

The background of the cover is a microscopic image of plant tissue, likely a stem or root tip, stained with a light blue dye. The image shows a dense arrangement of cells, with a prominent central region where cells are smaller and more densely packed, characteristic of a meristem. The overall appearance is that of a cross-section of a young plant part.

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Tejidos vegetales

MERISTEMOS

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Septiembre 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	Meristemas	4
3	Imagen; Meristemo primario apical	8
4	Imagen; Meristemo apical radicular	11
5	Imagen; Cámbium vascular	15
6	Imagen; Cámbium suberoso	21

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 meristemos, 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 meristemos 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-

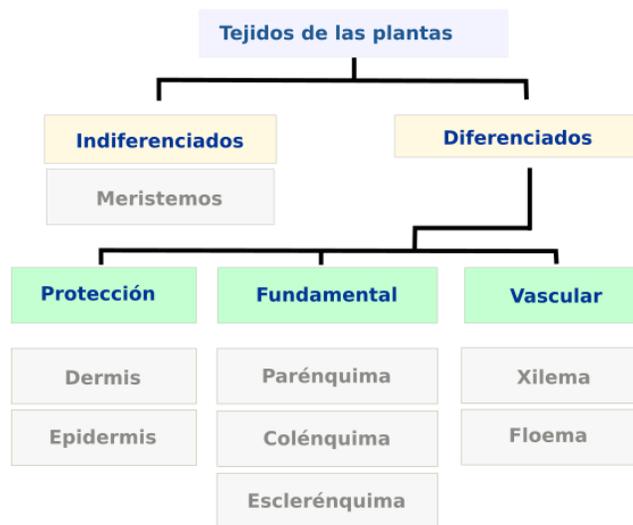


Figura 1: Clasificación tradicional de los tejidos de las plantas.

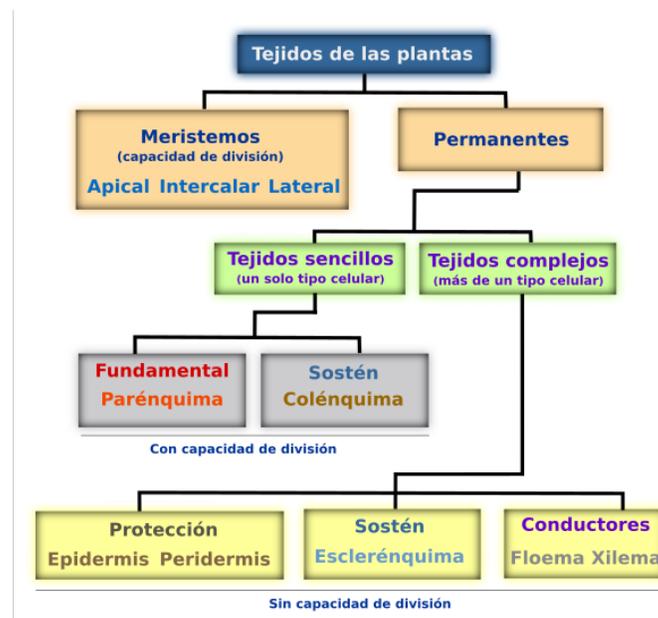


Figura 2: Clasificación de los tejidos de las plantas según su permanencia, capacidad de división y tipos celulares que los componen.

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 Meristemos

1. Introducción

En el estado de embrión prácticamente todas las células de una planta pueden dividirse y diferenciarse en células funcionales. A medida que la planta se desarrolla quedan grupos de células indiferenciadas en diferentes localizaciones de su cuerpo que retienen esta capacidad proliferativa y de posterior diferenciación. En algunas ocasiones, sin embargo, se forman grupos de células con estas características por desdiferenciación a partir de células ya diferenciadas. Los meristemos son grupos de células indiferenciadas responsables del crecimiento permanente de las plantas debido a que tienen una alta capacidad de división celular y posterior pueden diferenciarse en una gran variedad de tipos celulares. No todas las células que se están dividiendo en un meristemo se diferencian en células funcionales, sino que algunas permanecen en estado indiferenciado tras la división mitótica, siendo éstas las que mantendrán al propio meristemo a lo largo de la vida de la planta. Los meristemos proveen de un ambiente tanto para la diferenciación como para el mantenimiento de células indiferenciadas.

Los meristemos pueden ser permanentes y ser funcionales a lo largo de la vida de la planta, como ocurre con los apicales, el cámbium vascular o el felógeno. Otros son pasajeros y actúan durante un periodo corto de vida como los que producen las hojas, las flores, o los peciolos. También hay algunos que se pueden generar mucho después de la germinación.

Las células meristemáticas presentan las características citológicas de las células indiferenciadas. Son pequeñas, isodiamétricas y tienen una pared celular primaria delgada. Su citoplasma contiene características propias, como abundantes ribosomas, un retículo endoplasmático rugoso escaso, el complejo de Golgi muy desarrollado para fabricar los componentes de la pared celular, numerosos proplastidios, una cantidad variable de pequeñas vacuolas y un citoplasma desprovisto de inclusiones. El núcleo, con mucha cromatina condensada, es grande y se sitúa en posición central. Las células meristemáticas son células totipotentes, se dividen por mitosis y posteriormente se diferencian para originar el espectro entero de tipos

celulares de una planta adulta. Las plantas crecen por la producción de nuevas células, pero también por el crecimiento en tamaño de estas nuevas células debido a la incorporación de agua en sus vacuolas. En general, las células meristemáticas están densamente empaquetadas, sin dejar espacios intercelulares.

Prácticamente todos los meristemos están formados por un nicho con células madres rodeado por células progenitoras que se dividen. En las plantas la diferenciación de las células meristemáticas está determinada por la posición y las señales que hay en cada lugar. Aunque hay una determinación por linaje celular, la posición de la célula en el meristemo es una señal más fuerte que domina su diferenciación, es decir, en qué célula funcional se va a convertir.

La clasificación de los meristemos se realiza en base a su posición en el cuerpo de la planta y al momento en que aparecen durante el desarrollo (Figura 3).

2. Meristemos primarios

Los meristemos primarios se originan en el embrión y son los responsables del crecimiento en longitud de la planta. Por ello a los tejidos derivados directamente de ellos también se les llama tejidos primarios. Este crecimiento en longitud se debe a que sus células se dividen sobre todo por tabicación anticlinal (ver figura). Dentro de los meristemos primarios tenemos a los meristemos apicales que se sitúan en el ápice del tallo (Figura 4) y en el de la raíz principal. Estos meristemos se denominan meristemos apicales caulinares y meristemos apicales radicales, respectivamente. Del meristemo apical del tallo derivan las yemas axilares, de las cuales surgirán las ramas que llevarán en sus extremos en crecimiento meristemos apicales similares al caulinar original. Sin embargo, los meristemos apicales de las raíces laterales derivan de la endodermis de la raíz. Los meristemos apicales del tallo están protegidos por los primordios foliares, mientras que los radicales lo están por la cofia o caliptra. El número de células en un meristemo apical, caulinar o radical, se mantiene relativamente constante a lo largo del tiempo puesto que hay un equilibrio entre las células producidas y las diferenciadas. En el meristemo apical caulinar, la zona central y el centro organizador forman el nicho de este meristemo. Mientras que en el meristemo radicular las

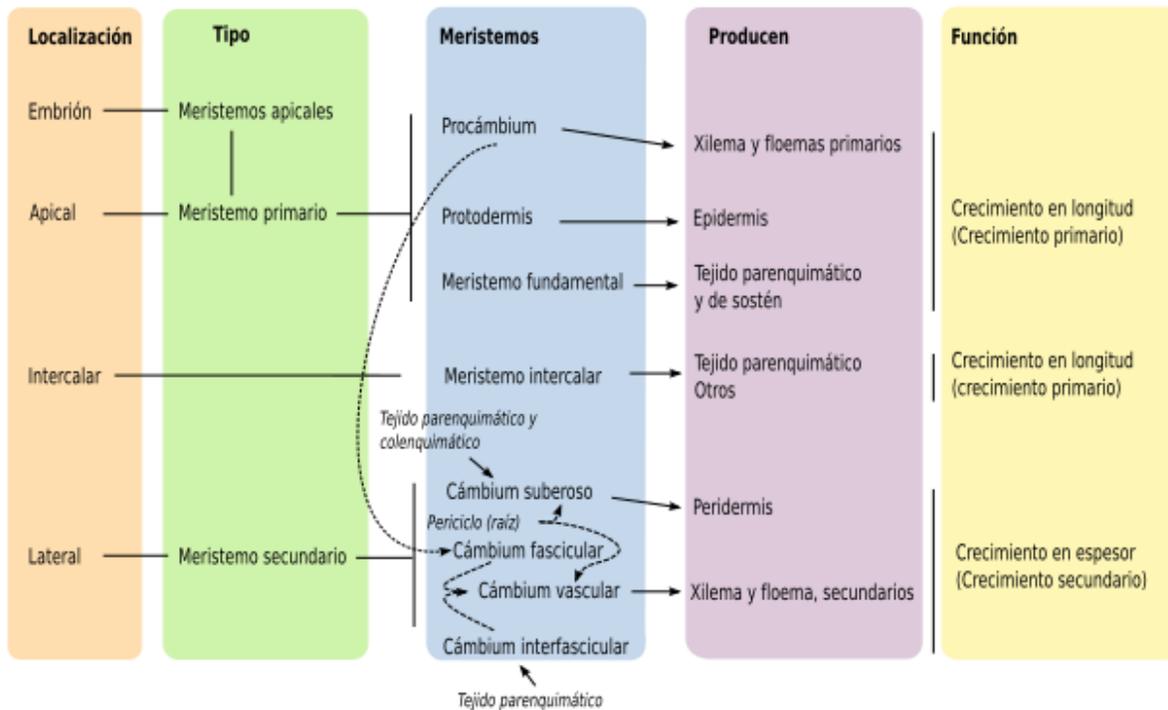


Figura 3: Clasificación de los meristemos de las plantas.

células troncales forman una capa unicelular alrededor del centro quiescente. Aquí, el nicho lo forman las células del centro quiescente. A partir de cada meristemo apical se formarán la protodermis, que origina la epidermis, el procámbium que dará los tejidos conductores primarios (xilema y floema primarios), y el meristemo fundamental, que dará lugar al resto de los tejidos de la planta.

La ausencia de movimiento celular en las plantas permite predecir en qué se va a convertir cada célula meristemática según la posición que ocupen en el meristemo. En los meristemos apicales, a medida que la zona central indiferenciada produce nuevas células, éstas se van alejando y entrando en la zona de influencia de otras moléculas que inician su diferenciación. La separación se va produciendo por división celular continuada.

En las plantas monocotiledóneas la mayor parte del crecimiento en longitud del tallo no depende tanto de los meristemos apicales, sino que es responsabilidad de los meristemos intercalares. Como su nombre indica, los meristemos intercalares se encuentran in-

tercalados entre los tejidos no meristemáticos. Los mejor conocidos son aquellos localizados en los entrenudos (principalmente próximos la base del entrenudo) y en la vaina de las hojas. Cerca del meristemo caulinar apical los nodos están muy próximos pero irán distanciándose durante el desarrollo. En las dicotiledóneas el distanciamiento de los entrenudos es mayoritariamente por elongación celular.

3. Meristemos secundarios

En aquellas plantas que crecen en diámetro, es decir, tienen crecimiento secundario, presentan otro tipo de meristemos denominados meristemos secundarios (Figura 3), también llamados meristemos laterales, los cuales aparecen más tardíamente en el crecimiento de la planta y son los responsables de la formación de la madera. Éstos son responsables del aumento de diámetro de tallos y raíces y sus células se dividen según planos periclinales. Estos meristemos son típicos de gimnospermas y dicotiledóneas. No aparecen en la mayoría de las pteridofitas y monocotiledóneas, ni en determinados órganos como las hojas. Hay dos tipos de meristemos laterales: el

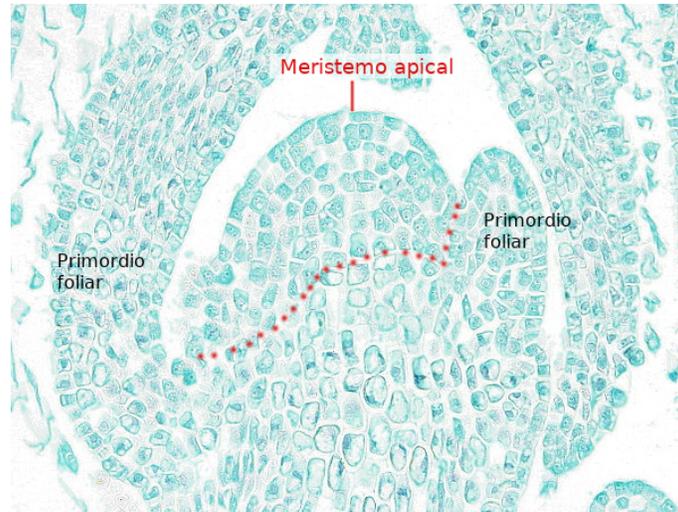


Figura 4: Meristemo apical caulinar.

cámbium vascular, que origina los tejidos conductores secundarios (xilema y floema secundarios), y el cámbium suberoso o felógeno, que origina la peridermis. Ambos meristemos se disponen como un cilindro continuo, a veces incompleto, a lo largo del tallo o de la raíz. El primero se localiza entre el xilema secundario y el floema secundario y el segundo entre la felodermis y el súber. El cámbium vascular en los tallos procede de la unión del cámbium fascicular, derivado del procámbium, más el cámbium interfascicular, que se origina principalmente del parénquima. En las raíces el cámbium vascular se genera a partir del procámbium que hay entre el xilema y el floema primario, así como del periciclo que rodea las crestas o costillas de xilema primario. Ambos meristemos se unirán para formar el cámbium vascular de las raíces. A ambos lados del cámbium vascular se generan unas capas de células indiferenciadas denominadas zonas cambiales. En las plantas monocotiledóneas todas las células del procámbium se convierten en xilema y floema, y no queda ninguna para convertirse en cámbium vascular que produzca crecimiento secundario.

4. Otros meristemos

Existen además dos meristemos adicionales relacionados con el sistema vascular: el meristemo provascular y el preprocámbium. El tejido provascular es un tejido embrionario que se sitúa en el futuro cilindro

vascular. Aunque este tejido no dará directamente al xilema o al floema, sí que produce los precursores de las células que darán tanto al xilema y como al floema, es decir, dará lugar al procámbium. Las células del preprocámbium se encuentran en las hojas y son aquellas células que no se distinguen del tejido fundamental pero que son precursoras del procámbium. En las hojas las células del preprocámbium son reclutadas de una población subepidérmica de los primordios foliares. Estas células también se diferenciarán en parénquima.

Pueden surgir meristemos a partir de la dediferenciación de células como las parenquimáticas, colenquimáticas o células de la endodermis de la raíz. Por ejemplo, ya hemos visto que el cámbium vascular se forma a partir del cámbium fascicular y del cámbium interfascicular, y que el cámbium interfascicular se forma a partir de células parenquimáticas. Hay otros ejemplos de dediferenciación. Así, todos los tipos celulares, meristemos incluidos, de las raíces laterales se forman a partir de la dediferenciación de células de la endodermis. En los primordios de las hojas, las células del procámbium emergen del preprocámbium, generado a partir de tejido fundamental de unas capas celulares subepidérmicas. Estas células iniciales de la hoja se generan por la acción de la auxina a alta concentración. Se organizan en cadenas para formar los nervios de las hojas. Estos nervios no se generan por crecimiento o proliferación en longitud sino

por adición de incorporación de nuevas células procambiales. Esto parece producirse por el denominado efecto de canalización de la auxina. Las células, para ser procámbium necesitan una alta concentración de auxina, y una vez diferenciadas parecen canalizar mejor la auxina a su vecina, por lo que ésta también se diferencia en procámbium, y así sucesivamente.

En las monocotiledóneas el crecimiento secundario se perdió durante la evolución, en todas ellas. Esto pudo ser debido a que todo el procámbium, que da lugar a los haces vasculares, se convierte en tejido y no queda meristemo. El crecimiento en grosor de los tallos se debe a crecimiento del tamaño de las células. Sin embargo, las palmeras y otras monocotiledóneas arborescentes (algunas asparagales) pueden tener tallos muy gruesos debido a un incremento en el número de células parenquimáticas y a la adición de nuevos haces vasculares en zonas alejadas del ápice del tallo.

Este tipo de crecimiento se denomina a veces crecimiento anómalo y se produce por un meristemo nuevo denominado meristemos de crecimiento periférico. En las palmeras, este meristemo se encuentra externamente a los haces vasculares y se denomina meristemo de engrosamiento secundario. Este meristemo da hacia fuera células parenquimáticas y hacia dentro células parenquimáticas y células vasculares. En algunas monocotiledóneas, el meristemo periférico se extiende hacia la raíz en forma de un cilindro formado por cada vez menos células tomando aspecto de cámbium vascular. La actividad de este cilindro formará un tejido extraño similar a un tejido secundario. Este tejido sólo se produce cuando esa parte del tallo ha dejado de crecer en longitud. Curiosamente este meristemo produce la mayor parte de su tejido hacia adentro.

3 Imagen; Meristemo primario apical

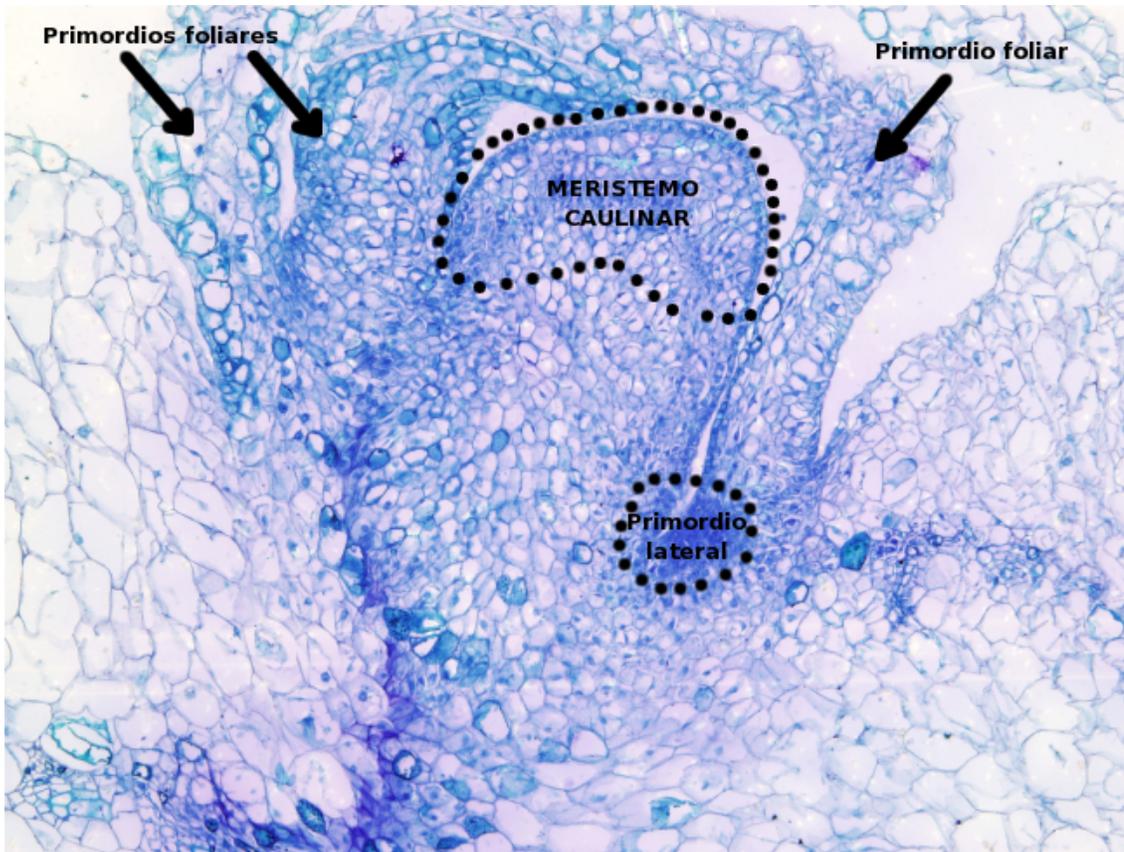


Figura 5: Órgano: tallo, meristemo apical caulinar. Especie: vid. (*Vitis vinifera*). Técnica: corte en parafina y tinción con azul de metileno (Imagen cedida por Xurxo Gago).

El meristemo apical caulinar da lugar a todas las partes aéreas de la planta y está formado por células que tienen una gran capacidad de división, aunque la velocidad a la que esto ocurre depende de las condiciones ambientales. Por ejemplo, puede seguir ritmos circadianos. Al igual que en el meristemo de la raíz, la tabicación de las células en división sigue planos perpendiculares al eje longitudinal del tallo, es decir, la tabicación es anticlinal. Este meristemo es más complejo que el apical radicular puesto que tiene que dar lugar, además de a los tejidos primarios del tallo, a los primordios foliares y a las yemas axilares, ambos localizados en los nudos, es decir, origina todos los órganos laterales. El meristemo apical caulinar no tienen cubierta de protección.

El meristemo apical caulinar se reduce actualmente a aquella población que se mantiene indiferenciada y proliferando. Está formado por un pequeño grupo de células que se denominan centro organizador que contiene y mantiene a las células madre o iniciales. Las células que rodean este centro y el centro mismo forman la zona central (Figura 6). La zona central está en el extremo más apical del meristemo. La división de las células en la zona central lleva a desplazar a otras células hacia las capas laterales y zona periférica o a la zona justo debajo de la zona central. Todas estas zonas que rodean a la zona central, y que incluyen a la protodermis, el meristemo fundamental y el tejido provascular, son zonas de transición. Las gimnospermas y angiospermas tienen el meristemo típico con las zonas clásicas. Las células iniciales son aquellas que se encuentran en la capa superficial y central del meristemo. Estas células iniciales son las verdaderas células indiferenciadas y surten de

células a las zonas de transición, tanto centrales y como periféricas (Figura 6). En plantas consideradas primitivas como los helechos poseen una sola célula inicial en el centro de la zona superficial del meristemo.

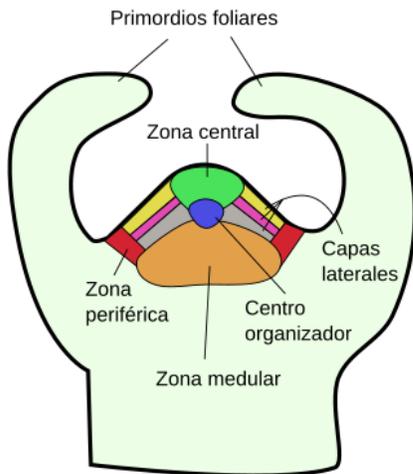


Figura 6: Territorios celulares localizados en un meristemo caulinar típico (modificado de Risopatron et al., 2010)

Como se ha mencionado, una vez que las células se separan del dominio de las células iniciales del meristemo pasan a formar parte de lo que se llaman regiones transicionales, que incluyen al protodermo, meristemo fundamental y tejido provascular (Figura 7). Estas regiones de transición se encuentran entre el meristemo apical y los tejidos diferenciados. En la zona próxima al meristemo las células se siguen dividiendo, mientras que en las más alejadas se alargan.

El protodermo (o protodermis) dará lugar a la epidermis, el tejido fundamental a la corteza y médula y el provascular a la estela. El protodermo es una capa de células que formará la epidermis del tallo y de los primordios foliares y desarrollará los tipos celulares como tricomas a medida que el meristemo se aleja.

En el meristemo fundamental se encuentran embebidas las cuerdas de tejido provascular. Estas células crecerán de longitud y, sobre todo las de la médula, crecerán también en diámetro produciendo un aumento del diámetro del tallo. Este meristemo dará al parénquima, colénquima, esclerénquima, idioblastos, algunos laticíferos, etcétera.

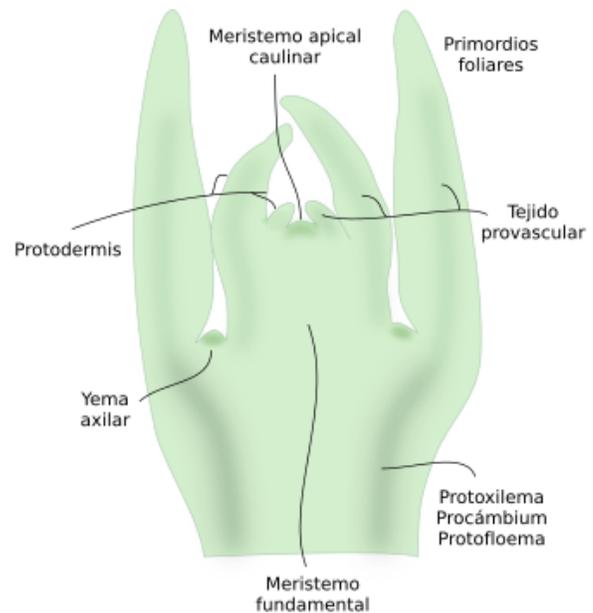


Figura 7: Esquema donde se muestran los principales estructuras en las zonas de transición derivadas del meristemo apical caulinar (modificado de Beck 2010).

El tejido provascular también se llama procámbium. En las etapas iniciales, entre estas cuerdas de procámbium se desarrolla un meristemo llamado residual (o tejido meristemático vacuolado) que forma, junto con el procámbium un cilindro. A partir de este meristemo se formarán los radios foliares, pero también algunos haces vasculares. A medida que avanza el desarrollo, el meristemo residual que no se ha diferenciado en tejido vascular se diferenciará en parénquima interfascicular. Las células del tejido provascular tienen un diámetro menor y sus núcleos son patentes y alargados, por lo que se puede distinguir este tejido por sus características citológicas.

Inmediatamente debajo del ápice del tallo, dispuestos lateralmente, aparecen los primordios de las hojas, que experimentan un rápido crecimiento, sobrepasando al ápice del tallo y recubriéndolo para protegerlo. Tras el desarrollo del tallo se pueden originar ramas a partir de las yemas axilares para dar lugar a ramificaciones laterales, hojas y órganos reproductores. En el extremo de las ramas habrá un meristemo apical que se comportará de la misma forma que el meristemo apical caulinar original.

Durante el crecimiento del tallo, el periodo que va desde la creación de un primordio foliar al siguiente, el meristemo apical crece en tamaño, y cuando está

apareciendo un nuevo primordio foliar disminuye de tamaño. La extensión del crecimiento depende del tipo de planta.

4 Imagen; Meristemo apical radicular

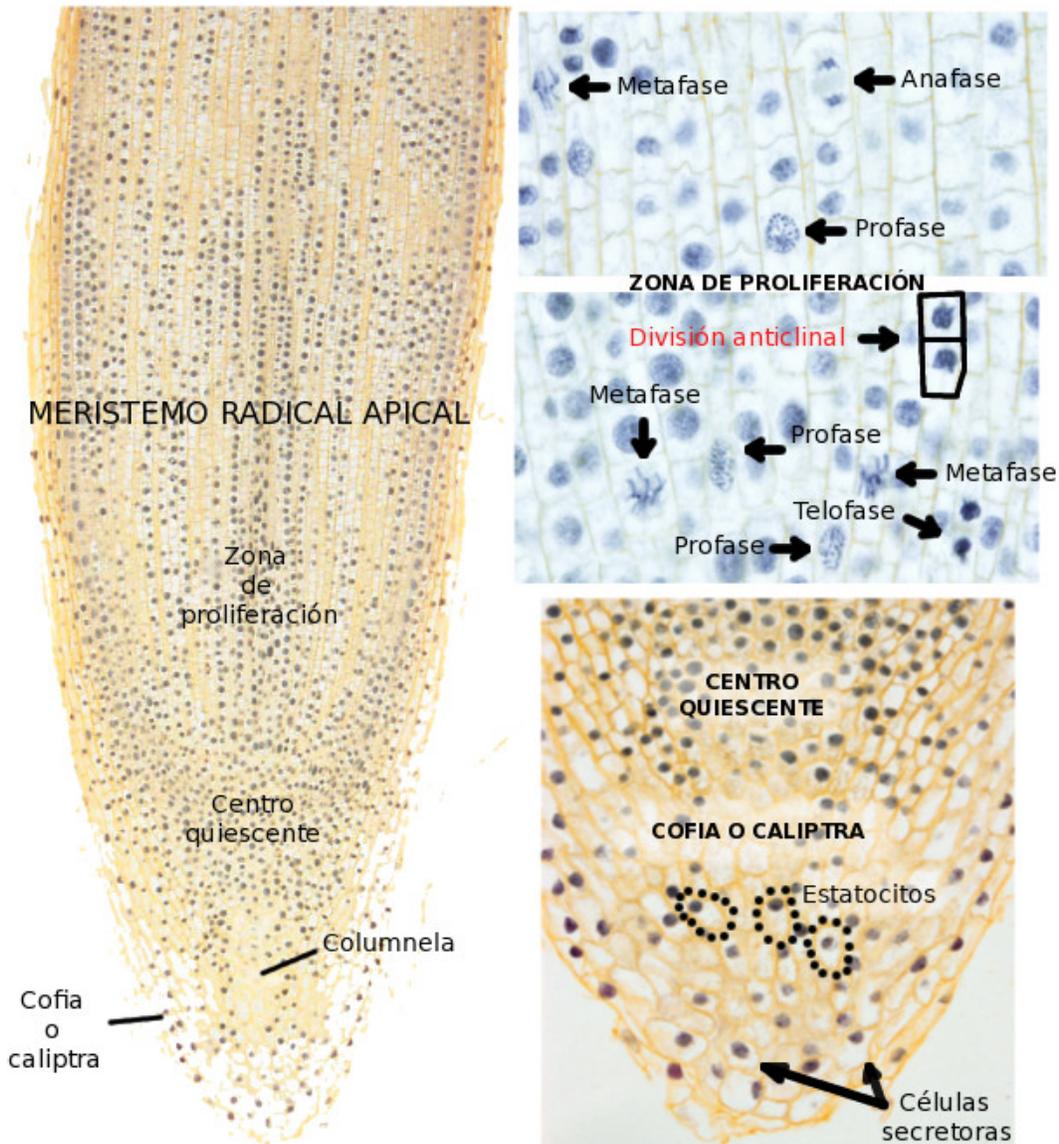


Figura 8: Raíz: meristemo apical radicular protegido por la cofia o caliptra. Especie: cebolla (*Allium cepa*). Técnica: corte en parafina y tinción con orceína acética.

El meristemo radicular se encuentra en una posición subterminal de la raíz, protegido en su avance a través de la tierra por la cofia o caliptra. En los meristemos apicales de las raíces se forman 5 tipos de tejidos: epidermis, estela (vasos y periciclo), tejido fundamental (córtez y endodermis), la caliptra, y el centro quiescente (Figuras 9 y 10).

Como las células de las plantas no se mueven, cada célula meristemática inicial genera una fila de descendientes que empuja a la raíz hacia el abajo. En la zona de amplificación pasajera, o zona de proliferación, cada una de los componentes de estas filas se dividen por mitosis para incrementar el número de células. En la zona de elongación de la raíz, la proliferación se detiene pero las células crecen en tamaño. El borde entre la zona de elongación y la zona meristemática, o de proliferación, definen el fin de la replicación y

el inicio de la diferenciación. Más arriba tenemos la zona de diferenciación, donde las células adquieren su estado final.

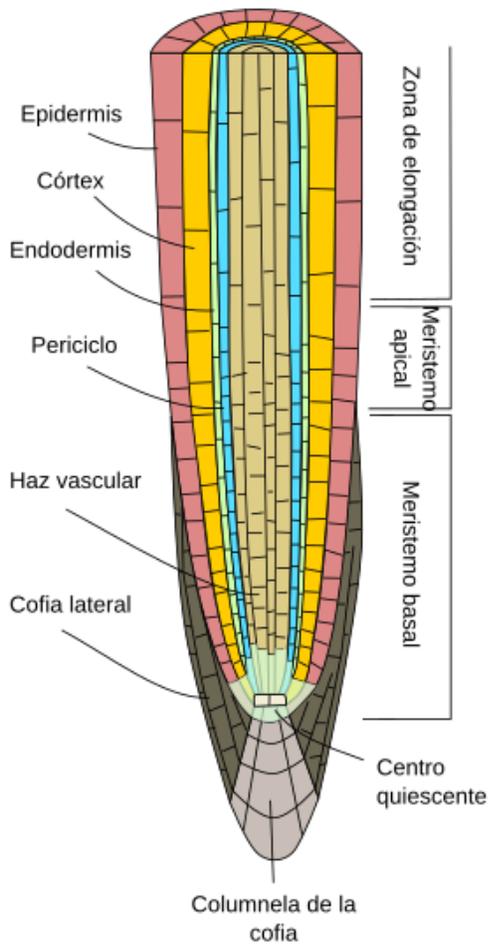


Figura 9: Esquema de la formación de los principales linajes celulares a partir del meristemo apical de una raíz primaria de *Arabidopsis* (Modificado de Peret et al., 2009).

Las células meristemáticas presentan un núcleo grande de cromatina condensada y una pared celular primaria delgada que les permite dividirse continuamente por mitosis. Es el caso de las células meristemáticas de la raíz. Estas divisiones siguen una asincronía uniforme, es decir, son constantes los porcentajes de células que se encuentran en cada fase de la división mitótica. Durante la citocinesis se forma el tabique separador de las células hijas que es perpendicular al eje longitudinal de la raíz, permitiendo de esta manera el crecimiento en longitud de la misma. Este tipo de tabicación se denomina anticlinal. A

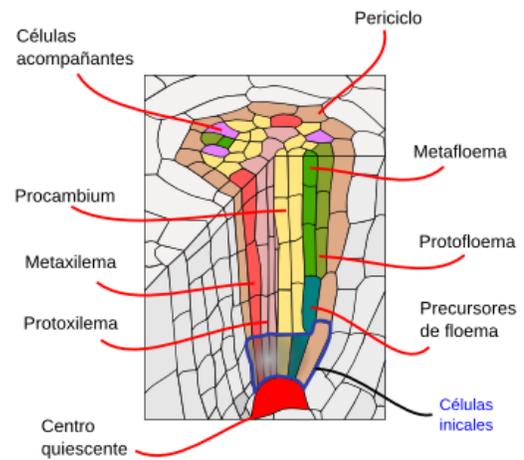


Figura 10: Esquema de la formación de los principales linajes celulares que forman los haces vasculares en la raíz *Arabidopsis* (Modificado de Furuta et al., 2014).

partir de este meristemo se produce el crecimiento primario de la raíz y da lugar a los tejidos primarios.

La epidermis, el córtex y la endodermis tienen simetría radial y empiezan a producirse a partir de las células iniciales que rodean lateralmente al centro quiescente (ver esquemas). La estela, que contiene los vasos conductores más el periciclo, se forma a partir de células iniciales que se localizan en la parte superior y central al centro quiescente. Las células iniciales que rodean en la parte inferior al centro quiescente están rodeadas a su vez por la caliptra.

Las células iniciales son las precursoras de todos los linajes celulares, las que realmente se dividen para dar lugar a los tejidos de la raíz. Se encuentran rodeando al centro quiescente. Cuando una célula inicial se divide, una de las células nuevas permanece como inicial mientras que la otra se desplaza hacia la zona de proliferación donde se dividirá repetidas veces y se diferenciará en la zona de maduración para dar lugar a los diferentes tejidos que componen la raíz. En la mayoría de los casos el tipo de tejido en el que se dividirá depende de la posición espacial que ocupe entorno al centro quiescente, es decir, no depende de su linaje celular.

El centro quiescente, término propuesto por Clowes (1959), es un grupo de células de los meristemos radicales apicales que normalmente tiene muy

poca proliferación celular. Se encuentra entre las células de la columnela (parte de la cofia) y las de la estela (dará lugar a médula y vasos conductores). No todos los autores describen un centro quiescente en los meristemos radiculares, y algunos proponen que este grupo de células podría constituir una reserva celular para regenerar zonas meristemáticas dañadas, o que serían células iniciales que tienen una tasa de división muy baja. De cualquier manera parece claro que el centro quiescente marca la posición del nicho del meristemo apical radical. Su actividad mitótica estaría controlada por hormonas como las auxinas y las giberelinas, por la caliptra y por las propias células iniciales. Es decir, tanto las células del centro quiescente como las que lo rodean serían células madre. Las células del centro quiescente serían células iniciales estructurales, mientras que las que le rodean serían células iniciales funcionales.

La caliptra o cofia cubre el meristemo apical e inicialmente se vio como una estructura protectora, pero tiene otras funciones. Las células de la caliptra se generan desde el meristemo y se mueven progresivamente desde zonas centrales a zonas más laterales. Inicialmente funcionan como estatocitos, sensores de la gravedad, pero a medida que se desplazan hacia la periferia se convierten en células secretoras liberando un mucílago polisacárido. El mucílago es producido por el Golgi y por exocitosis se deposita en la pared celular, que cuando la célula está en la superficie de la caliptra y se rompe, se libera en la superficie. Este mucílago evita la desecación de la raíz, protege frente a patógenos y toxinas, pero facilita el paso de iones. Está formada por células parenquimáticas secretoras que segregan un glicosaminoglicano de acción lubricante. Las células más externas de la cofia se mueren y se desprenden siendo reemplazadas por otras diferenciadas a partir del meristemo radicular.

Existe una porción central de la cofia denominada columnela. La percepción de la gravedad, o gravitropismo, la realizan células que forman parte de la columnela. A estas células se les llama estatocitos y contienen amiloplastos (denominados estatolitos) con un gran contenido en almidón, y que están implicados en el crecimiento de la raíz con dirección geotrópica (gravitropismo positivo). Esto es debido a que los amiloplastos sedimentan sobre la membrana

más basal, pero al inclinarse la raíz contactan con las membranas laterales, lo que dispara una cascada de señalización que hace que la raíz se curve, gracias a la colaboración de la hormona auxina. El proceso, sin embargo, no está del todo claro. Parece ser que las hormonas auxinas y citoquininas participan, y que otros orgánulos y el citoesqueleto, además de los estatolitos, podrían cooperar en este mecanismo. En la parte superior de los estatocitos se sitúa el núcleo redondo, grande y de cromatina condensada. Tanto los tallos como las raíces responden a la gravedad, pero con respuestas opuestas. Es interesante destacar que las raíces principales de un sistema radicular son muy sensibles a la gravedad, mientras que las raíces laterales son poco sensibles o no lo son en absoluto.

Las hormonas auxina y citocinina son importantes para mantener la actividad del meristemo y su posición. El balance entre proliferación y diferenciación se basa en la interacción a lo largo del tiempo de estas dos hormonas. En la raíz, la auxina regula las divisiones celulares, y las citocininas la diferenciación, mientras que el tallo es al revés. Un mínimo de auxina se da en el borde entre la zona meristemática y la zona de elongación en la raíz.

Meristemos abiertos y cerrados

Hay dos tipos de organización meristemática en la raíz (Figura 11). El tipo cerrado se caracteriza por tener tres partes bien diferenciadas morfológicamente en el grupo de células iniciales: una da lugar a la corteza, otra a la estela, y otra a la caliptra. En estos meristemos hay además dos grupos de plantas según quién de lugar a la epidermis. En un grupo la epidermis tiene un origen común con la caliptra (típico de eudicotiledóneas; a esta parte del meristemo se le llama dermatocaliptrógeno), en otro la epidermis tiene el mismo origen que las células del parénquima cortical (típico de monocotiledóneas; a esta parte del meristemo se le llama caliptrógeno).

Los meristemos de tipo abierto son aquellos en los que es difícil distinguir grupos de células o límites entre grupos de células iniciales que dan lugar a los diferentes tejidos de la raíz. Por ejemplo, no hay una clara separación entre el cuerpo de la raíz y la cofia, y el centro quiescente no se distingue muy bien. También se distinguen dos grupos de plantas. Aque-

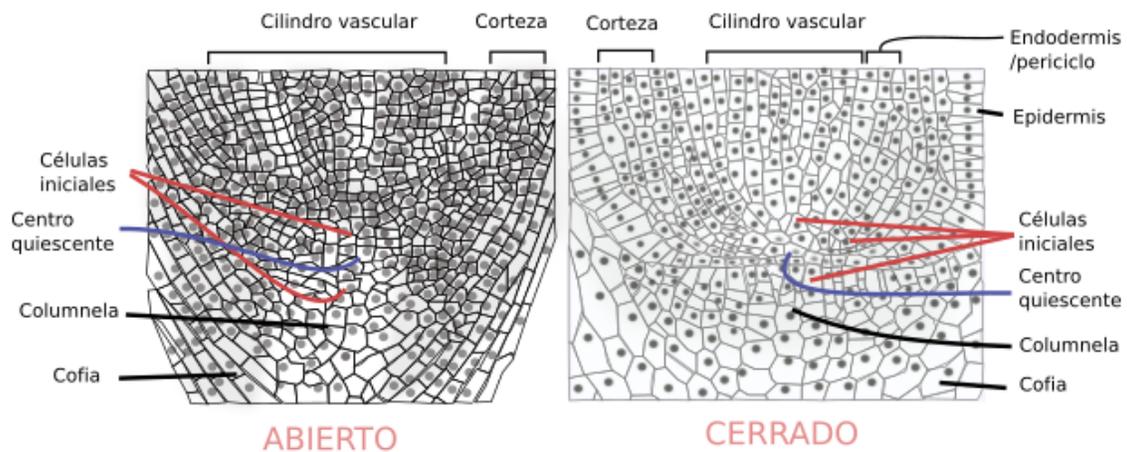


Figura 11: Tipos de meristemos caulinares apicales en función de la organización de sus células.

llas en los que cualquier célula inicial del meristemo puede dar lugar a cualquier tejido y aquellos en los que las células iniciales se colocan alrededor del centro quiescente y según la posición darán lugar a diferentes tejidos. Pero parece que ambos tipos de organización se pueden dar en la misma planta según las condiciones. La cebolla, y muchos otros grupos de plantas como los árboles, presentan un meristemo abierto.

Hay raíces que tienen una organización intermedia entre abierta y cerrada. Sin embargo, estas diferencias organizativas no parecen tener efecto en la formación de la raíz ni en la capacidad de crecimiento. Los meristemos apicales de la raíz tienen a veces una sola célula inicial, como en las pteridófitas, de donde surgen todas las células de la raíz. En licofitas hay un grupo de células iniciales.

5 Imagen; Cámbium vascular

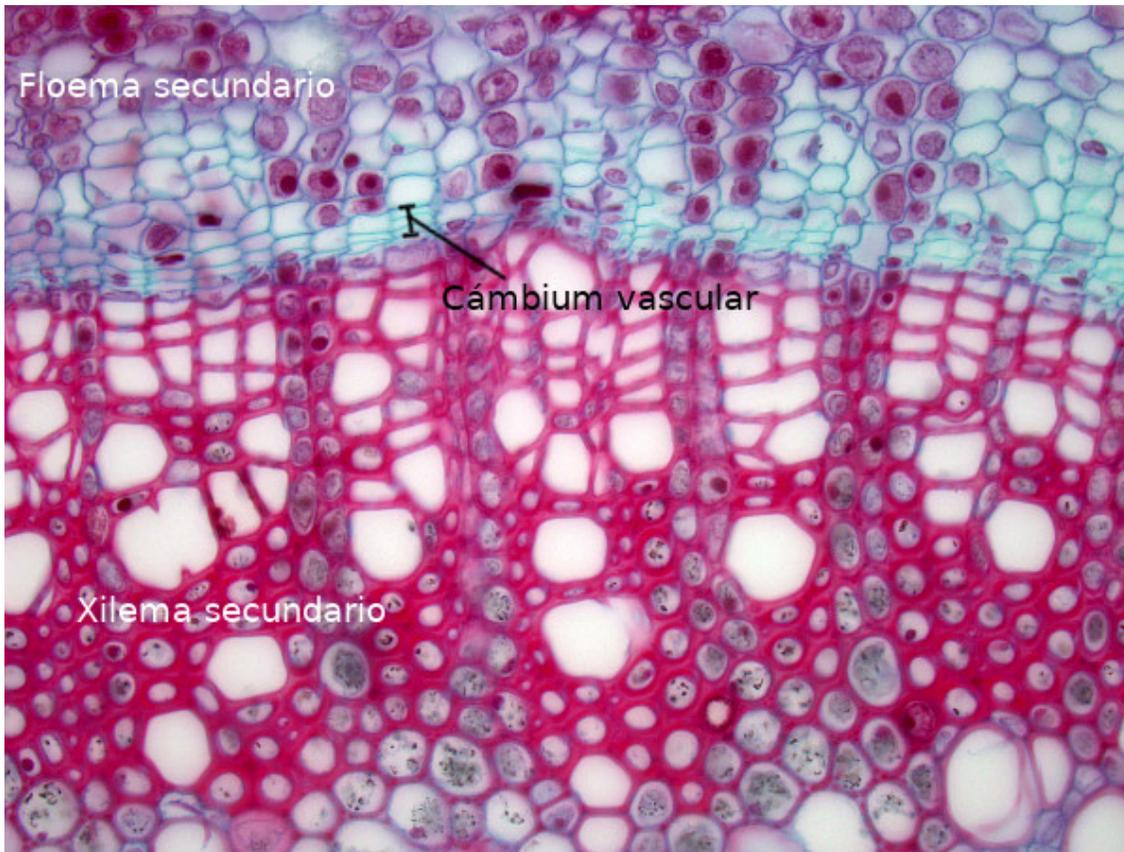


Figura 12: Órgano: tallo, cámbium vascular. Especie: sambuco (*Sambucus* sp). Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcian.

Las células del cámbium vascular se dividen formando una banda de células entre el xilema secundario (paredes celulares de color rojo) y el floema secundario (paredes celulares de color verdeazulado). Estas células se dividen periclinalmente, las dos células hijas se disponen en un plano horizontal, perpendicular a la superficie de la planta, originando el floema secundario hacia el exterior y el xilema secundario hacia el interior. Ver la siguiente imagen (Figura 13) del tallo de sambuco a menos aumentos para localizar el cámbium vascular en el tronco.

Se asume que el cámbium vascular está formado por una sola capa de células iniciales, de las cuales derivan tanto xilema como floema secundarios. Hay dos tipos de células iniciales: las fusiformes y las radiales.

Las iniciales fusiformes dan lugar a las células orientadas verticalmente en el tronco, denominado sistema axial, que incluyen a las conductoras tanto del floema como del xilema. Dan lugar primero a células que pueden dividirse más veces y que forman la denominada zona cambial. La anchura de la zona cambial indica la tasa de producción de floema y xilema secundarios. Tras la división periclinal de una inicial, cada descendiente se transforma en una célula que se dividirá periclinalmente más veces, produciendo una fila de células que se observan típicamente en las secciones histológicas. Se distinguen bien en gimnospermas, y menos en angiospermas, básicamente porque en estas últimas hay fibras y vasos, incrementando estas últimas mucho su tamaño y distorsionando la fila. Estas células fusiformes iniciales son alargadas con extremos agudos y varían en longitud desde 0.2 mm hasta casi 7 mm. Poseen un núcleo y tienen pared primaria, con numerosos campos de poros primarios.

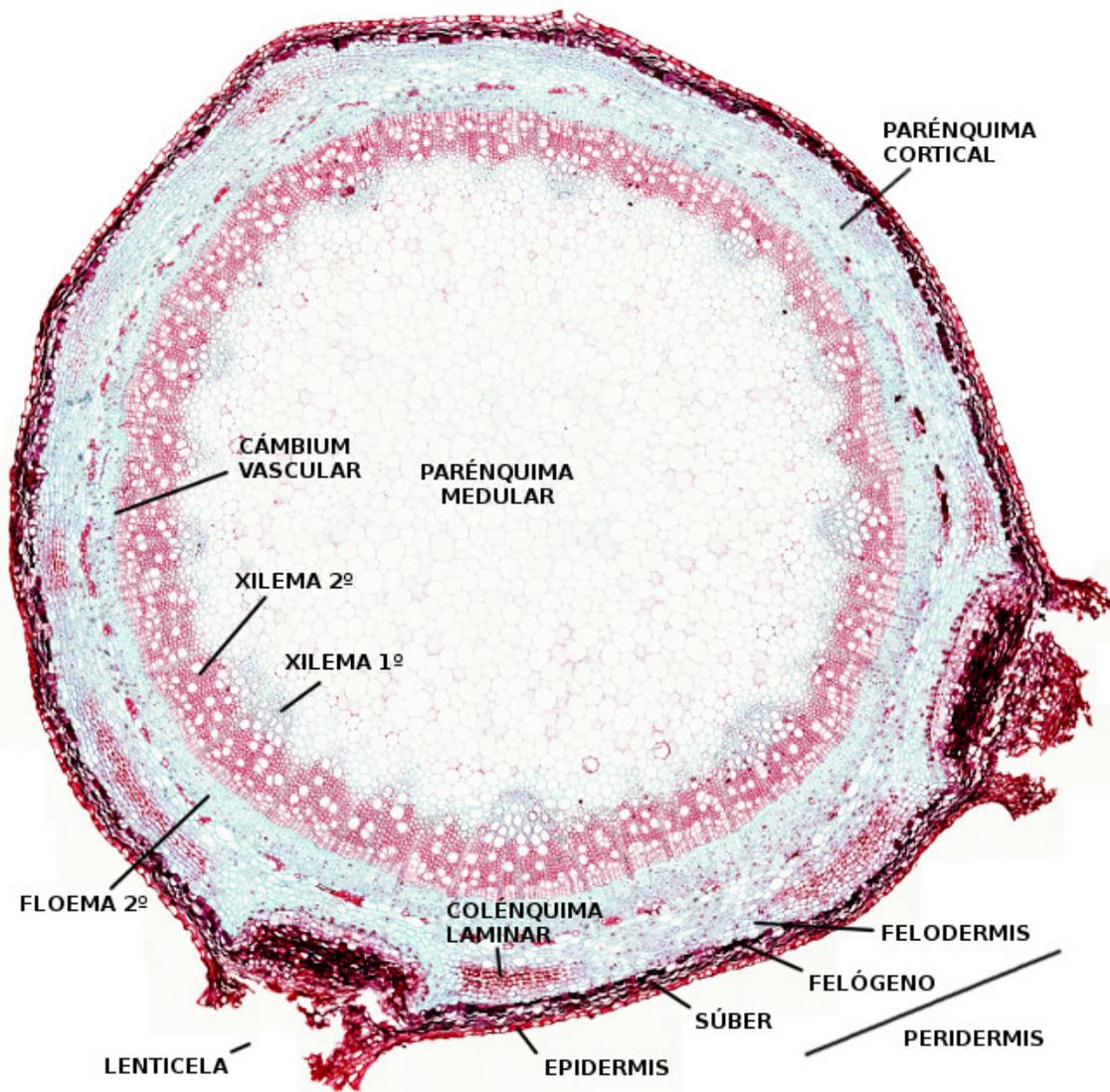


Figura 13: Cámbium vascular de un tallo de sambuco

Las iniciales radiales se disponen horizontalmente y forman los radios del tronco, células que tendrán misiones como conducción de nutrientes y almacenamiento de sustancias en aquellos troncos que tienen esa capacidad, formando el denominado sistema radial. Cuando se dividen en el cámbium las iniciales radiales, la que queda indiferenciada se puede distinguir porque es menor en diámetro. Las iniciales radiales se forman a partir de las fusiformes iniciales de tres maneras: por divisiones anticlinales de una fusiforme corta, en las fusiformes más largas por múltiples divisiones de una parte de la célula, o por divisiones parciales intermedias. Las iniciales radiales. Es impor-

tante mantener un equilibrio entre la tasa de iniciales fusiformes y radiales a medida que el cámbium crece en grosor puesto que los radios deben mantenerse en una proporción adecuada respecto a los elementos axiales.

Siempre se produce más xilema que floema a partir del cámbium vascular. Ello es debido a que las células progenitoras de xilema sufrirán más divisiones periclinales antes de perder su capacidad mitótica. La tasa de producción de xilema respecto al floema es de 3 a 1 en coníferas, mientras que en dicotiledóneas puede ser de hasta 10 a 1.

El cámbium vascular procede por diferenciación del procámbium de los haces vasculares que formará el cámbium fascicular, y por la formación del cámbium interfascicular formado a partir de células parenquimáticas y en algunos casos de la endodermis y colénquima (Figuras 14 y 15). En la raíz se forma a partir del procámbium y del periclo que se encuentra entre las costillas del xilema. La transición entre procámbium y cámbium fascicular en los haces vasculares ocurre tras un cambio en la orientación de los planos de división de las células. Cuando se unen el cámbium fascicular y el interfascicular se forma el cámbium vascular, el cual se dispone en forma de anillo completo o en forma de bandas paralelas al eje principal de la planta. En órganos maduros no se puede distinguir qué parte del cámbium vascular proviene del cámbium fascicular o del interfascicular sino que el cámbium vascular es un solo anillo continuo de células.

La auxina es una hormona esencial para la formación del cámbium vascular, sobre todo la que se emite desde el ápice del tallo y circula hacia la raíz (basipétala). Si se corta el tallo, el cámbium vascular no se desarrolla. Además la acumulación de auxina entre los haces vasculares favorece la formación del cambium interfascicular. También es importante 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. Hay otras hormonas, como las giberelinas, ácido abscísico y las citocininas, que afectan la actividad de las células cambiales.

Las células cambiales entran en dormancia en especies situadas en regiones con cambios estacionales importantes. El comienzo de esta etapa supone un incremento en grosor de la pared celular, sobre todo de las paredes radiales. La vacuola central se descompone en otras pequeñas, cesa la ciclosis y comienza la síntesis de gránulos de almidón y esferosomas (agregados de lípidos). Los gránulos de almidón son importantes no sólo como reserva energética para el reinicio de la actividad en la próxima estación, sino también como crioprotector. También aumenta el número de mitocondrias, disminuye el retículo endoplasmático, aumentan los ribosomas libres, etcétera.

Durante el periodo de reactivación, la división celular se reinicia y las paredes celulares se hacen más finas, hay cambios en la orientación de los microtúbulos de aleatoria a helicoidal (tanto en las que darán al xilema como al floema), se reinicia la ciclosis, se reconstruye la vacuola central, se hidrolizan los depósitos del citoplasma y orgánulos como el retículo endoplasmático y el aparato de golgi comienzan su actividad.

Las plantas son capaces de adaptar su crecimiento a estímulos mecánicos como el viento o la presión. Estas respuestas a estímulos mecánicos se denominan conjuntamente como tigmomorfogénesis. Algunas plantas responden disminuyendo la actividad del meristemo apical por los que son plantas más pequeñas y con troncos más gordos, pero otras responden disminuyendo la actividad cambial y son más delgadas y flexibles. El cámbium también es capaz de responder al peso, es decir, a la cantidad de parte aérea que soporta. A mayor peso, mayor actividad cambial. Incluso el cambium interfascicular puede ser inducido ejerciendo presión desde arriba del tallo.

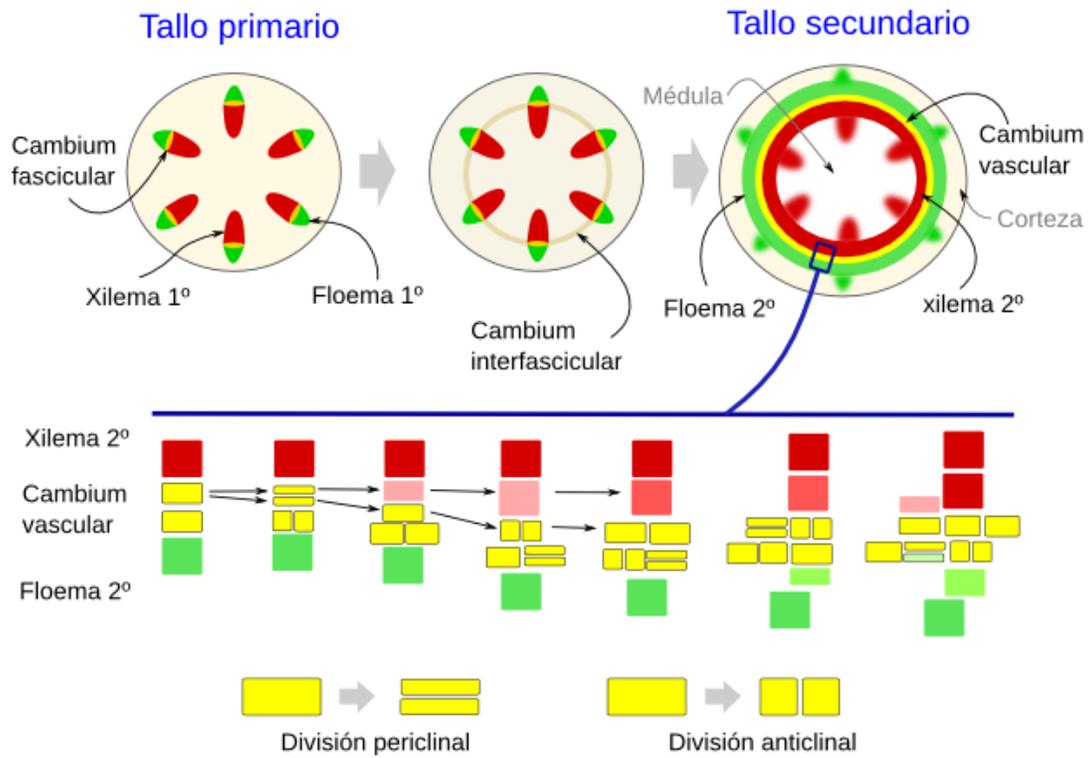


Figura 14: Esquema de la transformación del cambium fascicular y del cambium interfascicular en cambium vascular.

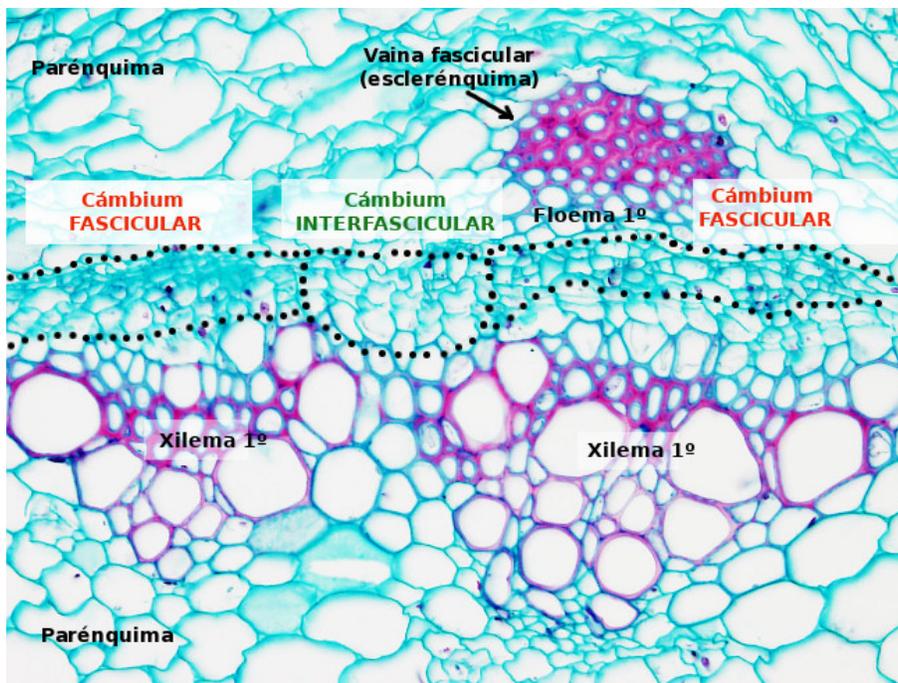


Figura 15: Imagen de un tallo de girasol donde se aprecia un estadio previo a la conversión de cambium fascicular e interfascicular en cambium vascular.

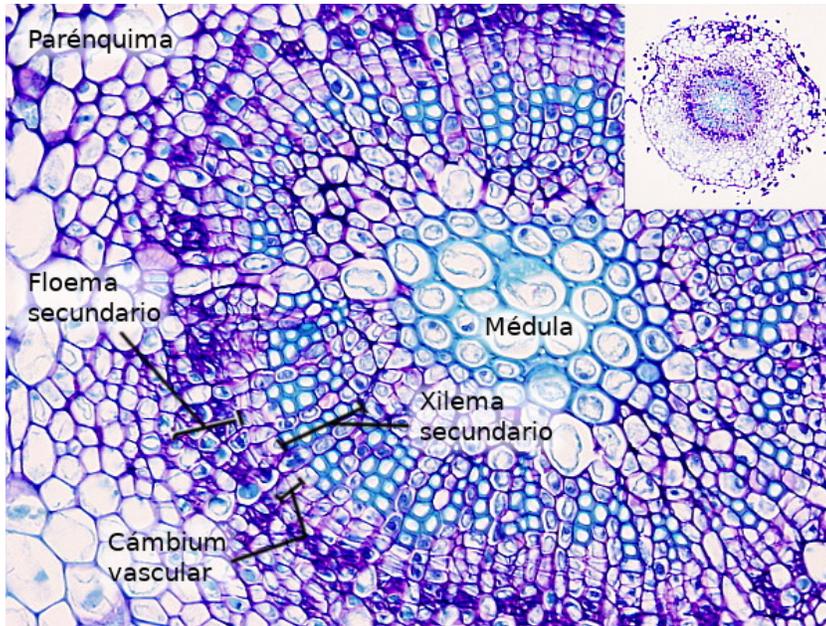


Figura 18: Cámbium vascular de un tallo de tojo.

6 Imagen; Cámbium suberoso

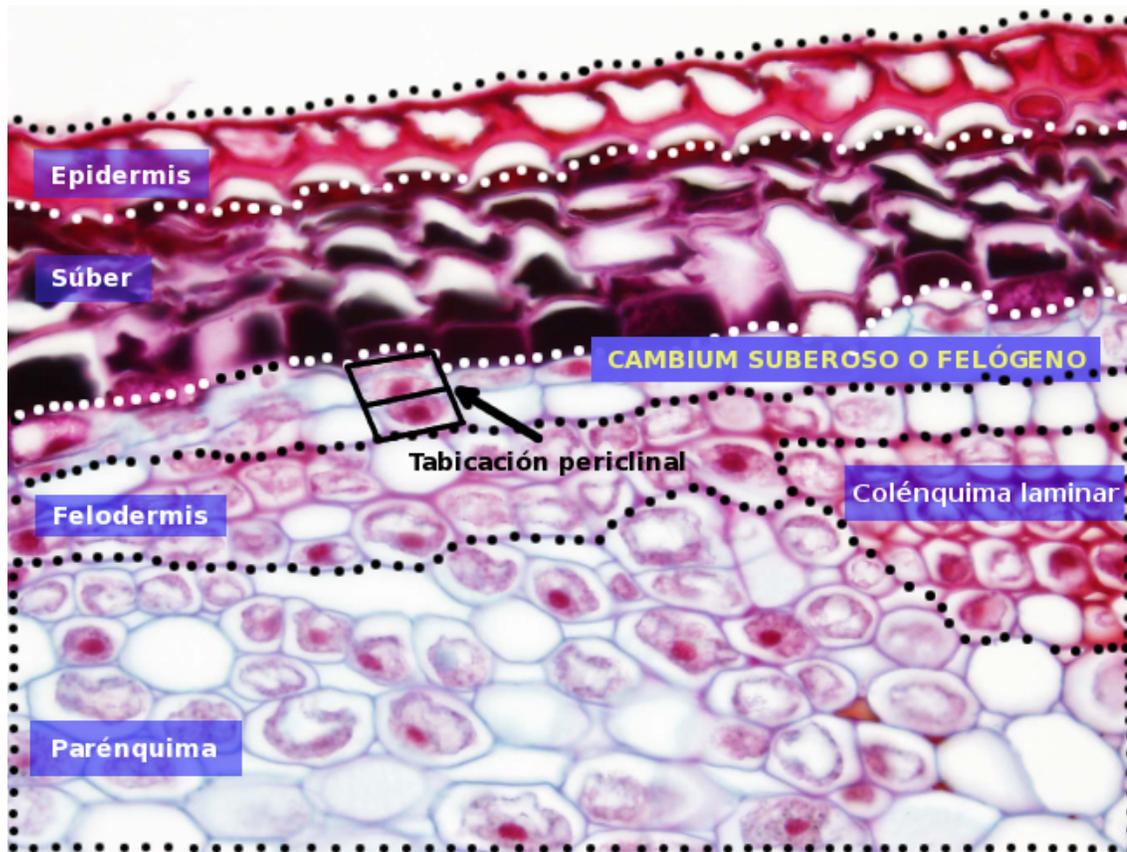


Figura 19: Órgano: tallo, cámbium suberoso o felógeno. Especie: saúco (*Sambucus* spp). Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcian

Las células del cámbium suberoso o felógeno presentan las características citológicas típicas de las células meristemáticas, pero además son las únicas que pueden contener cloroplastos funcionales. Se originan una vez que ha comenzado la producción de xilema y floema secundarios, aunque en algunas especies el cámbium vascular y el felógeno se forman simultáneamente. El felógeno se forma a partir de la dediferenciación de células parenquimáticas o de las colenquimáticas y, a veces, desde el floema primario o desde la propia epidermis. Se inicia como un cilindro completo o como segmentos que luego se unen. 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 células parenquimáticas del floema secundario. En las raíces el felógeno se forma a partir del periciclo. Normalmente tiene una actividad estacional.

Las células de este meristemo son alargadas, disponiéndose en la corteza del tallo a modo de cilindro continuo o en distintos niveles de profundidad desde la superficie formando placas. Se dividen periclinalmente (según planos paralelos a la superficie de la planta) originando súber o corcho hacia el exterior del tallo y felodermis hacia el interior. Las tres estructuras, súber, cámbium y felodermis, forman lo que se llama la peridermis, que sustituye a la epidermis cuando se produce el crecimiento secundario de la planta. La actividad estacional del felógeno origina un mayor número de capas de súber que de felodermis. Este hecho hace que las capas superficiales de súber y los restos de epidermis queden aislados por la actividad del felógeno y se desprendan anualmente. Estas capas superficiales que se desprenden es a lo

que se llama el ritidoma.