abren al amanecer (tardan más o menos una hora) y se cierran en la oscuridad (tardan más o menos todo el atardecer) aunque en realidad rara vez los estomas se cierran por completo. Además responden a la concentración intercelular de CO_2 (no a la concentración de CO_2 en la superficie foliar), a la luz, la humedad, la temperatura, la aireación, hormonas, etc. En las raíces y partes de las plantas acuáticas en contacto con el agua no existen estomas. Son especialmente abundantes en las hojas (por término medio hay unos 100 estomas por cada milímetro cuadrado de superficie foliar), existiendo también en los tallos, flores y frutos.

Están constituidos por dos células epidérmicas modificadas (las **células oclusivas**) de forma arriñonada y acopladas que dejan un espacio entre ellas

(el **ostiolo**) que se abre o cierra según las condiciones ambientales o endógenas. Por fuera suele haber dos o más células llamadas **células anexas**, con forma diferente a las células epidérmicas normales o no. La presencia o ausencia de *células anexas* y el número y distribución de las mismas en relación con las *células oclusivas*, permite realizar clasificaciones de las plantas en diversos grupos atendiendo a la tipología de sus estomas. Por debajo del estoma se localiza una pequeña cavidad (**cámara subestomática**) que comunica con toda la red de espacios intercelulares subyacentes (FIGURA 11-1).

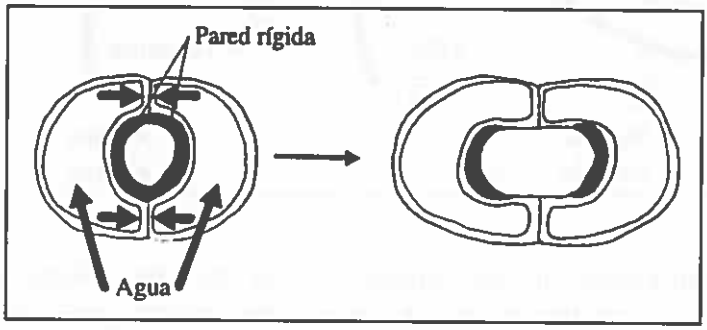
Figura 11.1. *Esquema general de un estoma en sección transversal (izquierda) y en sección longitudinal (derecha). Con línea de puntos se representa las células anexas (que pueden o no estar presentes).*



Las *células oclusivas* son células vivas mientras se mantienen funcionales. Poseen característicamente cloroplastos con muchos granos de almidón cuando los estomas están cerrados y una elevada concentración de K^+ hialoplasmático cuando los estomas están abiertos. Entre ellas hay plasmodesmos, pero no entre ellas y las *células anexas*. Las *células oclusivas* tienen, al contrario que el resto de las células epidérmicas, una pared excepcionalmente engrosada y rígida en determinadas regiones, que permite comprender el mecanismo de apertura y cierre de los estomas: al aumentar la turgencia de las *células oclusivas* por entrada de agua del medio intercelular próximo, la pared delgada presenta menos resistencia y se abomba, provocando que la porciones rígidas se aparten y consecuentemente la abertura (el *ostiolo*) sea mayor (FIGURA 11-2). Cuando disminuye la turgencia ocurre lo contrario (el agua se desplaza del interior de las *células*

oclusivas al espacio intercelular próximo) cerrándose así el estoma. De la turgencia de las *células oclusivas* depende, en fin, la apertura y cierre de los estomas y con ello la transpiración, entrada de CO_2 y salida de O_2 de la planta.

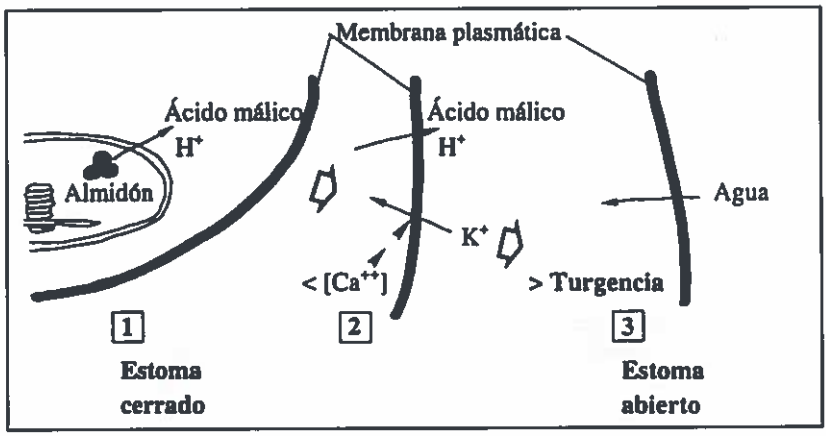
Figura 11-2. *La presencia de un fragmento de la pared especialmente rígido en las células oclusivas y el incremento de la presión de turgencia (por la entrada masiva de agua) sobre la pared no rígida, determinan la apertura del estoma.*



Concretamente el mecanismo de apertura y cierre de los estomas comienza, si se considera un estoma cerrado, con la despolimerización del almidón de los cloroplastos de las *células oclusivas* (por esta razón las *células oclusivas* del estoma abierto tienen menos almidón), dando ácido málico y protones que salen primero al citoplasma y después fuera de la célula (con gasto de ATP procedente de las mitocondrias) (FIGURA 11-3). A continuación entran en compensación iones, sobre todo K^+, a través de canales iónicos sensibles a la concentración de Ca^{++} intracelular (entra K^+ si desciende la concentración de Ca^{++} y sale K^+ si se incrementa la concentración de Ca^{++} intracelular). Dicha entrada implica una disminución del potencial osmótico, con lo cual entra agua que incrementa el potencial de turgencia y ... se abre el estoma. El estoma se cierra en un proceso contrario al anterior formándose almidón en los cloroplastos.

Un ejemplo que ilustra sobre la sensibilidad de los estomas a ciertas hormonas, es el caso de las reacciones que tienen lugar cuando se produce un bajón en el potencial hídrico en las hojas: se incrementa el ácido abscísico en la misma hoja, lo que determina un aumento de Ca^{++} en el citoplasma y con ello la salida de K^+ y ... el cierre de los estomas.

Figura 11.3. *En el mecanismo de apertura estomática interviene el almidón, la concentración de iones Ca^{++} y la entrada y salida de la célula de iones K^{+}.*



La distribución de los estomas en las distintas plantas presenta variaciones. Típicamente en las hojas con nervios paralelos de las monocotiledóneas y en las acículas de las coníferas los estomas aparecen dispuestos en filas más o menos paralelas. En las hojas de las dicotiledóneas sin embargo las disposición en anárquica, observándose en todo caso más en el envés de las hojas (en la parte que está a la sombra) que en el haz, para evitar una transpiración excesiva. Un caso particular es el de ciertas dicotiledóneas que presentan todos los estomas en el interior de invaginaciones de las epidermis del envés llamadas **criptas estomáticas**, las cuales además suelen estar recubiertas de tricomas o pelos que facilitan el control de la transpiración.

Estomas modificados constituyen los llamados **hidatodos pasivos** o **acuíferos** presentes en las hojas de plantas de climas muy húmedos que además tengan asegurada una buena absorción de agua por las raíces. Son órganos destinados a secretar agua (proceso conocido como *gutación*). Poseen ostiolos normalmente inmóviles y se localizan en los extremos de las hojas. En la cavidad subestomática presentan pequeñas células parenquimáticas pequeñas y sin cloroplastos (en conjunto se llaman **epitema**) a las que vierten vasos del xilema que aportan el agua.

La *gutación* se da en especies que tengan asegurada una buena absorción de agua por las raíces y que, por la alta humedad ambiental o porque cierren los estomas, apenas presenten transpiración. Esto ocurre sobre todo por la noche. Se puede ver en las primeras horas de la mañana por ejemplo en los

cereales, en el fresal, etc., y representa una manifestación fisiológica de la existencia de la *presión radicular* ya que es esa la fuerza que impulsa al agua a salir.

11.4. TRICOMAS O PELOS EPIDÉRMICOS.

Los tricomas se forman a partir de células epidérmicas que se alargan o proliferan clasificándose según que consten de una sola célula o de varias células en **tricomas unicelulares** y **tricomas pluricelulares**. En los tricomas pluricelulares se distingue entre el pie y el tricoma propiamente dicho, pudiendo ser el pie pluricelular y el tricoma unicelular o al contrario. Tanto los unicelulares como los pluricelulares pueden presentar formas variadas, están constituidos por células muertas o por células vivas y están revestidos de cutícula.

Las funciones de los tricomas son variadas: se ha observado que un incremento en la pubescencia foliar se acompaña de un descenso de la temperatura en la superficie de la hoja y por tanto un descenso en la pérdida de agua por transpiración. Así pues los tricomas suponen una protección ante la iluminación excesiva y ante el exceso de transpiración. Además los tricomas intervienen en la absorción del agua y las sales disueltas en ella. Es así gracias a los pelos radicales y ciertos tricomas de las *plantas epífitas* (plantas "del aire") que absorben el agua y las sales a través de tricomas. Los tricomas también son secretores (constituyen las llamadas *estructuras secretoras externas*) y en ocasiones suponen una defensa para la planta bien porque sus secreciones sean pegajosas y atrapen a los insectos, bien porque produzcan sustancias repelentes para que los animales no se acerquen.

11.5. TRICOMAS GLANDULARES.

Los tricomas glandulares son especialmente frecuentes en los pétalos donde normalmente vierten gotas de secreción que difunden a la atmósfera constituyendo el perfume.

En estos tricomas se reconocen uno o varios estratos de **células sustentantes** o **colectoras** y en la parte más apical una o varias **células terminales secretoras**, presentando todas pared primaria atravesada por numerosos plasmodesmos. Las sustancias precursoras de la secreción se originan en las células sustentantes, después llegan a través de los plasmodesmos a las células secretoras donde se forma la verdadera secreción que sale al exterior. La secreción se almacena inicialmente entre la pared y la cutícula, permaneciendo ahí hasta que la presión consigue

despegar la cutícula. Posteriormente un leve rozamiento o el calor rompe la cutícula y el contenido se vierte.

Los tricomas glandulares se clasifican según el tipo de sustancias secretadas, existiendo gran variedad. Entre todos los tipos existentes destacan:

- **Hidatodos activos**. Segregan una solución eminentemente acuosa con ácidos orgánicos. Las células secretoras presentan abundantes mitocondrias lo que indica que la secreción, que se realiza a través de pequeños poros, es activa a diferencia de lo que ocurre en los *hidatodos pasivos*. Ambos tipos de *hidatodos* llevan a cabo el proceso conocido como *gutación* pero mientras unos son estomas modificados otros son tricomas.

- **Tricomas secretores de sales**. Representan un mecanismo de defensa de las plantas que crecen en ambientes salinos (*plantas halófitas*). Téngase en cuenta que las sales restringen el crecimiento de las plantas más que ninguna otra sustancia.

- **Tricomas secretores de néctar**. El néctar proviene del floema y es elaborado por las células secretoras.

- **Tricomas de plantas carnívoras**. Estas plantas tienen hojas modificadas que sirven de órganos de captura de, sobre todo, insectos. En dichas hojas suelen existir dos tipos de tricomas: unos que sirven como reclamo y trampa a los insectos. Puede tratarse de tricomas secretores de néctar que al caer los insectos determinen el cierre rápido de, por ejemplo, las dos mitades de la hoja, o puede tratarse de tricomas secretores de mucílagos a los que se queden pegados los insectos. En ambos casos y con el insecto atrapado, entra en juego el otro tipo de tricoma: tricomas secretores de enzimas proteolíticas que digieren la presa. Finalmente los productos digeridos son utilizados por la planta.

- **Tricomas urticantes**. Están constituidos por una única célula muy engrosada que se encuentra sostenida por un pie pluricelular. La porción apical de la célula está silificada y la basal calcificada, presentando en su interior un líquido irritante. Al entrar en contacto con la célula apical, esta se rompe (existe una zona de fácil ruptura) clavándose en quien la tocó e inyectándose el líquido debido a la presión de turgencia de una gran vacuola.

11.6. PELOS RADICALES.

Son tricomas especializados en la absorción, originándose como proyecciones de ciertas células epidérmicas de la raíz llamadas **tricoblastos**, las cuales emiten una prolongación tubular que se aleja de la epidermis, formando el pelo.

Son pelos generalmente unicelulares con una pared celular delgada, localizándose en el extremo el núcleo y los orgánulos, estando ocupado el resto del citoplasma por una gran vacuola. Son efímeros, siendo activos pocos días. Cuando mueren se desprenden y las paredes de las células se suelen suberificar y lignificar.

Tradicionalmente se ha considerado que la función de los pelos radicales es aumentar la superficie absorbente de la raíz. Sin embargo el flujo de entrada de agua a través de la superficie sin pelos es muy semejante a la que tiene lugar en los pelos. Además el hecho de que los pelos más cortos sean más eficaces que los más largos, hace pensar que la principal ventaja que representan los pelos epidérmicos es el poder tener acceso a regiones del suelo ricas en agua a las que llega la planta gracias a las expansiones laterales que representan los pelos.

11.7. PERIDERMIS.

La peridermis es el tejido protector que reemplaza a la epidermis en aquellas partes del tallo y de la raíz que sufren un engrosamiento secundario intenso, porque la epidermis, que no tiene la facultad de multiplicar sus elementos, no puede cubrir a las estructuras cuando se produce su crecimiento en espesor. Consta de tres estratos celulares (de fuera a dentro): **suber** o **corcho**, **felógeno** y **felodermis**.

Las células del *felógeno* (el otro meristemo secundario además del *cambium vascular*) son similares a las células meristemáticas del *cambium vascular* en cuanto a su elevada vacuolización, si bien a diferencia de aquel presenta un solo tipo morfológico (no se observan *células cambiales fusiformes* ni *células cambiales radiales*) y es el único meristemo que puede presentar cloroplastos funcionales. Se origina generalmente en la capa celular situada debajo de la epidermis por la desdiferenciación de células parenquimáticas o colenquimáticas. Se dispone formando un cilindro completo o incompleto. En algunas especies se dispone profundamente cerca del haz vascular.

La actividad del felógeno determina la formación de filas de células, unas hacia el exterior, el *suber* o *corcho* y otras hacia el interior, la

felodermis. Durante cada crecimiento estacional el felógeno origina un número desigual de células, siendo normalmente mucho mayor el número de células del *suber* que el de la *felodermis*.

Las células del *suber* o *corcho* son células pequeñas, más o menos cilíndricas, muertas en su madurez, con las paredes muy suberificadas y que se disponen sin dejar espacios intercelulares. Las características protectoras del suber se deben a la presencia en sus paredes de *suberina*, pudiendo presentar además lignina, celulosa y taninos. Suberificada la pared, la célula muere quedando el lumen ocupado normalmente por aire. Dentro del suber de algunas plantas se encuentran células que no contienen suberina (las **células feloides**) cuya mayor presencia o ausencia puede determinar la calidad del corcho utilizado comercialmente.

La *suberificación* es también la reacción del tejido de las plantas a la lesión y es una mecanismo de defensa muy eficaz ante el ataque de los insectos, puesto que la *suberina* es poco vulnerable a las enzimas secretadas por ellos.

La *felodermis* está constituida por células parenquimáticas que en su madurez están vivas. Solamente se diferencian del resto de las células parenquimáticas corticales por su disposición en continuidad con las células del felógeno y del suber formado hacia el exterior.

La denominada **corteza** de los árboles es el conjunto de tejidos primarios y secundarios que quedan hacia al exterior del cambium vascular, esto es (de dentro a fuera) el floema secundario, floema primario, cortex, peridermis (felodermis, felógeno y suber) y los restos de epidermis que puedan quedar hacia el exterior. Por otra parte se denomina **ritidoma** al conjunto de tejidos que quedan aislados por la actividad del felógeno los cuales acaban muriendo y desprendiéndose anualmente: el suber y los restos de epidermis si los hay.

11.8. LENTICELAS.

Las lenticelas son el equivalente funcional de los estomas epidérmicos en la peridermis, ya que permiten el intercambio de gases del interior de la planta con el exterior y viceversa. Tienen forma lenticular y generalmente sobresalen por encima de la superficie a través de una fisura de la peridermis. Normalmente se pueden ver a simple vista.

Debajo de las lenticelas hay grupos desordenados de células parenquimáticas que van abriéndose paso entre los diversos tejidos rompiendo la continuidad de los tejidos peridérmicos, son células que no

están suberificadas y que por tanto permiten el paso de aire y gases, además dejan entre si espacios intercelulares que se continúan con los de los tejidos interiores.

Las primeras lenticelas se forman normalmente debajo de los estomas de la epidermis. Se originan del felógeno, alguna de cuyas células produce hacia fuera un conjunto de células sin suberificar que van empujando hacia la epidermis hasta que la desgarra en los puntos donde había un estoma. Antes del invierno las lenticelas se cierran al producirse un estrato de suber normal, el cual vuelve a romperse en la primavera siguiente, reanudándose la actividad de la lenticela.

12. NOCIONES DE ORGANOGRAFÍA DE LAS PLANTAS. LA RAÍZ. EL TALLO. LA HOJA. LA FLOR. EL FRUTO. LA SEMILLA.

Las características cito-histológicas de los distintos órganos de las plantas así como las variaciones que estos presentan en los distintos tipos y grupos de plantas y dentro de éstas atendiendo a las condiciones ambientales o a su situación en el conjunto del organismo, son los aspectos que deberían considerarse al tratar la *organografía de las plantas*.

A continuación se tratarán, solamente a modo de introducción, las cuestiones más generales de los distintos órganos de las plantas superiores.

12.1. LA RAÍZ.

Las raíz es la parte inferior (generalmente subterránea) del eje de la planta. Tiene como función la absorción de agua y de los nutrientes minerales del suelo, así como la sujeción de la planta al suelo. A veces actúa como órgano de reserva alimenticia. En la raíz se desarrolla la presión radicular.

Macroscópicamente se diferencian en la raíz (de la parte más profunda hacia arriba) (FIGURA 12-1):

- la **caliptra** o **cofia**,
- una región sin pelos radicales (que corresponde con la localización del meristemo: **zona meristemática**),
- la región de los pelos radicales o **zona pilífera**, y
- el resto, ya sin pelos radicales.

En sección transversal se diferencia (de fuera a dentro): la epidermis (sin estomas), el cortex (sobre todo parenquimático), el sistema vascular y en ocasiones la médula (de naturaleza parenquimática). Muy característico de las raíces es que en el cortex en contacto con los tejidos vasculares presentan la **endodermis** y el **periciclo**. Las raíces con crecimiento secundario no suelen presentar ni *endodermis* ni *periciclo* y si *cambium* y *peridermis* (con el *felógeno*).

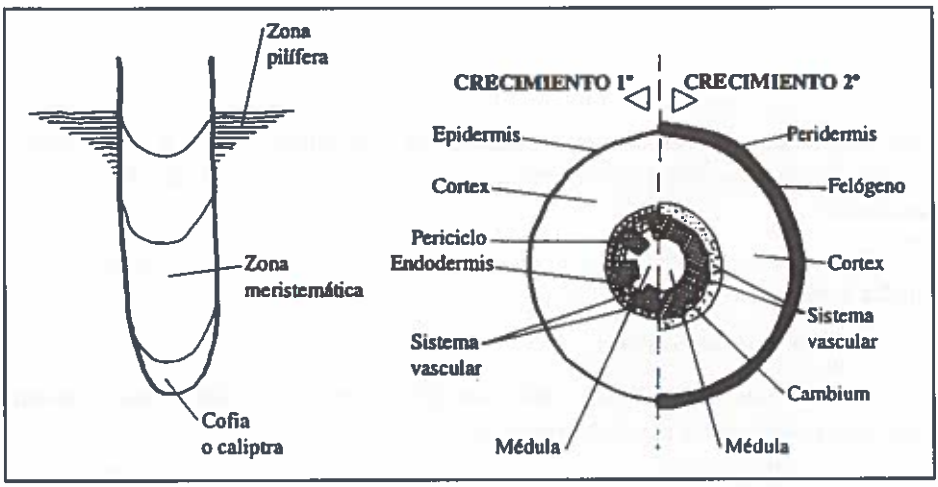
Existen muchas semejanzas entre la raíz y el tallo, pero también diferencias importantes destacando que:

- mientras en el tallo con crecimiento primario los haces vasculares se disponen formando haces comunes (el floema encima del xilema) (*haces colaterales*), en la raíz con crecimiento primario el xilema y el floema se disponen alternándose (el floema al lado del xilema) (*haces radiales*);

- la raíz no presenta apéndices comparables a las hojas y sus ramificaciones (llamadas *raíces laterales*) no se originan del meristemo apical sino de tejidos relativamente diferenciados del interior;

- en la raíz el meristemo apical es subterminal debido a la existencia de la *caliptra*, mientras en el tallo es terminal.

Figura 12-1. *Raíz. Izquierda: partes del extremo de una raíz en sección longitudinal. Derecha: esquema de las estructuras que se pueden observar en un corte transversal de raíz durante el crecimiento primario (izquierda) y durante el crecimiento secundario (derecha).*



Las gimnospermas y dicotiledóneas suelen presentar una **raíz primaria** o **principal** y una serie de **raíces laterales** llamadas **raíces secundarias de primer orden**, perpendiculares a la primera, que a su vez se pueden ramificar en las **raíces secundarias de segundo orden** o **raíces secundarias de tercer orden** (o más órdenes) que ya no son perpendiculares a la raíz de la que proceden. En las mayoría de las monocotiledóneas la *raíz principal* es sustituida pronto por las *raíces secundarias* de un mismo orden, que se disponen a modo de corona.

Las raíces laterales se originan a partir del *periciclo* o de la *endodermis*. Las llamadas **raíces adventicias** son aquellas que se forman a partir de tejidos maduros de la raíz o de otras partes de las planta, como el tallo o las hojas, o a partir de las células de los *callos*, pudiéndose "forzar" tal formación con el empleo de hormonas, siendo ésta una práctica habitual para investigación y también con fines agrícolas.

En general la superficie global de las raíces suele ser superior a la de la parte aérea de la misma planta.

En algunas plantas se observan simbiosis de la raíz con hongos: las **micorrizas**. Son una asociación simbiótica mutualista (ambos se benefician) de hongos que reciben nutrientes orgánicos, y células epidérmicas y/o corticales de la raíz, que ven mejorada su capacidad de absorción de agua y minerales. Suelen aparecer en raíces jóvenes y su presencia supone la desaparición o reducción importante de pelos radicales, porque las hifas del hongo asumen su función absorbente.

Típicamente en las leguminosas existen asociaciones simbiónticas en sus raíces entre las células y bacterias nitrificantes que penetran por los pelos radicales y se alojan en las células del cortex, las cuales proliferan formando los llamados **nódulos**. El componente bacteriano de la simbiosis proporciona productos nitrogenados a la planta (incorporándolos como aminoácidos) y la planta proporciona a las bacterias ácidos orgánicos resultado de la oxidación de los azúcares obtenidos en la fotosíntesis.

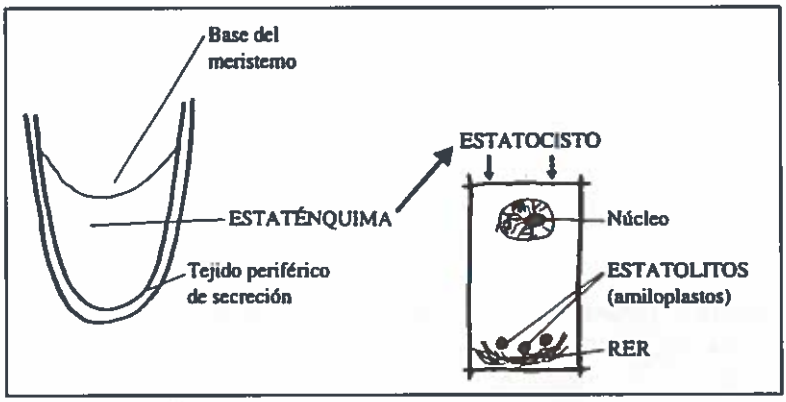
La *caliptra* consta de células parenquimáticas vivas y al menos de tres partes (FIGURA 12-2): 1/ más alejado del extremo, la porción basal del meristemo, 2/ por fuera el tejido periférico de secreción constituido por los restos de los pelos radicales que han dejado de ser funcionales y cierta secreción celular que en conjunto forman un lecho que facilita la penetración de la raíz en el suelo. Dicho lecho es conocido como **mucigel**, y 3/ el llamado **estaténquima** constituido por células sensibles a la gravedad. Funcionalmente hablando la caliptra protege al meristemo, facilita la penetración en el suelo y es la responsable del geotropismo positivo de la raíz.

Las células sensibles a la gravedad (**estatocistos**) son células prismáticas con el núcleo en posición apical y en la base mucho RER en el que se apoyan los **estatolitos** que son amiloplastos.

En el cortex de la raíz, en la capa celular más interna se diferencia la llamada *endodermis*, que consta de células distintas en estructura y fisiología al resto de las células que presenta por encima y por debajo. Su pared celular se caracteriza por presentar un engrosamiento parcial por

depósito de suberina y lignina que forma una banda alrededor de los haces vasculares, llamada **banda de Caspary**, que impide el paso de agua e iones (la suberina es impermeable). Son engrosamientos de las paredes laterales y la que está orientada hacia los tejidos vasculares, no presentando en dichas paredes plasmodesmos y si en las no engrosadas. Entre las células con *banda de Caspary* hay otras sin ella, llamadas **células de paso**.

Figura 12-2. *Caliptra o cofia. Partes de la caliptra o cofia en sección longitudinal (izquierda), entre las que se encuentra el estaténquima que consta de células llamadas estatocistos (derecha)*



El origen de la presión radicular y el mecanismo de absorción en la raíz se comprende por la existencia de la *endodermis* con la *banda de Caspary*: el agua y los materiales disueltos llegan vía apoplasto o simplasto hasta la *banda de Caspary* que no pueden atravesar, obligándose a hacerlo a través de las *células de paso* y por tanto pasando al menos por dos membranas celulares que actúan como filtro selectivo. Permiten por ejemplo el paso de gran cantidad de iones K^+, lo cual crea una diferencia de potencial osmótico que obliga al agua a entrar. Normalmente las *células de paso* están enfrente de elementos del xilema.

En ocasiones ciertas plantas tienen cerca de la epidermis una llamada **exodermis**, semejante a la endodermis en morfología y función.

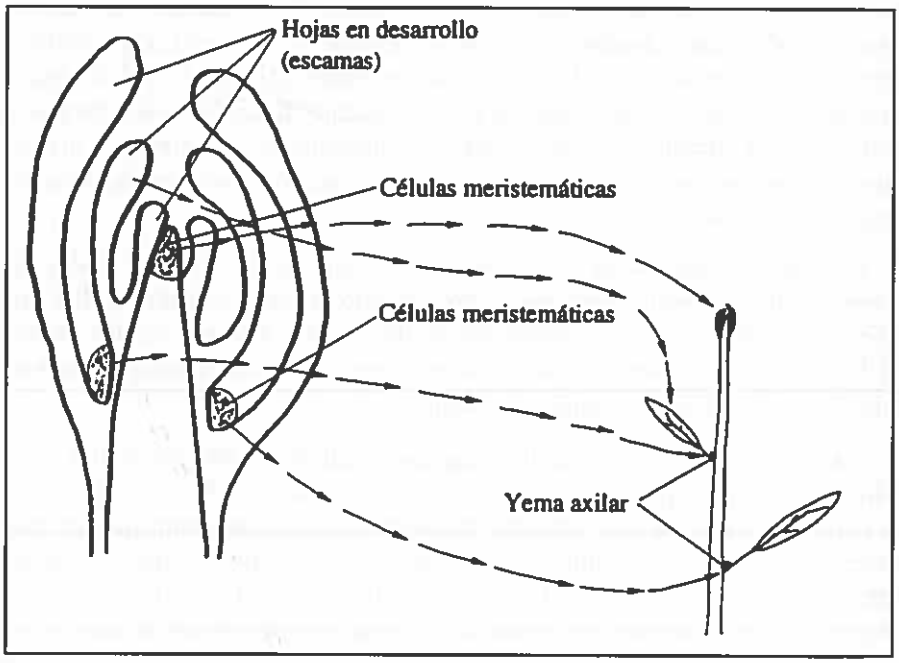
El *periciclo* se localiza inmediatamente debajo de la endodermis y por encima de los tejidos vasculares. Está constituido por una o más capas de células parenquimáticas con paredes delgadas cuando la raíz es joven. Conserva la capacidad de crecimiento meristemático, dando lugar a los primordios de las raíces laterales, al cambium vascular y al felógeno.

12.2. EL TALLO.

El tallo es la parte aérea de las plantas. Sirve de soporte de las hojas, las ramas y las flores. Las hojas y las ramas se disponen lateralmente y las flores tanto lateral como terminalmente. Las hojas y flores tienen crecimiento limitado, mientras que las ramas lo tienen indeterminado. Las principales funciones del tallo (facilitadas por su forma cilíndrica) son el sostén, la conducción, la fotosíntesis, el almacenamiento de sustancias y la reproducción (en relación con el desarrollo de las flores).

El meristemo apical del tallo (a diferencia del de la raíz) origina además de todos los tejidos del tallo, los órganos laterales. Responsables del crecimiento del tallo son los meristemos apicales y los meristemos intercalares localizados en la base de los entrenudos.

***Figura 12-3.** Evolución a lo largo del tiempo de las distintas estructuras que conforman una yema apical.*



El tallo procede en el embrión de un grupo de células que enseguida se disponen apicalmente y conforman el meristemo apical del tallo y de los

cotiledones (hojas embrionarias). Posteriormente los *primordios de las hojas*, que están dispuestos lateral e inmediatamente debajo del ápice, experimentan un rápido crecimiento de manera que sobrepasan el ápice del tallo y le recubren (**escamas**) dándole así protección. El conjunto formado por el meristemos y las *escamas* se llama **yema**. En las *yemas* los entrenudos están muy reducidos y los primordios de las ramas suelen presentarse algo apartados del ápice, en las axilas de las hojas jóvenes conformando las llamadas **yemas axilares** (FIGURA 12-3).

En las *yemas* latentes (o en dormición) las *escamas* son análogas funcionalmente a la cubierta de las semillas porque impiden la desecación, aíslan contra la pérdida de calor, y restringen el movimiento de oxígeno al meristemo que esté debajo.

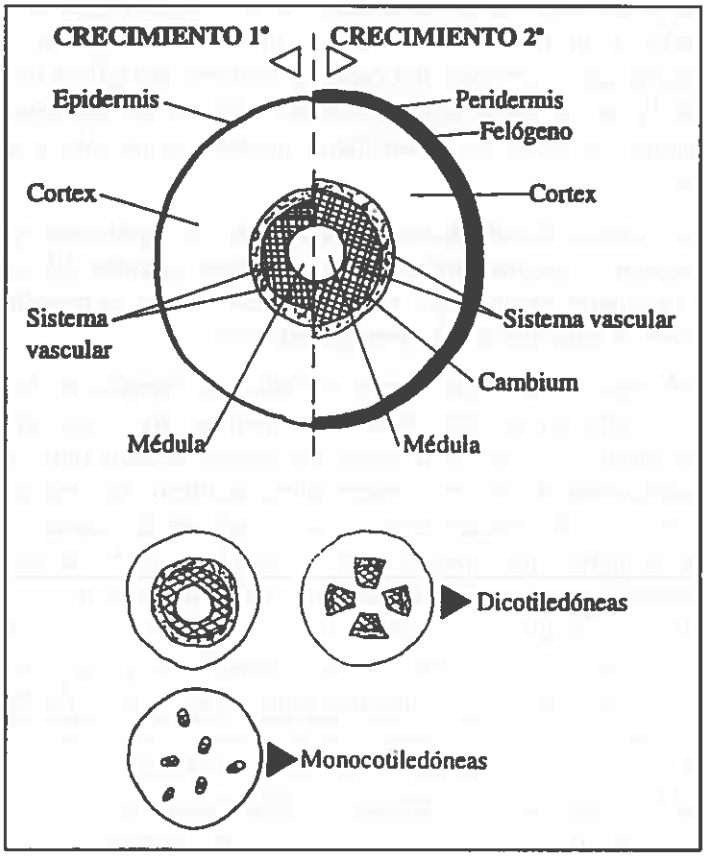
El tallo típico (FIGURA 12-4) en el crecimiento primario está limitado por la epidermis con sus células cubiertas por una cutícula más o menos gruesa y con estomas. Debajo de la epidermis se localiza el cortex constituido por *sistema fundamental*. A veces existe colénquima en disposición periférica, y tanto en sus células más periféricas como en las del parénquima, puede haber cloroplastos funcionales. Además se pueden localizar *idioblastos* (sobre todo con inclusiones cristalinas), esclereidas y fibras de esclerénquima. La delimitación entre el cortex y los tejidos vasculares es menos clara que en la raíz, porque no existe endodermis ni pericicio. El floema se encuentra en disposición exterior al xilema. Interiormente se localiza la médula que consta de células parenquimáticas a veces lignificadas.

En las dicotiledóneas el sistema vascular forma, en las secciones transversales, un anillo continuo o discontinuo (en este último caso el área que queda entre los haces vasculares se llama *área interfascicular*). Típico de las monocotiledóneas es que el sistema vascular se disponga en haces del mismo rango y dispuesto anárquicamente.

Las plantas con crecimiento secundario externamente presentan en el tallo la peridermis (con el felógeno), el cortex y entre el floema y el xilema el cambium vascular que procede de células del procambium que en todo momento se han mantenido meristemáticas. Se forma floema secundario hacia fuera que empuja al floema primario hacia la periferia y xilema secundario hacia dentro que empuja al xilema primario hacia el interior del tallo. En este punto el crecimiento es similar al de la raíz después del segundo año, cuando el cambium radicular ya está dispuesto formando un anillo completo.

Entre los tejidos vasculares del tallo y los de las hojas y ramas existe una íntima conexión. En los puntos de inserción algunos de los cordones del tallo divergen hacia las hojas o ramas, formándose así las llamadas **trazas** (**trazas foliares** las de las hojas). En cada rama entra una, dos o ... muchas *trazas* en las monocotiledóneas.

Figura 12.4. *Arriba: esquema de la sección transversal de un tallo imposible en el que se indican los componentes que presentan durante el crecimiento primario (izquierda) y durante el crecimiento secundario (derecha). Abajo: secciones transversales de tallos de dicotiledóneas y de monocotiledónea.*



12.3. LA HOJA.

Las hojas son expansiones laterales del tallo. Están perfectamente adaptadas para llevar a cabo sus funciones: la fotosíntesis y la transpiración. Su forma laminar, al aumentar las superficie de contacto con el medio, facilita la captación de luz y los intercambios gaseosos.

Constan solamente de tejidos primarios y no presentan, por tanto, peridermis, ni felógeno ni cambium). Proceden de los **primordios de las hojas** localizados en las *yemas*, presentado un crecimiento *basípeto*: comienza formándose el ápice y lo último que se diferencia es el peciolo.

Desplazamiento de sustancias *basípeto* (o si se habla de crecimiento como en el caso del desarrollo de las hojas, crecimiento *basípeto*) se refiere a aquel que se produce del ápice de tallo hacia el *cuello* (lugar de transición entre el tallo y la raíz) y del extremo de la raíz hacia el *cuello*. El desplazamiento que se produce del *cuello* al extremo del tallo y del *cuello* al extremo de la raíz se llama desplazamiento *acrópeto* (si las hojas tuvieran un crecimiento *acrópeto* se desarrollaría primero el peciolo y al final el ápice foliar).

La hoja consta histológicamente hablando de epidermis superior e inferior, *mesófilo* (sistema fundamental) y sistema vascular. El conjunto de los haces vasculares de las hojas se llama *venación* que es reticulada en las dicotiledóneas y paralela en las monocotiledóneas.

La morfología de las hojas es muy variada. Por ejemplo las hojas de las *hidrófitas* se caracterizan entre otras cosas porque sus células epidérmicas tienen cloroplastos. Las de las *xerófitas* por poseer cutícula muy gruesa y en vez de parénquima de reserva, parénquima acuífero. En muchas plantas *mesófitas* hay que diferenciar entre la morfología de las llamadas *hojas de sol* (las de las partes más superiores de los árboles y de los bosques) de las llamadas *hojas de sombra* (las de las partes más inferiores de los bosques o de los árboles). Peculiar es también la histología de las *acículas de las coníferas* además de por tener canales resiníferos porque sus células epidérmicas tienen paredes secundarias muy lignificadas. Además también se podrían establecer las diferencias morfológicas de las hojas de las plantas atendiendo a su tipo de metabolismo, así se podría hablar de las plantas C-3, C-4 y CAM, de las cuales claramente se diferencian las C-4 del resto, por poseer en el mesófilo dos tipos de células que intervienen en la fotosíntesis: las *células de la vaina* y las *células del mesófilo*.

Todas las hojas sufren los procesos de **senescencia** primero y **abcisión** después (y caen de la planta).

El proceso de *senescencia* consiste en que las hojas se deshacen de la mayor parte de los materiales que pueden ser útiles al organismo (carbohidratos, proteínas, etc.), mientras que el exceso de sales queda en las mismas.

En las hojas llamadas *hojas caducas* puede verse histológicamente y a veces macroscópicamente en su base una estrecha zona llamada **zona de abcisión**. Macroscópicamente se puede identificar como un surco poco profundo o bien por presentar distinta coloración: determinadas células se dividen formando una línea constituida por varias capas de células, que se diferencian de sus vecinas, constituyendo la llamada **capa de separación** que aparece algún tiempo antes de la caída de la hoja. Posteriormente la lámina media y las capas más exteriores de la pared se desintegran porque las propias células sintetizan y liberan pectinasas. En este proceso intervienen todas las células parenquimáticas, incluso la de los haces vasculares, quedando la hoja unida solamente por los tejidos vasculares.

Finalmente y según distintos autores, o bien 1/ el propio peso de la hoja o el viento acaban rompiendo dichos tejidos y la hoja cae; o bien 2/ se produce la desintegración de las láminas medias de las células conductoras y la hoja cae.

Al caer la hoja, los tejidos que estaban debajo de la capa de separación quedan expuestos al aire, formándose una capa protectora para impedir la entrada de agentes patógenos y la desecación: se produce la suberificación y lignificación de las células parenquimáticas expuestas al aire.

12.4. LA FLOR.

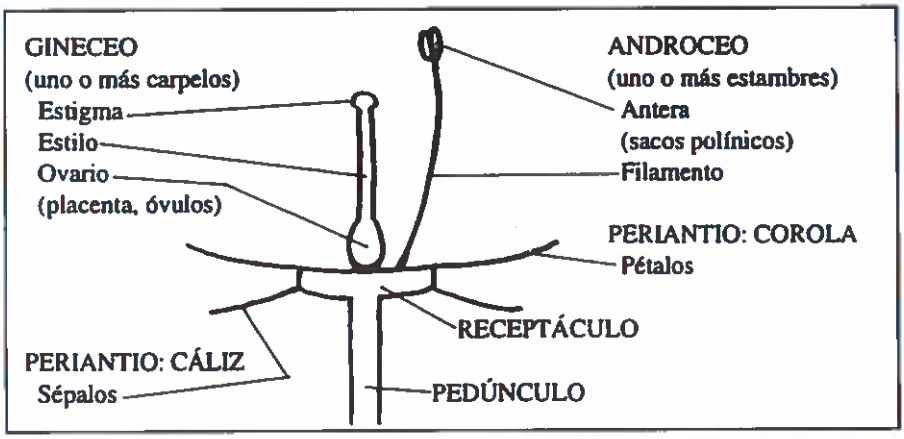
Las flores son los órganos que se forman durante la fase reproductiva de la vida de las plantas. Se originan por la actividad de los llamados **meristemos florales** que presentan un crecimiento limitado.

Las flores constan (FIGURA 12-5) del **periantio** con la **corola** constituida por **pétalos** y el **cáliz** constituido por **sépalos**, todos ellos insertados junto con los elementos masculinos y femeninos en el **receptáculo** que está unido al resto de la planta por el **pedúnculo**. El **gineceo** consta de uno o más **carpelos** que a su vez están constituidos por el **estigma**, **estilo** y **ovario** que en la placenta presenta los **óvulos**. El **androceo** consta de uno o más **estambres** constituidos por la **antera**, que es donde se localizan los **sacos polínicos**, y el **filamento**.

En las flores tienen lugar la formación de los gametos: la **macroesporogénesis** o formación de esporas femeninas (o **macrosporas**) y

la **microesporogénesis** o formación de las esporas masculinas (o **microsporas**), pudiendo ocurrir los dos procesos en la misma flor o en flores diferentes. También tiene lugar en la flor la fecundación y el comienzo del desarrollo de la planta hija.

Figura 12-5. Esquema de una flor en el que se indican los nombres de sus componentes.

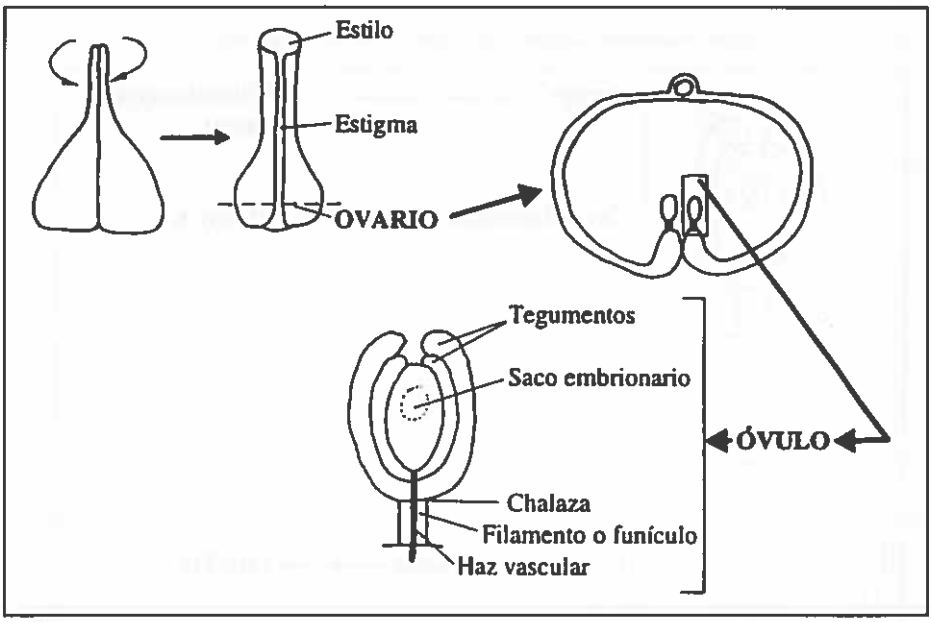


La floración está controlada por hormonas y factores externos como la luz y la temperatura. Atendiendo a la relación entre el fotoperiodo y la floración se habla de *plantas de día largo*, *plantas de día corto* y *plantas indiferentes* según precisen para florecer un número mayor o menor de horas del día o independientemente del fotoperiodo. Las plantas perciben el estímulo del fotoperiodo en las hojas por el fitocromo y es trasladado a los ápices donde se produce la respuesta fisiológica que lleva a la floración. Finalmente se produce la apertura de las flores (**antesis**) que generalmente es causada por el crecimiento más rápido del interior de los sépalos y pétalos respecto de las partes externas.

Todos los elementos de las flores son hojas modificadas. Los *sépalos* y *pétalos* constan, como las hojas, de epidermis superior e inferior, sistema fundamental y sistema vascular. Los *estambres* constan del *filamento* y de la *antera*. El *filamento* presenta epidermis cutinizada, a veces con tricomas y estomas, parénquima no clorofílico muy vacuolizado y un solo haz vascular que termina en la base de la *antera* o entra en ella. La *antera* consta sobre todo de parénquima.

Los *carpelos*, que visiblemente son hojas modificadas, constan del ápice hacia la base del *estilo*, *estigma* y *ovario* en el cual se desarrolla, en los márgenes del limbo, que al plegarse la hoja quedan en contacto, la placenta en donde se desarrollan los *óvulos* (o *primordios seminales*) en los que se diferencian uno o más *tegumentos* y el *filamento* que es por donde entra el cordón vascular (FIGURA 12-6.)

Figura 12-6. *Superior: el carpelo procede de una hoja que se cierra sobre si misma. En la parte inferior de la misma se localiza el ovario, el cual muestra en la sección indicada por la línea de puntos, dos óvulos (derecha). Inferior: partes de que consta un óvulo.*



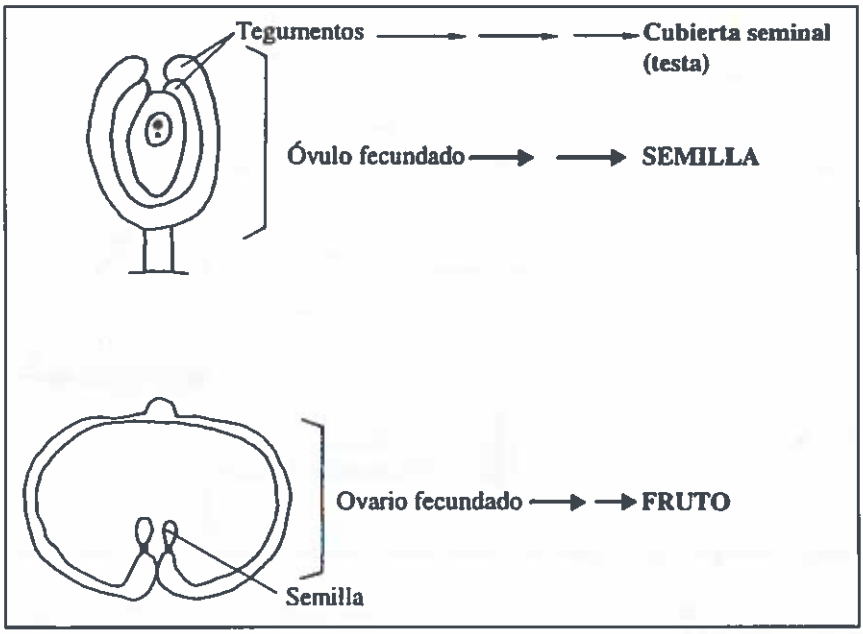
12.5. EL FRUTO.

Al llegar el polen al *estigma* se desarrolla el *tubo polínico*. En el *estigma* hay gran cantidad de tejido glandular encargado de rechazar al polen no propio. En el *estilo* el *tubo polínico* se nutre en parte de la secreción de un tejido glandular similar al del estigma. Al llegar al óvulo, uno de los núcleos haploides del polen (cada grano de polen tiene al menos dos núcleos) y uno de los núcleos haploides del saco embrionario se unen dando lugar al cigoto (diploide) que comienza a dividirse. El conjunto de acontecimientos posteriores supondrán modificaciones en el óvulo y en el ovario. Así el fruto

se desarrolla a partir del ovario fecundado y en su interior las semillas a partir de los óvulos (FIGURA 12-7).

El *fruto*, que es el ovario fecundado y maduro, se desarrolla por la inducción de factores hormonales relacionados con la penetración del *tubo polínico*. Es el órgano procedente de la flor en el que están contenidas las semillas hasta que llegan a la madurez. Protege a las semillas y contribuye a su dispersión por ejemplo en el caso del fruto atractivo para un ave que después de ingerirlo vuela y deposita las semillas, junto con las heces, muy lejos de la planta madre.

Figura 12-7. *Origen de la semilla (y su cubierta) y del fruto, a partir del óvulo y del ovario respectivamente, después de ocurrir la fecundación.*



La abscisión de los frutos se produce por un mecanismo similar a la abscisión foliar.

La pared del fruto consta de fuera a dentro del **exocarpo** (sistema dérmico) y **mesocarpo** (parénquima de reserva) constituyendo, ambos, el **pericarpo**, y más interiormente el **endocarpo** (sistema dérmico).

Conforme va madurando el fruto, la pared de sus células va perdiendo consistencia, aumenta considerablemente el contenido en ARN y con ello se

incrementa la síntesis de enzimas que determinan cambios en el olor, sabor, color y textura: el sabor cambia al desaparecer los taninos (que son los proporcionan el típico sabor de los frutos verdes) y al degradarse el almidón y las pectinas; se producen muchas sustancias aromáticas (alcoholes, cetonas, etc.) con lo cual cambia el olor; disminuye el contenido de clorofilas y aumenta el de carotenoides (proporciona los colores rojizos). Para todos estos procesos es necesario un gran aporte energético, razón por la cual en todo el proceso de la maduración, la respiración se incrementa mucho.

La maduración del fruto está controlada exógenamente, sobre todo por la temperatura y endógenamente sobre todo por el etileno, ya que sin su presencia no tiene lugar la maduración. Exógenamente se puede acelerar la maduración aplicando etileno (también auxinas y ácido abscísico por su capacidad para inducir la síntesis de etileno). Las citoquininas y giberelinas retardan la maduración.

La acción activadora del etileno sobre la maduración de los frutos se debe tener en cuenta comercialmente a la hora de querer conservar grandes cantidades de fruta en naves. Es práctica habitual para evitar la acción del etileno (y por tanto retrasar la maduración) el mantenimiento de la fruta en naves con gran cantidad de $C0_2$ porque éste y el etileno comparten el mismo lugar activo del fruto, también se mantiene en naves bien aireadas porque el etileno es gaseoso y refrigeradas porque la baja temperatura inhibe la producción de etileno.

12.6. LA SEMILLA.

La semilla es la fase de la vida de la planta mejor adaptada para resistir las condiciones ambientales adversas. Consta de **embrión**, **cubierta seminal** y **reserva de nutrientes**.

En los primeros estadios de desarrollo del *embrión* todas las células se dividen y crecen, sin embargo al final del desarrollo de la semilla son solamente unas pocas, las cuales se disponen apicalmente dentro de los constituyentes del embrión: el *hipocotilo* o tallo embrionario y la *radícula* o raíz embrionaria.

La *cubierta seminal* (o **testa**) se forma a partir del tegumento o tegumentos del óvulo fecundado (FIGURA 12-7). La histología de la testa puede ser muy variada: células epidérmicas que dejan espacios ocupados por aire entre ellas y el embrión (dispersión eólica), cubierta compacta e impermeable (dispersión acuática), con cutícula muy gruesa, con

macroesclereidas en disposición epidérmica y osteoesclereidas subepidérmicamente, etc.

En cuanto a la *reserva de nutrientes* de la semilla, ésta se inicia durante la formación del embrión con un flujo continuo de nutrientes entre la planta madre y el óvulo. Se almacenan productos de reserva en lugares concretos: el *endospermo* (en general en las monocotiledóneas) o en los *cotiledones* (en general en las dicotiledóneas), después el *filamento* se separa del óvulo y éste se convierte en un sistema nutricionalmente cerrado.

Pero para que las semillas germinen posteriormente tiene que tener lugar tanto la *madurez morfológica* como la *madurez fisiológica*. La *madurez morfológica* de la semilla concluye cuando el embrión alcanza su máximo desarrollo y suele coincidir con la deshidratación de los distintos tejidos que la forman, ocurriendo normalmente en la planta madre.

La semilla ya madura morfológicamente debe sufrir la *madurez fisiológica*, la cual no es perceptible exteriormente. Supone reajustes en el equilibrio hormonal siendo lo normal que implique la pérdida de sustancias inhibidoras y la acumulación de sustancias promotoras.

La semilla una vez madura puede germinar. Los factores externos que intervienen en la *germinación de la semilla* son sobre todo el agua, el oxígeno, la temperatura y en algunas semillas la luz. Además muchas aún disponiendo de todos los factores físicos a favor, no germinan porque se encuentran en *latencia*, la cual superan con la postmaduración.

La semilla, en cuanto encargada de propagar y dispersar la especie debe permanecer largos periodos de tiempo en un estado en que sus actividades vitales se reducen al mínimo esperando buenas condiciones ambientales para germinar. Aún hoy se desconoce que es lo que mantiene la integridad de las membranas de las células de las semillas longevas. Existen datos no fiables que refieren la germinación de granos de trigo procedentes de las pirámides egipcias, es decir de semillas que se han mantenido viables unos 4000 años. Sin embargo si son fiables otros datos respecto a determinadas semillas que se han mantenido activas unos 200, 400 o incluso 600 años. Otras semillas, al contrario, se mantienen activas solamente una semana o pocos meses y si en ese tiempo no germinan, mueren. Se puede afirmar que las semillas se mantienen activas por término medio entre 10 a 50 años. Es curioso que en tanto se mantienen viables no son atacadas por hongos ni bacterias, lo que indica que deben presentar algún tipo de antibiótico que no poseen las semillas muertas, que si son atacadas por hongos y bacterias.

Ya sin obstáculos de ningún tipo la semilla germina. Primero debe embeberse de agua con lo cual se activan determinadas enzimas y otras se

sintetizan. Tanto unas como otras utilizan las reservas acumuladas (las mismas células que "antes" sintetizaban materiales de reserva, "ahora" los metabolizan). En las primeras fases de germinación muchas plantas se comportan anaeróbicamente, hasta que se rompe la cubierta seminal y ya lo hacen aeróbicamente.

La planta germinada crece y después de un periodo de crecimiento vegetativo (de semanas, meses o años) ciertos meristemos apicales desarrollan flores, iniciándose de nuevo el ciclo.

BIBLIOGRAFÍA:

Alberts, B., Bray, D., Lewis, J., Raff, M., Roberts, K., Watson, J.D. (1996). Biología molecular de la célula. Ediciones Omega, S.A.

Azcon-Bieto, J., Talon, M. (1993). Fisiología y bioquímica vegetal. McGraw Hill - Interamericana de España.

Barceló, J., Nicolás, G., Sabater, B., Sánchez, R. (1992). Fisiología vegetal. Ediciones Pirámide, S.A.

Cortes, F. (1990). Cuadernos de histología vegetal. Editorial Marban.

Darnell, J., Lodish, H., Baltimore, D. (1993). Biología celular y molecular. Ediciones Omega, S.A.

Esau, K. (1976). Anatomía vegetal. Edciones Omega, S.A.

Esau, K. (1982). Anatomía de las plantas con semilla. Editorial Hemisferio Sur S.A.

Fahn, A. (1978). Anatomía vegetal. H. Blume Ediciones.

Guardiola, J.L., García, A. (1990). Fisiología vegetal. Editorial Síntesis, S.A.

Krommenhoek, W., Sebus, J., van Esch, G.J. (1986). Atlas de histología vegetal. Editorial Marban.

Paniagua, R., Nistal, M., Sesma, P., Alvarez-Uría, M., Fraile, B. (1993). Citología e histología vegetal y animal. McGraw Hill - Interamericana de España.

Raven, P.H., Evert, R.F., Eichhorn, S.E. (1991). Biología de las plantas. Editorial Reverté, S.A.

Rawn, J.D. (1989). Bioquímica. McGraw Hill - Interamericana de España.

Salisbury, F.B., Ross, C.W. (1994). Fisiología vegetal. Grupo Editorial Iberoaméricana, S.A. de C.V.

Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H., Schimper, A.F.W. (1994). Tratado de botánica. Editorial Omega, S.A.

ISBN 84-7719-666-4

9 788477 196662

UNIVERSIDAD DE LEON
Secretariado de Publicaciones