A detailed microscopic image of a plant stem cross-section, showing various layers of cells. The outermost layer consists of a single layer of rectangular cells. Below this is a thick layer of large, thick-walled cells, likely sclerenchyma or collenchyma. The central part of the stem shows vascular bundles arranged in a ring, each containing xylem and phloem. The overall structure is symmetrical and shows clear cellular organization.

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Tejidos vegetales

PROTECCIÓN

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Diciembre 2020)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs.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	Tejidos vegetales	1
2	Protección	4
3	Imagen; Epidermis	7
4	Imagen; Estomas	8
5	Imagen; Tricomas	11

1 Tejidos vegetales

Cuando hablamos de las características de los tejidos de las plantas tenemos que tener en mente la historia ocurrida hace unos 450 a 500 millones de años, en el paleozoico medio, cuando las plantas conquistaron la tierra. El medio terrestre ofrece ventajas respecto al medio acuático: más horas y más intensidad de luz, y mayor circulación libre de CO₂. Pero a cambio las plantas tienen que solventar nuevas dificultades, casi todas relacionadas con la obtención y retención de agua, con el mantenimiento de un porte erguido en el aire y también con la dispersión de las semillas en medios aéreos. Para ello las plantas se hacen más complejas: agrupan sus células y las especializan para formar tejidos con funciones más complejas que son capaces de hacer frente a estas nuevas dificultades. Atendiendo a razones topográficas, los tejidos se agrupan en sistemas de tejidos (Sachs, 1875), que se usan para resaltar la organización de estos tejidos en estructuras más amplias de la planta. Los sistemas de tejidos se agrupan para formar los órganos.

Todas las células de los tejidos proceden de otras células indiferenciadas que se agrupan formando unas estructuras denominadas meristemas, aunque a veces pueden estar dispersas. Las plantas vasculares producen semillas, dentro de las cuales se forma el embrión, que se desarrolla y crece gracias a la actividad de los tejidos embrionarios o meristemáticos. A medida que la planta se desarrolla, los meristemas se mantienen en algunas partes de la planta y permiten su crecimiento, a veces a lo largo de toda la vida de la planta.

Tradicionalmente los tejidos de las plantas se agrupan en tres sistemas: sistema de protección (epidermis y peridermis), fundamental (parénquima, colénquima y esclerénquima) y vascular (xilema y floema) (Figura 1).

El sistema de protección permite resistir un medio ambiente variable y seco. Está formado por dos tejidos: la epidermis y la peridermis. Las células de estos tejidos se revisten de cutina, suberina y ceras para disminuir la pérdida de agua, y aparecen los estomas en la epidermis para controlar la transpiración y regular el intercambio gaseoso.

El sistema fundamental lleva a cabo funciones metabólicas y de sostén. Una gran proporción de los tejidos vivos de las plantas está representada por el parénquima, el cual realiza diversas funciones, desde la fotosíntesis hasta el almacén de sustancias. Para mantenerse erguidas sobre la tierra y mantener la forma y estructura de muchos órganos las plantas tienen un sistema de sostén representado por dos tejidos: colénquima y otro más especializado denominado esclerénquima. La función de mantener el cuerpo de la planta erecto pasará a los sistemas vasculares en plantas de mayor porte.

Uno de los hechos más relevantes en la evolución de las plantas terrestres es la aparición de un sistema vascular capaz de comunicar todos los órganos del cuerpo de la planta. El sistema vascular está formado por dos tejidos: xilema, que conduce mayormente agua, y floema, que conduce principalmente sustancias orgánicas en solución. Sólo hablamos de verdaderos tejidos conductores en las plantas vasculares.

Los tejidos también se pueden agrupar de otras formas. Por ejemplo, por la diversidad celular que los componen. Así, hay tejidos simples o sencillos que sólo contienen un tipo celular, como los parénquimas, mientras que otros son complejos como los de protección o conductores (Figura 2).

Los tejidos y sistemas de tejidos se agrupan para formar órganos que pueden ser vegetativos, como la raíz (órgano de captación de agua y sales), tallo (órgano para el transporte, sostén y a veces realiza la fotosíntesis) y hoja (órgano que capta la energía solar, realiza la fotosíntesis y es el principal responsable de la regulación hídrica de la planta), o bien reproductivos como la flor y sus derivados, la semilla y el fruto. Los sistemas de tejidos se distribuyen en modelos característicos dependiendo del órgano.

Antes de introducirnos en el estudio de cada uno de los tejidos y órganos tenemos que entender dos estructuras características de las plantas: 1.- Las células de las plantas presentan una estructura denominada pared celular que recubre externamente a su membrana plasmática. Se sintetiza por la propia célula y determina la forma y el tamaño de las células, la textura del tejido y la forma del órgano. Incluso los difer-

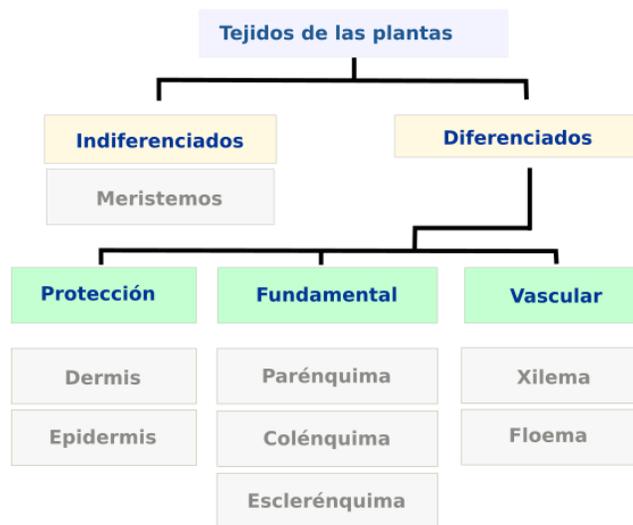


Figura 1: Clasificación tradicional de los tejidos de las plantas.



Figura 2: Clasificación de los tejidos de las plantas según su permanencia, capacidad de división y tipos celulares que los componen.

entes tipos celulares se identifican por la estructura de la pared. La pared celular primaria se deposita mientras la célula está creciendo o dividiéndose. La pared celular secundaria es característica de algunas células especializadas y es mayormente depositada cuando la célula ha detenido su crecimiento. Todas las células de las plantas diferenciadas contienen lamina media y pared celular primaria más o menos gruesa pero sólo

unos pocos tipos celulares tienen además pared celular secundaria.

2.- A partir del estado embrionario las plantas se desarrollan y crecen gracias a la actividad de los meristemos. El primer crecimiento de todas las plantas, y único en algunos grupos, es el crecimiento en longitud. Éste se denomina crecimiento primario, y corre

a cargo de la actividad de un grupo de células meristemáticas que se sitúan en los ápices de los tallos y raíces, así como en la base de los entrenudos. Estos grupos de células constituyen los meristemos primarios. Además, algunos grupos de plantas también pue-

den crecer en grosor, un tipo de crecimiento denominado crecimiento secundario, y lo hacen gracias a la actividad de otro tipo de meristemos denominados meristemos secundarios.

2 Protección

Los tejidos de protección forman la parte más externa de los órganos de las plantas y se encuentran en contacto con el medio ambiente. Los tejidos de protección típicos son la epidermis y peridermis, dependiendo de si la planta tiene crecimiento primario o secundario, respectivamente. También se incluyen como protectores a la hipodermis, tejido que aparece en algunas plantas justo debajo de la epidermis de las partes aéreas, y a la endodermis, localizada internamente en la raíz protegiendo a los vasos conductores.

1. Epidermis

Es la capa celular más externa de las plantas y se acepta que no existe en la caliptra de la raíz y que no está diferenciada en los meristemos apicales. Además, desaparece de aquellos órganos con crecimiento secundario, donde es sustituida como tejido de protección por la peridermis (ver más abajo). En las plantas que tienen crecimiento primario se mantiene a lo largo de toda la vida de la planta, excepto en algunas monocotiledóneas que la cambian por una especie de peridermo. En los tallos se origina a partir de la capa más externa del meristemo apical, o protodermis, mientras que en las raíces se origina desde las células que forman la caliptra o desde las capas más externas de la corteza parenquimática (este origen diferente hace que algunos autores denominen a la epidermis de la raíz como rizodermis). Durante el desarrollo embrionario, la superficie del embrión está formada por una capa indiferenciada denominada protodermo que se diferenciará a protodermis y ésta a la primera epidermis de la planta.

La epidermis constituye el tejido de protección de tallos, hojas, raíces, flores, frutos y semillas. Esta protección es doble, frente a patógenos y frente a daños mecánicos. Otras funciones de la epidermis trascendentales para la vida de la planta son la regulación de la transpiración, el intercambio de gases, almacenamiento, secreción, repele herbívoros, atrae insectos polinizadores, absorción de agua en las raíces, mantiene la integridad física de los órganos de la planta, protege frente a radiación solar, etcétera.

La epidermis está formada comúnmente por una

sola fila de células, salvo algunas excepciones donde se aprecian disposiciones estratificadas, como es el caso de las raíces aéreas, plantas xerófitas, y en algunas hojas como las de las adelfas o los ficus. La epidermis estratificada se denomina multiseriada, múltiple, o velamen (Figura 1) cuando es en la raíz. En estas epidermis multiseriadas las capas superficiales actúan como una epidermis típica, con paredes gruesas y con una cutícula en su superficie libre, mientras que las capas profundas pueden actuar como almacén de agua.

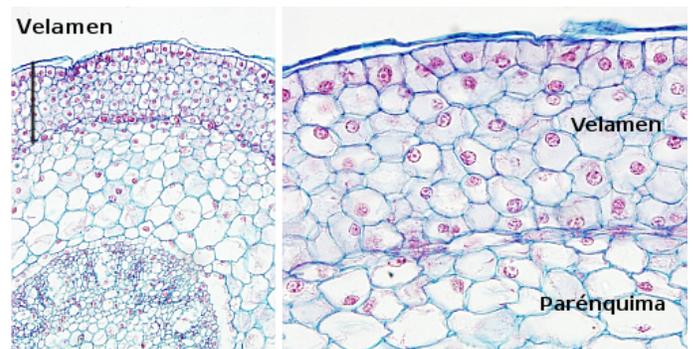


Figura 3: Epidermis multiseriada, velamen, de la raíz aérea de una orquídea.

La epidermis está formada por diferentes tipos de células: células epidérmicas propiamente dichas o pavimentosas, células buliformes, células glandulares, células secretoras, células que componen los estomas, etcétera. Algunos tipos celulares aparecen sólo en algunas zonas de la planta como en los pétalos donde tienen pigmentos y esencias volátiles o en las de la papila del estigma donde están relacionadas con la recepción de los granos de polen.

Las células epidérmicas propiamente dichas son las más abundantes y menos especializadas, y se disponen unidas muy estrechamente, sin dejar espacios intercelulares. Tienen forma y tamaño muy variados que se suelen adaptar a la forma de la estructura que recubren. Por ejemplo, son alargadas en el tallo. En las plantas dicotiledóneas poseen paredes celulares con formas sinuosas, mientras que en monocotiledóneas suelen ser más rectas. Normalmente no tienen cloroplastos, sino plastos no clorofílicos, presentan una gran vacuola, tienen desarrollado el retículo endoplasmático y el aparato de Golgi y, por lo general, su pared celular es primaria aunque de grosor variable. Pocas veces presentan pared celular secundaria,

como es el caso de las semillas, y también es poco frecuente la lignificación de las paredes secundarias, como ocurre en algunas hojas de gimnospermas. Suelen presentar en sus paredes tangenciales e internas campos de poros primarios y plasmodesmos.

Las células epidérmicas de las partes aéreas de la planta se caracterizan por sintetizar y secretar en sus superficies libres una sustancia lipídica impermeable denominada cutina, que junto con otras moléculas, se deposita en la parte externa de la pared celular para formar una capa continua llamada cutícula. La cutícula impide la pérdida de agua y la entrada de patógenos. El grosor de la cutícula varía dependiendo de la función y localización celular. A veces sobre la cutícula se depositan otras sustancias lipídicas como algunos tipos de ceras que pueden cristalizar o estar disueltas en forma de aceites. Todo esto hace que la célula sea asimétrica con una parte externa y otra interna diferentes. A veces, en la pared libre de la célula epidérmica hay unos canales, denominados ectodesmos, que permiten la comunicación del citoplasma con la cutícula y que permiten la secreción de sustancias al exterior. En la epidermis de la raíz, así como en la de los pelos radiculares, en vez de la cutina, la sustancia secretada es la suberina.

Entre las células epidérmicas propiamente dichas existen otros tipos celulares que en ocasiones pueden usarse como carácter taxonómico. Así, algunas células epidérmicas se especializan en almacenar agua, como hacen las células buliformes de las hojas de las gramíneas y otras monocotiledóneas. Estas células se caracterizan por ser mucho mayores que el resto de las células epidérmicas, por no contener cloroplastos, por poseer una gran vacuola con un alto contenido en agua y por su escasa cutícula. Parece que intervienen en el mecanismo de pliegue y despliegue de las hojas por hidratación. Se localizan en hileras paralelas a los vasos conductores o en grupos en las zonas de plegamiento de las hojas.

En la epidermis se encuentran los estomas. Las células oclusivas de los estomas son células epidérmicas especializadas que se organizan para dejar un poro u ostiolo entre ellas a través del cual se pone en contacto el medio interno de la planta con el exterior. Existe una cámara de aire bajo el ostiolo

denominada cámara subestomática. Ambas estructuras, junto con las células oclusivas, forman lo que típicamente se denomina complejo estomático. Las células oclusivas tienen forma arriñonada o de palillo de tambor, presentan cloroplastos y una pared celular engrosada de manera no uniforme que posibilita que los cambios de turgencia puedan variar su morfología y de este modo aumentar o disminuir el diámetro del ostiolo.

Los tricomas o pelos también son células epidérmicas especializadas formadas a partir de células epidérmicas. Pueden ser de protección o glandulares, y a veces se usan como carácter taxonómico, es decir, sirven para clasificar especies. Los tricomas de protección pueden ser unicelulares o pluricelulares, y son especialmente abundantes en estructuras jóvenes de la planta, de las cuales pueden desaparecer cuando se hacen adultas.

Funcionalmente, los tricomas son prolongaciones epidérmicas que realizan numerosas funciones como evitar herbívoros, guiar a los polinizadores, controlar la temperatura y desecación de las hojas, o proteger frente a un exceso de luz. La mayoría de los tricomas están formados por células vivas, aunque se pueden presentar con todas sus células muertas. Las plantas que tienen muchos tricomas se denominan pubescentes.

En la epidermis de la raíz están los denominados pelos radicales, los cuales sirven para absorber agua y sales minerales. Los pelos radicales son células epidérmicas modificadas que crecen a modo de columna perpendicularmente a la superficie de la raíz. En ellos se encuentran también numerosos microorganismos simbiotes tales como las bacterias fijadoras de nitrógeno. Los pelos radicales aparecen en la zona de maduración de la raíz y se diferencian a partir de células epidérmicas indiferenciadas denominadas tricoblastos. Su patrón (número y distribución) es característico de especie, aunque también depende de las condiciones del suelo. Los tricomas tienen un origen diferente a los pelos absorbentes de la raíz, es decir, el juego de genes que se activa en cada caso es diferente.

2. Peridermis

Es un tejido de protección que sustituye a la epidermis como tejido protector en los tallos y raíces que tienen crecimiento secundario, normalmente durante el primer año con crecimiento secundario. Sin embargo, algunas plantas no suelen desarrollar la peridermis hasta varios años después de comenzar con el crecimiento secundario. La peridermis no suele aparecer en hojas ni en frutos. Su aparición aísla a la epidermis del parénquima cortical y provoca la muerte de las células epidérmicas y su descamación a medida que la raíz o tallo crecen en grosor.

La peridermis se produce por la actividad del cámbium suberoso o felógeno, un meristemo secundario y lateral que se puede originar varias veces a lo largo de la vida de la planta. Durante el primer año de crecimiento secundario se forma a partir de la desdiferenciación de las células parenquimáticas o colenquimáticas que se encuentran debajo de la epidermis, pero en algunas ocasiones también de células epidérmicas o floema primario, con lo que se puede formar un meristemo continuo o discontinuo. El primer cámbium suberoso puede durar varios años dependiendo de la especie (en el manzano, por ejemplo, más de 20 años). Más tardíamente, a veces tras varios años, el felógeno se origina en zonas más profundas a partir de células parenquimáticas del floema secundario. En las raíces el felógeno se forma a partir del periciclo. Las células de felógeno se dividen periclinalmente (ver figura) dando lugar a filas de células que se distribuyen de manera desigual hacia el interior y hacia la superficie del órgano de la planta. Las capas más externas son más numerosas y sus células se su-

berifican, algunas lignifican, y luego mueren formando el súber o corcho. Hacia dentro las células están vivas en una disposición apilada formando la felodermis, y aunque su forma se parece a la de las células parenquimáticas corticales, se distinguen de ellas porque se disponen en forma de hileras radiales.

Durante el crecimiento de la raíz o del tallo, en el segundo año de crecimiento secundario o posteriores se forma nuevo cámbium suberoso más internamente. Entonces, la parte externa, que puede incluir floema secundario, células parenquimáticas y la peridermis antigua, se convierte en lo que se denomina ritidoma, que es la corteza que se va desprendiendo de los árboles durante su crecimiento.

La peridermis es una capa impermeable, sobre todo el súber o corcho, al intercambio de gases entre los tejidos superficiales del tronco y raíz con el aire. Este obstáculo puede salvarse con la presencia de unas estructuras llamadas lenticelas, que permiten el intercambio de gases entre los tejidos internos del tallo y raíz y el medio ambiente. Se presentan como zonas lenticulares o circulares que sobresalen en la superficie, con un poro debajo del cual se encuentra el tejido de la lenticela, que no es más que células parenquimáticas de paredes finas y que dejan entre ellas espacios intercelulares más o menos amplios. Las lenticelas se producen con la formación de la primera peridermis y son zonas donde el cámbium suberoso es más activo y deja más espacios intercelulares en los tejidos que produce. A medida que aumenta el grosor del tallo o raíz se forman nuevas lenticelas.

3 Imagen; Epidermis

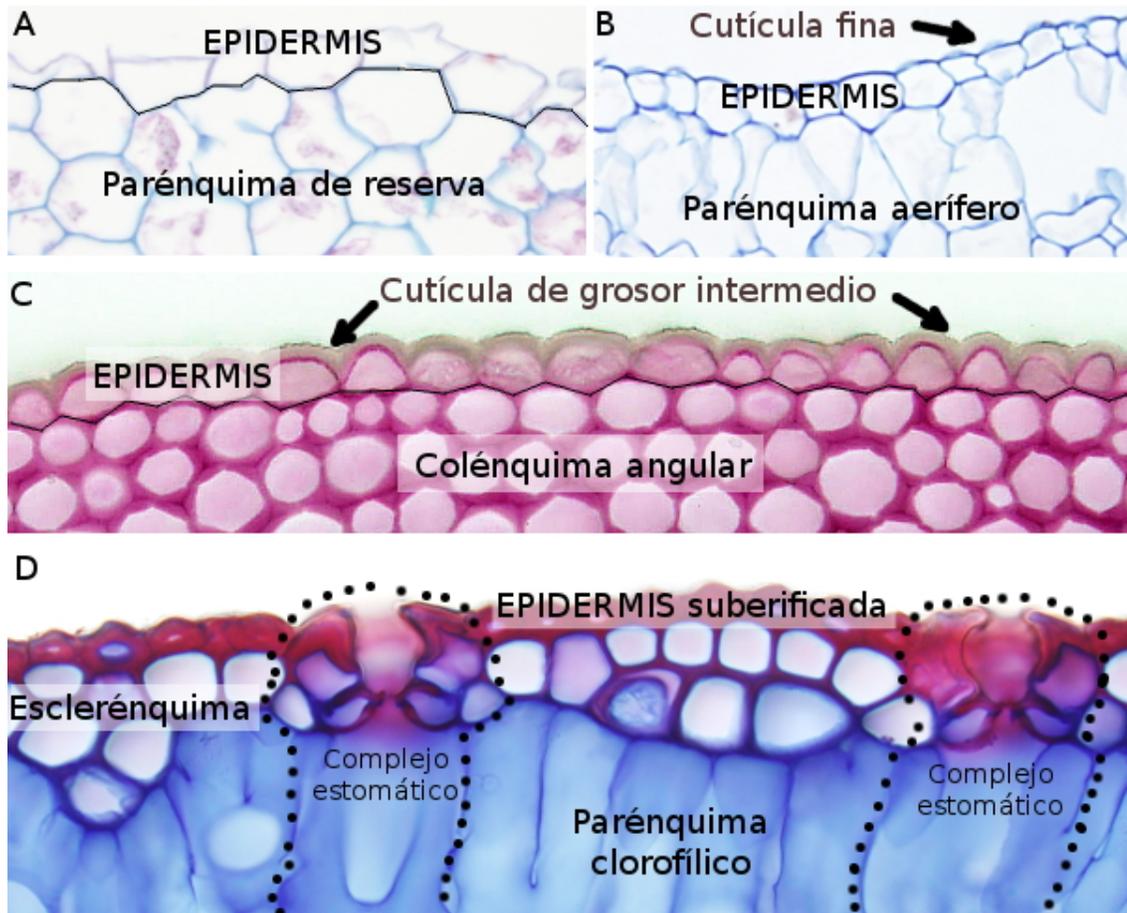


Figura 4: A) Órgano: raíz, epidermis sin cutícula. Especie: botón de oro (*Ranunculus repens*). Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcian. B) Órgano: tallo, epidermis con cutícula fina. Especie: patata (*Solanum nigra*). Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcian. C) Órgano: tallo, epidermis con cutícula de grosor intermedio. Especie: equiseto (*Equisetum spp.*). Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcian. D) Órgano: hoja, epidermis suberificada con cutícula. Especie: pino (*Pinus spp.*). Técnica: corte en vibratomo teñido con safranina / azul alcian.

En la mayor parte de los casos la epidermis está formada por una única capa de células densamente empaquetadas que proporcionan a la planta una gran

protección mecánica y evitan la pérdida de agua. La pared celular primaria de las células epidérmicas está recubierta en su cara tangencial externa por una cutícula que disminuye la pérdida de agua y que está formada mayormente por cutina y por ceras, sustancias de naturaleza lipídica que son sintetizadas y secretadas por la propia célula. Hay epidermis que no poseen cutícula, como se observa en las zonas de absorción de las raíces. En otros casos son muy finas como en el tallo de las solanáceas (por ejemplo, la patata), de grosor intermedio tenemos el ejemplo del tallo de la malva, o gruesas y muy gruesas como en la epidermis de la hoja de pino. En este último caso las células epidérmicas muestran pared celular secundaria suberificada.

4 Imagen; Estomas

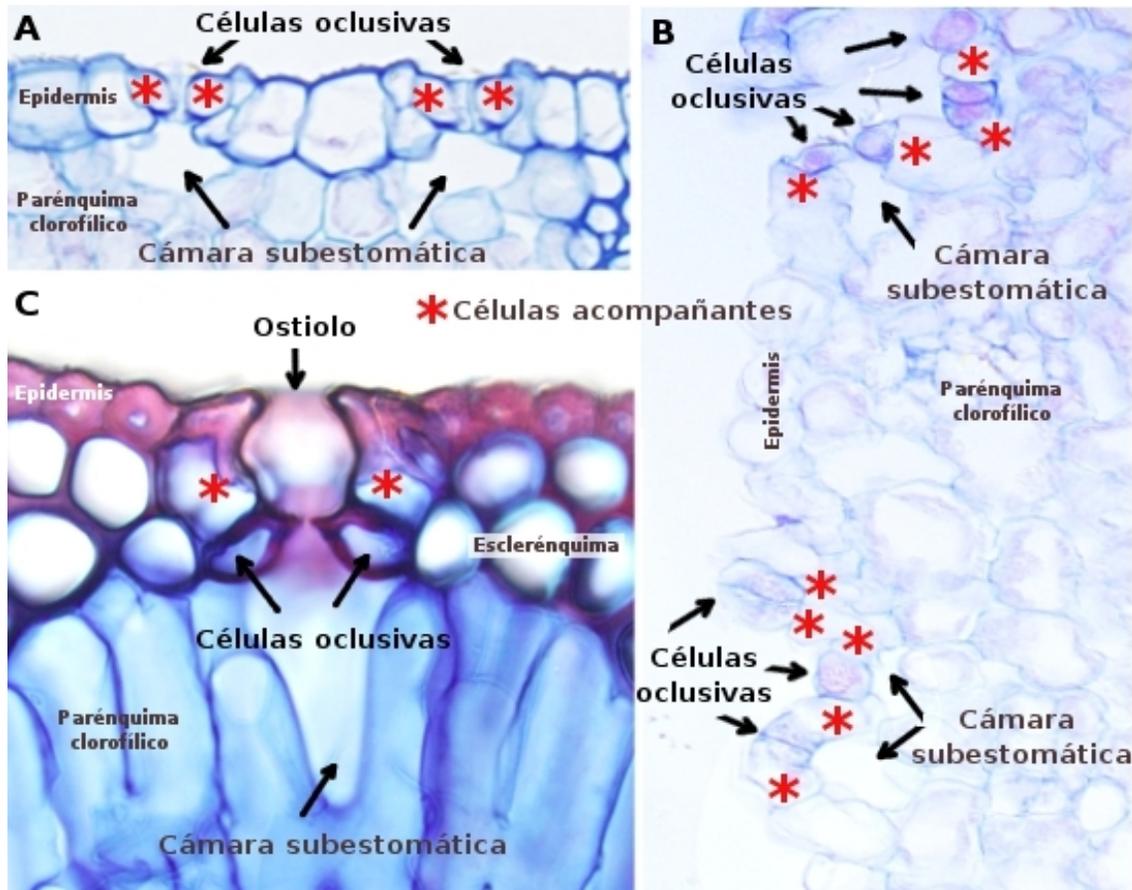


Figura 5: A) Órgano: hoja, estomas. Especie: (). Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcian. B) Órgano: hoja, estomas. Especie: kiwi (*Actinidia deliciosa*). Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcian. C) Órgano: hoja, estomas. Especie: pino (*Pinus spp.*). Técnica: corte en vibratomo teñido con safranina / azul alcian.

Los estomas son las estructuras de la parte aérea de las plantas que se encargan del intercambio gaseoso e hídrico con la atmósfera. Están formados por las células oclusivas, bajo las cuales se encuentra una cavidad denominada cámara subestomática. Las células oclusivas de los estomas se encuentran diseminadas entre las células epidérmicas, pudiendo situarse al mismo nivel que ellas (imagen A), pero también pueden sobresalir (imagen B) o quedar algo hundidas (imagen C). En este último caso incluso pueden encontrarse en invaginaciones de la epidermis denominadas criptas estomáticas. En la mayor parte de

los casos las células oclusivas están rodeadas por un número variable de células anexas denominadas células acompañantes. Ambos tipos de células se diferencian entre sí por su diferente morfología y tamaño, además de por los engrosamientos desiguales de sus paredes celulares. Cuando las células oclusivas se separan dejan un orificio entre ellas denominado ostiolo (Figura 1) que comunica el medio externo con el interno de la planta, siendo éste último en primer lugar la cavidad subestomática. El conjunto del estoma y sus células anexas forma el complejo estomático.

La cantidad y disposición de estomas en las hojas depende de la especie de planta y de las condiciones en que se encuentre dicha hoja. Los estomas suelen aparecer sobre todo en la cara abaxial de la hoja, la no expuesta al Sol. Pero, por ejemplo, en las hojas de plantas acuáticas que flotan en la superficie del agua, los estomas están en la cara adaxial o superior, mien-

tras que las hojas sumergidas completamente pueden carecer de estomas. El número de estomas también varía. Por ejemplo, son más abundantes en las plantas xerófitas, adaptadas a ambientes secos, puesto que esto permite un intenso intercambio de gases en los cortos periodos de humedad. La disposición de los es-

tomas en la epidermis es aparentemente al azar en las hojas de plantas dicotiledóneas, mientras que en las hojas de monocotiledóneas se organizan en hileras paralelas al eje mayor de la planta.

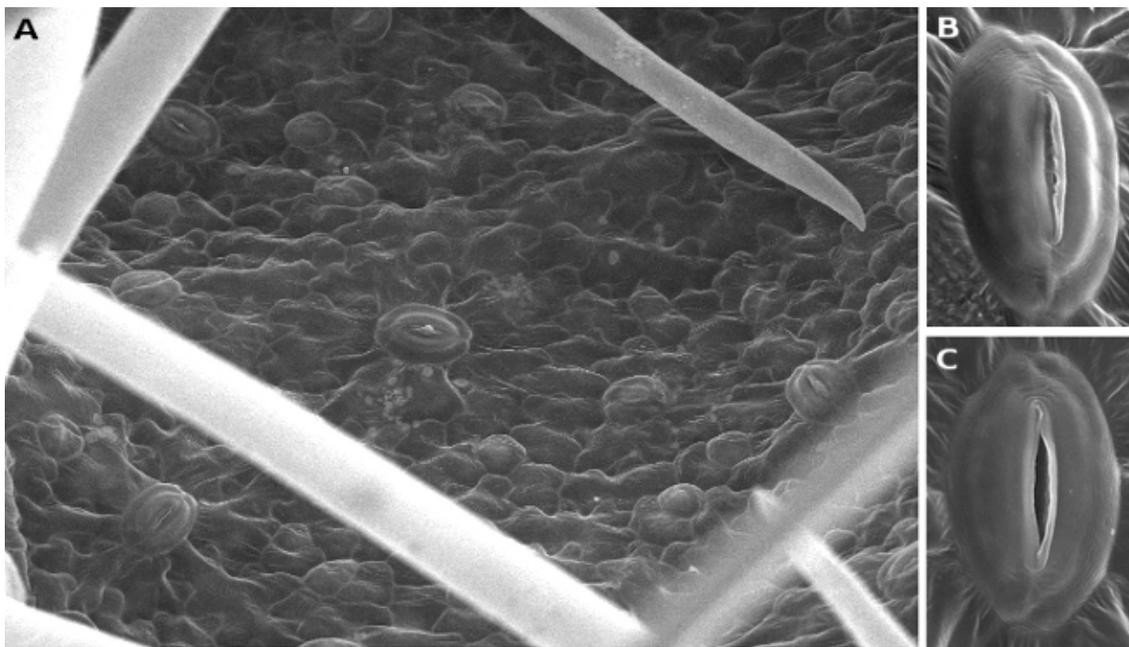


Figura 6: Imágenes obtenidas con un microscopio electrónico de barrido de la superficie de una hoja de kiwi. Los estomas son claramente visibles destacando sobre las células epidérmicas (A). Las células oclusivas, dependiendo de la turgencia, pueden tener sus paredes celulares juntas, estoma cerrado (B), o separadas, estomas abiertos (C). (Fotos cedidas por Xurxo Gago Mariño. Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo, Facultad de Biología, Universidad de Vigo).

5 Imagen; Tricomas

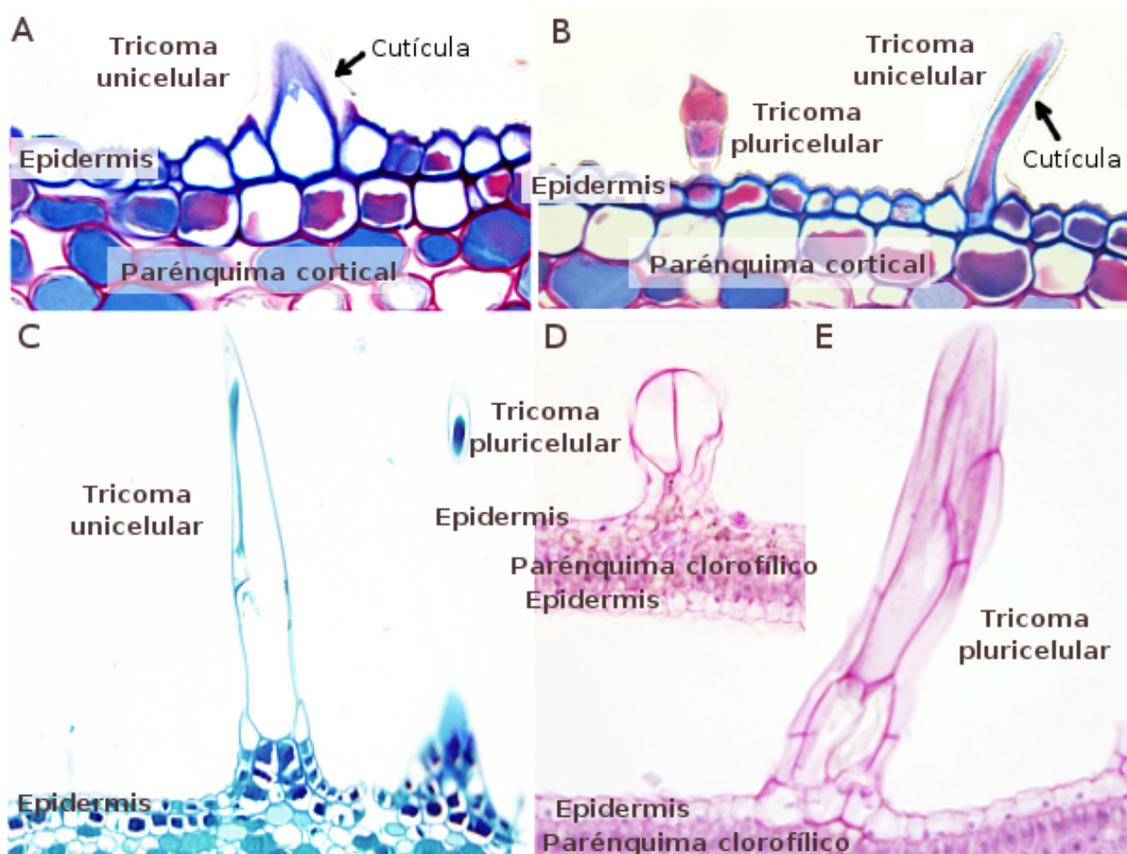


Figura 7: a) Órgano: tallo tricoma papilar unicelular. Especie: malva (*Malva silvestris*). Técnica: corte en parafina teñidos con safranina / azul alcian. b) Órgano: tallo, tricoma pluricelular y unicelular alargado. Especie: malva (*Malva silvestris*). Técnica: corte en parafina teñidos con safranina / azul alcian. c) Órgano: tallo, tricoma unicelular alargado. Especie: malva (*Malva silvestris*). Técnica: corte en parafina teñidos con azul de toluidina. d) Órgano: hoja, tricoma pluricelular. Especie: kiwi (*Actinia deliciosa*). Técnica: corte en parafina teñidos con hematoxilina-eosina. e) Órgano: hoja, tricoma pluricelular. Especie: kiwi (*Actinia deliciosa*). Técnica: corte en parafina teñidos con hematoxilina-eosina.

Aunque una superficie epidérmica lisa nos la podemos encontrar en muchas plantas, otras muchas especies presentan un gran desarrollo de pelos o tricomas sobre ella. Hay una amplia variedad de tricomas pero se clasifican en dos grandes grupos: los protectores y los glandulares. Ambos derivan de células epidérmicas que se pueden alargar formando tricomas unicelulares o bien se dividen por mitosis para formar tricomas pluricelulares. En las imágenes de arriba podemos observar diversos tipos de pelos protectores que pueden ser unicelulares o pluricelulares,

ambos formas diversas: papilares (A), alargados (B, C y E), estrellados, ramificados, etcétera (ver también Figuras 1 y 2). Pueden estar formados por células vivas o muertas, y por lo general presentan cutícula.

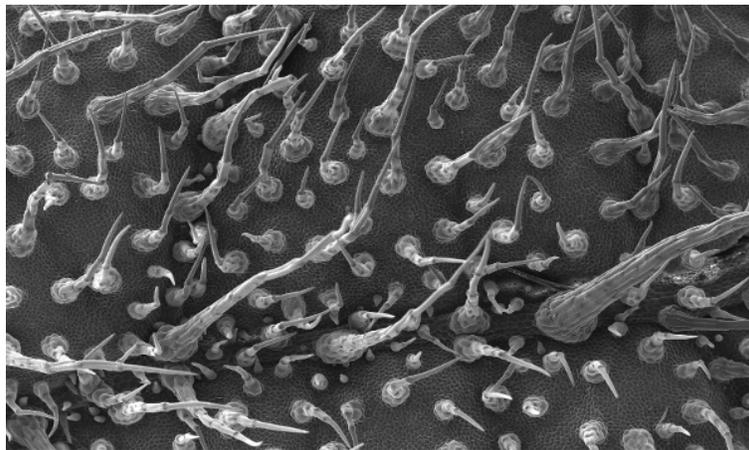


Figura 8: Imagen obtenida con un microscopio electrónico de barrido de la superficie de una hoja de kiwi. Los tricomas son de diferente tamaño pero todos son multicelulares. (Foto cedida por Xurxo Gago Mariño. Dpt. Biología Vegetal y Ciencias del Suelo, Facultad de Biología, Universidad de Vigo).

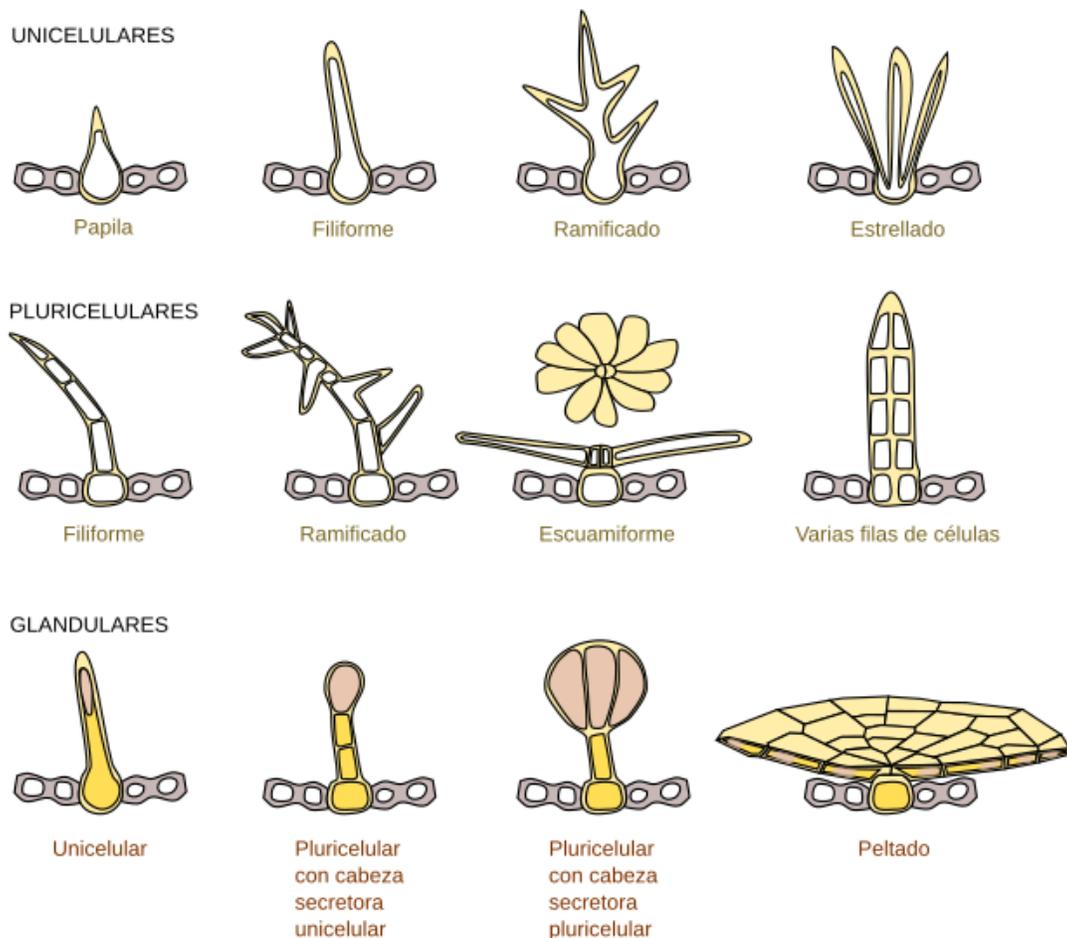


Figura 9: Ejemplos de distintos tipos de tricomas, incluidos algunos tipos glandulares.