



Atlas de Histología Vegetal y Animal

Órganos vegetales **AMPLIACIONES**

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.
Facultad de Biología. Universidad de Vigo.

(Versión: Mayo 2018)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs2.uvigo.es/inicio.html>.

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo
la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA
(Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar
sin restricción siempre que no se use para fines comerciales,
que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre
a los autores)

La edición de este documento se ha realizado con el software \LaTeX
(<http://www.latex-project.org/>), usando Texstudio
(www.texstudio.org/) como editor.

Contenidos

1	Lignina	1
2	Raíces laterales	3
3	Hormonas vegetales	5

1 Lignina

La lignina (del latín *lignum*: madera) es un polímero polifenólico que se deposita en las paredes celulares secundarias, y a veces primarias, de las células de las plantas. Es una sustancia hidrofóbica que elimina agua de las paredes celulares, limita la difusión lateral, facilitando el transporte longitudinal y refuerza la resistencia mecánica de los tejidos, además de hacer resistentes a las células frente a ataques bacterianos. En general, aporta una gran resistencia mecánica a las paredes celulares. Esta molécula es muy abundante en las plantas denominadas leñosas y es el segundo biopolímero más abundante en la Tierra, tras la celulosa. Evolutivamente fue un gran avance para las plantas terrestres. Los árboles pueden tener entre un 20 y un 30 % de lignina, mientras que las hiervas por debajo del 20 %. Es el único polímero carbonado de la pared celular que no está formado por monómeros de carbohidratos y por ello es más impermeable al agua. Apareció con las plantas vasculares en el Devónico.

La lignificación de la pared celular ocurre durante la diferenciación de las células, pero también en respuesta a cambios ambientales. Numerosos tipos celulares de la planta muestran lignificación de sus paredes celulares. Las células traqueales del xilema lignifican sus paredes con monómeros tipo G principalmente. La eliminación de la lignina provoca el colapso de las paredes por la presión negativa ejercida por la sabia. En el esclerénquima, tanto fibras como esclereidas, poseen sobre todo monómeros tipo S. La principal misión aquí es contrarrestar la gravedad. Las células endodérmicas de la raíz poseen la banda de Caspari donde la lignina se entremezcla con la suberina. En monocotiledóneas, en la banda de Caspari abundan unidades tipo G y S y en la dicotiledóneas las H y las G. Aquí su principal misión es que las moléculas absorbidas sigan la vía apoplástica. En la cubierta de las semillas o testa, la lignina tiene un papel de resistencia mecánica, protección, y de barrera frente a gases y líquidos. Una disminución en la lignina produce una tasa de germinación menor en semillas *arabidopsis*. En la piel de algunos frutos, las células favorecen la lignificación y favorecer las deiscencia.

La lignina también se produce en función efectos ambientales como heridas, infección de patógenos, sequía, baja temperatura, disminución de nutrientes o exposición a CO₂.

La síntesis y deposición de la lignina se produce entre las fibras de celulosa de la pared celular donde los monómeros liberados individualmente se unen por un proceso previo de oxidación. La deposición de lignina empieza en las esquinas de la célula, prácticamente al mismo tiempo que la deposición de la capa S1 de la pared celular secundaria. Primero, la lignina se deposita en la lámina media, luego continúa en la pared celular primaria y por último se deposita en la pared celular secundaria. Los polímeros de lignina establecen uniones covalentes con la hemicelulosa. Una vez polimerizada, la célula no puede eliminar la lignina de la pared celular. La proporción de lignina es máxima en la lámina media y disminuye a medida que nos acercamos a la membrana plasmática.

Los monómeros de lignina se sintetizan a partir del aminoácido fenilalanina, las monocotiledóneas pueden también usar la tirosina, que se sintetiza en los plastos. Los enzimas que procesan este aminoácido se encuentran en la superficie externa del retículo endoplasmático. La liberación de los monómeros al exterior no se conoce bien pero podría ser por secreción vesicular, difusión pasiva o por transportadores de membrana. Además, se ha comprobado que ciertas células que no lignifican sus paredes poseen activos los genes de biosíntesis de los monómeros, por lo que se ha propuesto que en algunos casos la síntesis de lignina es colaborativa entre células vecinas, las cuales aportarían monómeros a aquellas células que sí lignificarán sus paredes.

La adición de monómeros para crear un polímero de lignina se hace en la pared celular con los monómeros activados y la unión final entre monómeros es independiente de la presencia de cualquier enzima. Los monómeros se activan por oxidación mediada por enzimas como las lacasas, una gran familia de proteínas que produce diferentes oxidaciones en los monómeros, y las peroxidasas, y por tanto condicionan la polimerización de lignina. Estas dos enzimas se sintetizan en aquellas células que van a lignificar sus paredes. Los dos tipos de enzimas parecen actuar en tipos celu-

lares diferentes. Por ejemplo, la peroxidasa actúan en la síntesis de la banda de Caspari, mientras que las lacasas en células como elementos traqueales, aunque también parecen actuar secuencialmente durante la formación de los polímeros de lignina.

Las células pueden regular el tiempo y lugar de deposición de la lignina durante la diferenciación, la actividad de determinados enzimas y la composición monomérica. Por ejemplo, en los elementos traqueales del xilema la deposición de lignina ocurre durante y tras la muerte celular. Durante el periodo de deposición tras la muerte celular, los monómeros y las elementos oxidantes se aportan desde las células parenquimáticas vecinas. Además, la lignina se res-

tringe a la pared secundaria cuando los elementos traqueales se producen durante el crecimiento primario de la planta, mientras que en las células durante el crecimiento secundario de la planta se deposita lignina tanto en la pared primaria como en la secundaria. Sin embargo, se encontrado lignina en algunas células que tienen sólo pared celular primaria.

Bibliografía

Barrosy J, Serk H, Granlundz I, Pesquet E. 2015. The cell biology of lignification in higher plants. *Annals of botany*. doi:10.1093/aob/mcv046, available online at www.aob.oxfordjournals.org

2 Raíces laterales

Las raíces secundarias se originan después del periodo embrionario y determinan la organización radicular de la planta. Se dan en las plantas con sistemas radiculares ramificados y pueden surgir raíces laterales de primer orden, cuando salen de la eje radical inicial, o de segundo, tercer orden, etcétera, cuando lo hacen de otras raíces laterales, alcanzando una complejidad que depende del tipo de planta. El proceso de generación de una raíz lateral comienza internamente en la raíz madre, concretamente en el periciclo, y a corta distancia del extremo apical, en una región denominada zona de diferenciación. Desde aquí las células que formarán las raíces laterales han de atravesar todos los tejidos circundantes hasta llegar al exterior y entrar en contacto con el suelo. A este proceso se le denomina emergencia de la raíz lateral. Esto es diferente a como se originan las ramas y las hojas, las cuales se forman a partir de meristemos superficiales del tallo, de una manera exógena. Las raíces laterales no se forman aleatoriamente en cualquier parte del periciclo, sino que tienen un patrón de formación condicionado por la disposición de los haces vasculares. Así, suelen iniciarse en lugares opuestos a los polos del protoxilema en dicotiledóneas o a los polos del floema en algunas monocotiledóneas. Hay algunas especies de cereales en las cuales las raíces laterales surgen de la endodermis y no desde el periciclo.

La auxina es la hormona de las plantas que parece implicada en el inicio de las raíces laterales. De hecho la aplicación exógena de auxina favorece la ramificación de la raíz. La auxina generada en la raíz es necesaria para el inicio de la diferenciación celular, mientras que la auxina generada en el tallo es la responsable de la fase de emergencia de la raíz lateral. La concentración de auxina a lo largo del eje podría generar ondas de expresión de genes en la raíz, las cuales oscilan y hacen que distintas regiones del periciclo próximas o alejadas del extremo apical sean más o menos susceptibles a generar raíces laterales. Se ha visto que la curvatura de la propia raíz es también importante en algunas especies para favorecer la aparición de raíces laterales. De cualquier modo, las raíces laterales también responden a distintas señales que la raíz apical como pueden ser la

gravedad o las concentraciones de nitrato.

Al contrario que la mayoría de las células, en el periciclo las células tienen que tener muy controlado su ciclo celular. Incluso cuando estas células pasan del control G1/S necesitan ciertas moléculas como la auxina para pasar de simple proliferación a generar un primordio de raíz lateral. En dicotiledóneas sólo las células próximas al protoxilema son las que responden a estas señales y parece que son las propias células xilemáticas las que emiten señales que permiten una cierta activación de las células próximas del periciclo. A estas células activadas del periciclo se les denomina células fundadoras y son las que sufrirán las divisiones asimétricas para producir finalmente el primordio de la raíz lateral. Curiosamente, además de por la expresión de una serie de genes característicos, las células fundadoras se reconocen morfológicamente porque parejas de células fundadoras sitúan sus núcleos próximos a la pared celular común.

Una vez se establecen las células fundadoras el primordio se forma inmediatamente. Las células fundadoras sufren una división asimétrica anticlinal, seguida de una periclinal, de manera que se produce una segunda fila de células. A partir de aquí se continúa con una proliferación celular que dará una masa de células llamada primordio radicular. En estos primordios, aún dentro de la propia raíz principal, las células empiezan a diferenciarse muy pronto. Poseen un extremo apical que rápidamente se convierte en meristemo apical radicular, aunque no es totalmente activo hasta que cruza la epidermis de la raíz madre y sale al exterior. Así, la elongación del primordio de la raíz lateral, lo que le permite cruzar la corteza y la epidermis, es principalmente por aumento de tamaño de sus células. Poco después de emerger de la raíz principal, se produce una maduración de los elementos vasculares, los cuales conectan con los de la raíz principal.

Mientras que la inducción, generación del primordio y emergencia se producen la raíz madre sigue creciendo de manera que las distintas fases de la formación de la raíz lateral se dan a una distancia cada vez mayor del ápice de la raíz principal. La inducción tiene lugar muy cerca del ápice de la raíz pero las primeras divisiones encaminadas a la formación del

primordio se dan a mayor distancia en la raíz madura y más aún el proceso de emergencia.

Los tejidos de la raíz madre que han de ser cruzados por el primordio no son agentes pasivos sino que hay indicios de la modificación de su "comportamiento" habitual para facilitar el paso del ápice del primordio. Así, las células de la endodermis no producen banda de Caspary o se dividen anticlinalmente, las células del parénquima aumentan su proliferación (células más pequeñas facilitan el paso del primordio), incluso algunas de estas nuevas células corticales pueden quedar integradas en el propio primordio. Por ejemplo, en algunas especies se ha comprobado que algunas células de la endodermis también queda integra-

das en el primordio y dará lugar a partes de la raíz. La inducción de la proliferación de las células de la raíz principal contribuyen a debilitar las paredes celulares de otras células y por tanto disminuir las uniones célula-célula.

Bibliografía

De Smet I, Vanneste E, Inzé D, Beeckman T. 2006. Lateral root initiation or the birth of a new meristem. *Plant molecular biology*. 60:871-887.

Péret B, De Rybel B, Casimiro I, Benková E, Swarup R, Laplaze L, Beeckman T, Bennett MJ. 2009. *Arabidopsis* lateral root development: an emerging story. *Trends in plant science*. 14:399-408.

3 Hormonas vegetales

Las hormonas vegetales, también denominadas fitohormonas, son moléculas producidas por las células de la propia planta que afectan al funcionamiento, crecimiento y diferenciación del cuerpo de la planta o de alguna de sus partes. En muchas ocasiones afectan a órganos de la planta alejados de las células que produjeron dicha hormona. Esto implica que las hormonas se pueden desplazar por los tejidos vasculares desde su lugar de producción hasta tejidos y órganos distantes, aunque esto no es siempre necesario para que ejerzan su función, puesto que a veces actúan sobre las células circundantes, incluso sobre la misma célula que las produce. Las hormonas se producen y ejercen su acción normalmente a bajas concentraciones. Al contrario que en los animales, cada hormona en las plantas se puede sintetizar en diversas partes de la planta.

Hay 5 hormonas vegetales que tienen una gran influencia sobre el desarrollo de la planta: auxinas, giberelinas, citocininas, etileno y ácido abscísico. Más recientemente se han añadido a la lista de hormonas vegetales otras sustancias: brasinoesteroides, jasmonatos, ácido salicílico y algunos péptidos

El efecto de una hormona en la planta no se entiende sin la participación de las demás, es decir, el estado fisiológico de una planta es el resultado de la cooperación o acción antagónica de unas hormonas sobre otras. Así, el estado de la planta en un momento determinado depende del resultado neto de la acción de las diferentes hormonas actuando al mismo tiempo.

Auxina

Se descubrió al final de los años 20 del siglo pasado y fue la primera hormona vegetal que se estudió. Molecularmente se conoce como el ácido indol acético (IAA). Se sintetiza sobre todo en los primordios de las hojas y hojas jóvenes, así como en las semillas en desarrollo. Se transporta de célula a célula, sobre todo entre las células del cámbium y procámbium, aunque en su viaje a las raíces probablemente utiliza el floema.

Su efecto es variado en la planta. Favorece el crec-

imiento celular, la división celular, diferenciación del tejido vascular, el crecimiento del tallo, el inicio de raíces laterales, media la respuesta geotrópica, afecta al envejecimiento y caída de las hojas, retrasa la maduración de los frutos, promueve la floración en algunas especies. La planta morirá si no es capaz de producir auxina.

La auxina es necesaria para que se forme el cámbium interfascicular, pero también para mantener la identidad de cámbium es decir para que se mantengan como células indiferenciadas. La mayor concentración de auxina se produce en el cámbium y decrece hacia el floema y el xilema.

En la célula la auxina produce un ablandamiento de la pared celular gracias a que crea un medio ácido y así la célula puede crecer en tamaño. Este efecto es a corto plazo, mientras que a largo plazo produce cambios en la expresión génica. Por su papel en el crecimiento esta hormona se produce en aquellas regiones en las que hay proliferación y crecimiento celular, particularmente en los ápices caulinares. Desde esa zona es transportada hacia abajo a otras partes de la planta y sólo se transporta en esta dirección. Es la única hormona que tiene este comportamiento. De esta manera se crea un gradiente de auxina en el cuerpo de la planta: alta concentración en el ápice principal y baja concentración en la raíz. Esto permite establecer el patrón general del cuerpo de la planta y mantiene el ápice principal de la planta como el que más rápidamente crece.

Un efecto de la auxina que ayuda a mantener la morfología del cuerpo de la planta es lo que se denomina dominancia apical. La auxina liberada desde el ápice principal inhibe el crecimiento de las ramas laterales, con lo cual la planta siempre crece más en altura que lateralmente. De hecho, cuando se corta el ápice caulinar de una planta crecen rápidamente ramas laterales. Otra acción de la auxina es, en combinación con el etileno, promover flores femeninas en las plantas dióicas.

Giberelinas

Hay más de 125 tipos diferentes de giberelinas. Se producen en tejidos jóvenes y semillas en desarrollo. Su síntesis comienza en los cloroplastos pero también

participa la membrana plasmática. Se transportan por el sistema vascular, aunque algunas parecen tener una distribución muy restringida. Producen efectos similares a la auxina. Entre ellos están la de aumentar la longitud entre nodos de los tallos. La ausencia de giberelinas produce plantas enanas. También estimulan la floración, regulan la producción de proteínas en las semillas de cereales, y aceleran la germinación.

Citocininas

Bajo este nombre se agrupan moléculas derivadas de las adeninas que de modo general afectan al desarrollo de la planta. Por ejemplo: la cinetina, zeatina, etcétera. Se producen en los meristemos apicales de la raíz y se extienden por todo el cuerpo de la planta. También se sintetizan en semillas en desarrollo. Se transportan por el xilema desde las raíces al resto de la planta. Las citocininas tienen su máximo pico en el floema en desarrollo.

Tienen muchas funciones relacionadas con la proliferación celular y el retardo del envejecimiento y abscisión. Por ejemplo, cooperan en la dominancia apical, participan en el crecimiento del brote, en el desarrollo del fruto, y retardan el envejecimiento de las flores. En la proliferación celular favorecen el paso de la fase G2 del ciclo celular a la mitosis. Probablemente son las principales responsables del tamaño final de las hojas y de aumentar la densidad de cloroplastos. Sus acciones, como ocurre en general para todas las hormonas, están reguladas por la participación de otras hormonas. Por ejemplo, si en una zona de la planta hay más auxina que citocininas se producirá una raíz, si es menor se producirá un tallo. También, junto con la auxina, participa en la reparación de daños mecánicos en cualquier parte de la planta.

Etileno

Fue la primera molécula a la cual se le asignó un papel en el desarrollo de las plantas, aunque por aquel entonces no se conocían la existencia de hormonas en las plantas. El etileno es un gas producto del metabolismo de la planta y se sintetiza en cualquier parte de la planta bajo estrés celular, y sobre todo en frutos en proceso de maduración. Al ser un gas se mueve por los tejidos por difusión.

Está relacionado con la maduración de los frutos, en concreto participa principalmente en un periodo de maduración denominado climaterio. Pero también estimula la abscisión de las hojas y las flores, favorece la floración, inducción de flores femeninas en algunas plantas dióicas, salida de la dormancia en algunas semillas, producción de mecanismos de defensa de la planta frente a daños o enfermedades.

Ácido abcísico

Esta hormona se sintetiza en las raíces y en las hojas maduras, sobre todo, en respuesta al estrés hídrico. Abunda en las semillas también, bien por ser importado a las semillas o bien porque las sintetizan ellas mismas. Se transporta desde las raíces y hojas por los haces vasculares.

Una de las misiones del ácido abcísico es dar la señal a la planta de que hay carencia de agua. Se produce en las hojas y raíces con escasez de agua. Es el causante, por ejemplo, de que los estomas se cierren para evitar la pérdida de agua. También inhibe el crecimiento de las raíces, aparentemente en respuesta al estrés hídrico.