



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 2024)

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	Estomas	1
2	Hormonas vegetales	5
3	Lignina	8
4	Micorrizas, nódulos	10
5	Raíces laterales	14

1 Estomas

Los estomas son las estructuras que se encargan de controlar el intercambio de gases entre la atmósfera y la planta, sobre todo vapor de agua y CO₂. Esto es así porque la superficie de las plantas terrestres están cubiertas por una cutícula impermeable a dichos gases. Los estomas se encuentran en la epidermis de las partes aéreas, fundamentalmente de las hojas. Pero también aparecen en la epidermis de los tallos con crecimiento primario, e incluso en la de los pétalos y pistilo de las flores. La epidermis de las raíces carece de estomas o son muy raros.

Evolutivamente los estomas aparecieron en la Tierra hace unos 400 millones de años y se cree que se inventaron una sola vez durante la evolución. Las primeras plantas carecían de estomas por lo que su hábitat se restringió a ambientes húmedos. Actualmente se encuentran estomas en todas las plantas vasculares y en dos o tres linajes de briófitas. Los estomas fueron un descubrimiento clave para la expansión y diversificación de las plantas por la superficie terrestre, y ocurrió antes de la diversificación de briófitas y plantas vasculares. Hay plantas acuáticas que carecen de estomas y su pérdida es un proceso de adaptación al medio acuático. También hay muchos grupos de briófitas que carecen de estomas porque los perdieron durante la evolución.

1. Morfología

Los estomas están formados por dos células oclusivas, que cuando se separan entre sí dejan un orificio entre ellas denominado ostiolo, el cual comunica el medio externo con el interno de la planta, siendo el medio interno en primer lugar una cavidad aérea denominada cámara subestomática (Figura 1). En la mayor parte de los casos las células oclusivas están rodeadas por un número variable de células anexas, denominadas también células acompañantes o subsidiarias. Las células oclusivas y las acompañantes se diferencian entre sí por su diferente morfología y tamaño, además de por los engrosamientos desiguales de sus paredes celulares. El conjunto del estoma y sus células anexas forma el denominado complejo estomático.

Hay dos grupos de formas de estomas: en las gramíneas las células oclusivas tienen forma de dos badajos de campana o de pesas, y en el resto las células oclusivas tienen forma arrañada (Figuras 1, 2 y 3). Los estomas de las gramíneas se consideran como formas más evolucionadas y son más rápidos a la hora de regular la apertura y cierre. Las gramíneas aparecieron hace unos 55 a 70 millones de años.

Las células oclusivas de los estomas suelen situarse al mismo nivel que las células epidérmicas, pero no siempre. En algunas especies las células oclusivas sobresalen de la superficie epidérmica y se denominan estomas elevados (ver Figura 1). Cuando las células oclusivas se encuentran por debajo del nivel de la epidermis se denominan hundidos. En este último caso incluso pueden encontrarse en invaginaciones de la epidermis denominadas criptas estomáticas. Normalmente los estomas elevados se encuentran en especies que habitan ambientes húmedos, mientras que los estomas hundidos están en especies localizadas en ambientes áridos.

Los estomas se originan en la epidermis a partir de una célula madre meristemática. Esta célula se divide y da a otra célula denominada célula basal de la célula meristemática y otra célula meristemática. Esta última dará lugar a las células oclusivas. Los estomas se pueden desarrollar de diferente manera. Mesógena: una célula epidérmica se divide en dos y da a una célula oclusiva y una subsidiaria (típica de gimnospermas). Perígena: cuando la célula subsidiaria y la oclusiva proceden de células diferentes (típica de dicotiledóneas y muchas monocotiledóneas). Mesoperígena: cuando una de las dos células subsidiarias tiene el mismo origen que las células oclusivas.

Tamaño

Los estomas más comunes tienen unas dimensiones de entre 10 y 80 μm . El tamaño de los estomas afecta al tamaño del ostiolo y por tanto a la capacidad de intercambio de gases.

Número y distribución

2. Función

Las células oclusivas presentan cloroplastos y una pared celular engrosada de manera no uniforme que

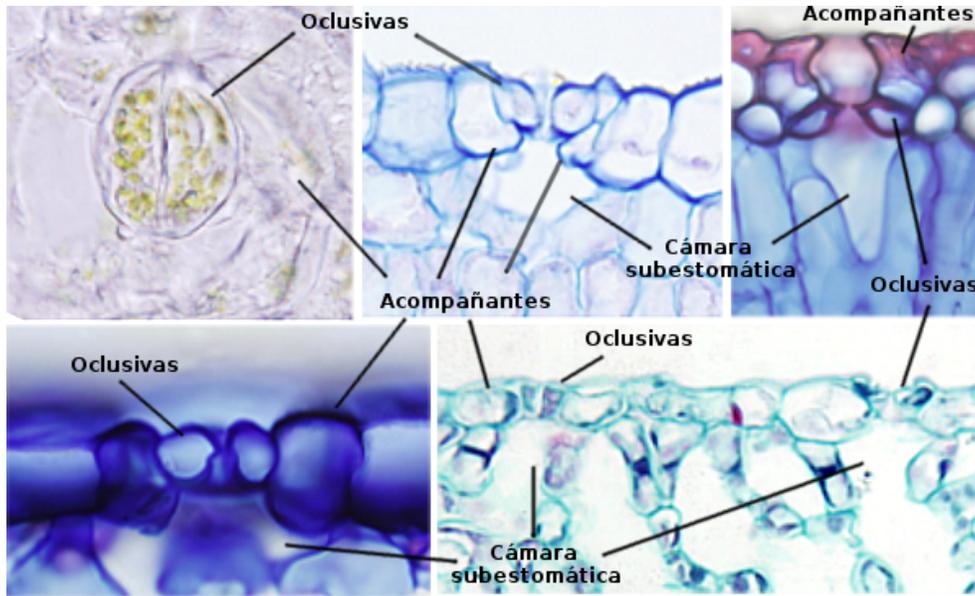


Figura 1: Imágenes de estomas de diferentes plantas dicotiledóneas y una gimnosperma (arriba a la derecha)

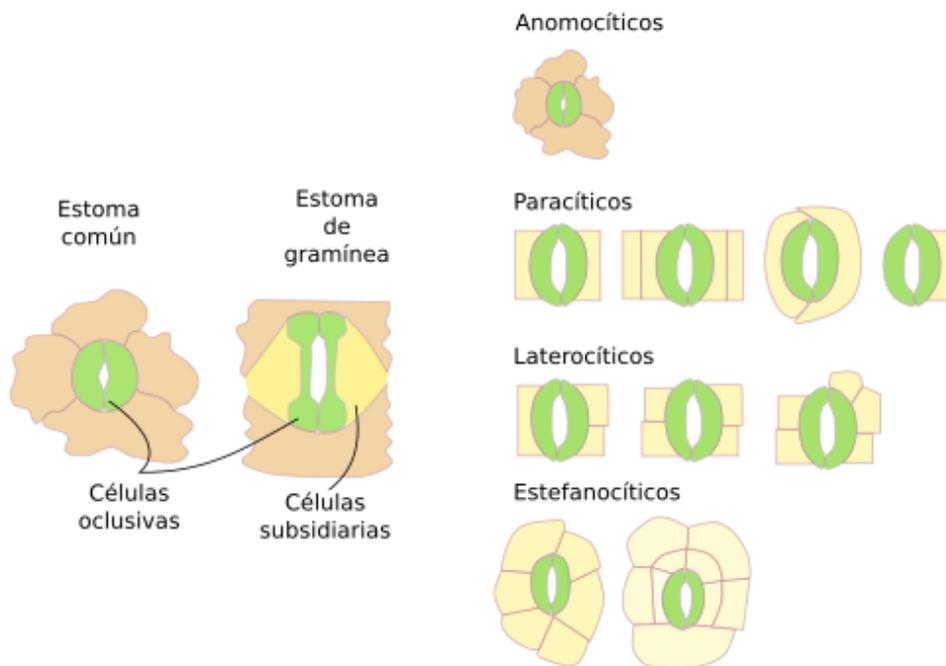


Figura 2: Clasificación de los estomas en función de la organización de las células oclusivas y las células acompañantes o subsidiarias. Anomocíticos: las células subsidiarias no se pueden diferenciar. Paracíticos: una o dos células subsidiarias laterales paralelas a las células oclusivas. Laterocíticos: tres o más células subsidiarias laterales. Estefanocíticos: las células subsidiarias forman una roseta más o menos definida en torno a las células oclusivas. También están las anisocíticos: tres células subsidiarias de diferente tamaño, y las diacíticos: dos células subsidiarias perpendiculares a las oclusivas. (Modificado de Carpenter 2005).

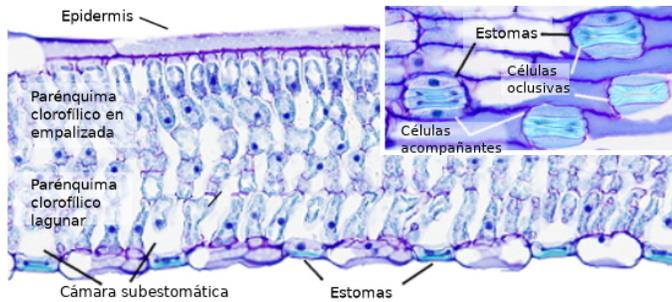


Figura 3: Estomas típicos de una hoja de gramínea (monocotiledónea).

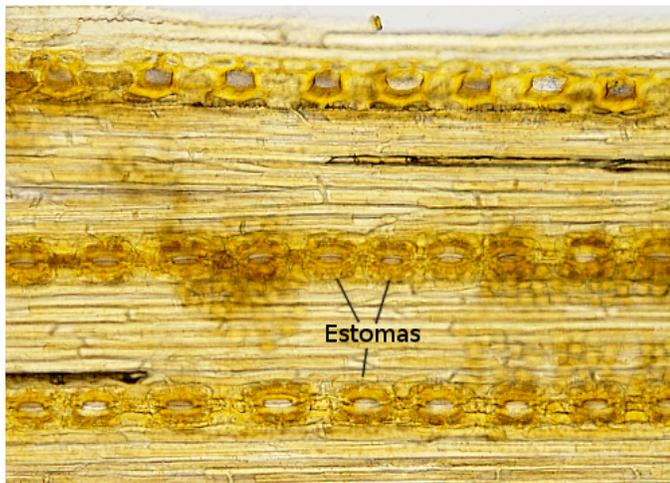


Figura 4: Disposición en hilera de los estomas de una hoja de pino.

posibilita que los cambios de turgencia puedan variar su morfología y así aumentar o disminuir el diámetro del ostiolo (Figura 4). De esta manera se controla el intercambio gaseoso. El diámetro del poro se regula mediante la fuerza de la turgencia del agua, y entre los factores que afectan a la turgencia están el CO₂, la luz azul, hormonas como el ácido abscísico, auxina, citocinina y giberelinas, la infección por patógenos, y por supuesto, la cantidad de agua disponible por la planta. Los cambios en las condiciones ambientales son detectados por receptores localizados en las células oclusivas o producen cambios hormonales en la planta que son detectados por receptores de las células oclusivas. Las células oclusivas carecen de plasmodesmos cuando se diferencian y esto hace que cada estoma, y cada célula oclusiva tenga un comportamiento semi-autónomo. De esta manera, las células acompañantes son las responsables de pasar y retomar el agua de las

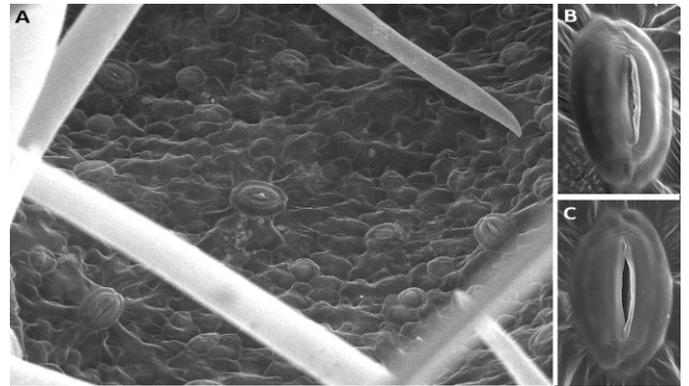


Figura 5: Imágenes obtenidas con un microscopio electrónico de barrido de la superficie de una hoja de kiwi. Los estomas son claramente visibles destacando sobre las células epidérmicas (A). Las células oclusivas, dependiendo de la turgencia, pueden tener sus paredes celulares juntas, estoma cerrado (B), o separadas, estoma abierto (C). (Fotos cedidas por Xurxo Gago Mariño. Departamento de Biología Vegetal y Ciencias del Suelo, Facultad de Biología, Universidad de Vigo).

células oclusivas.

Una vez que un estímulo ambiental se ha percibido, éste se traduce y termina actuando sobre canales iónicos. Los cambios de actividad de estos canales resulta en la pérdida o ganancia de agua y sales en las células oclusivas, lo que conlleva pérdida o aumento de turgencia de la célula. La pérdida de turgencia implica que el estoma se cierra, mientras que el incremento de presión hídrica abre el estoma.

Así, el agua tiene que atravesar la membrana plasmática y la pared celular. Sobre todo la membrana plasmática puede ejercer un cierto control al paso de agua mediante la creación de gradientes iónicos. Sin embargo, en los estomas de las gramíneas, que son alargados con forma de palillos de tambor, hay una conexión entre las células oclusivas de manera que comparten el citoplasma. Esto es interesante puesto que las dos células pueden responder sincrónicamente a los cambios de turgencia.

Otra manera de controlar el intercambio de agua y gases es variando el número y la densidad de estomas. En general, los estomas más grandes responden peor a cambios ambientales y están en menor densidad. Por otro lado los estomas pequeños son mu-

cho más rápidos y efectivos al responder a situaciones ambientales y aparecen generalmente con mayor densidad. Pero incluso una misma especie sometida a variaciones ambientales, por ejemplo mayor concentración de CO₂, es capaz de disminuir su densidad de poros durante la formación de las hojas. También hay variaciones en número entre las diferentes partes de una planta o en un órgano durante su desarrollo. Por ejemplo, la epidermis de las frutas no tienen prácticamente estomas o carecen de ellos, o no son funcionales en sus etapas maduras, aunque cuando están creciendo pueden tener importancia los procesos de transpiración. En los frutos maduros la transpiración del fruto es a través de la cutícula.

Por otra parte, los estomas de las gramíneas son más eficientes a la hora de abrirse, alcanzando una mayor apertura del ostiolo con una menor presión hídrica y también son más rápidas en sus respuestas a la luz. Esta característica parece haber sido crucial para la gran expansión de las gramíneas. Existen también comportamientos diferentes respecto a la a-

pertura o cierre de los estomas dependiendo del tipo de metabolismo. Por ejemplo, las plantas con metabolismo CAM cierran los estomas por la noche, mientras que aquellas con C3 lo hace de día.

En los musgos los estomas tienen una función adicional. Se pueden encontrar en las estructuras reproductoras conocidas como cápsulas en el esporofito. Aquí facilitan la desecación y posterior dispersión de las esporas.

Bibliografía

Carpenter KJ. 2005. Stomatal architecture and evolution in basal angiosperms. *American journal of botany* 92: 1595-1615.

Clark JW, Harris BJ, Hetherington AJ, Hurtado-Castano N, Brench RA, Casson S, Williams TA, Gray JE, Hetherington AM. 2022. The origin and evolution of stomata. *Current biology*. 32: R539–R553. doi: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.040>.

2 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, óxido nítrico 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.

1. 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. Desde las partes jóvenes de la planta, tanto en el tallo como en la raíz se crea un gradiente de auxina que decrece hacia el cuerpo de la planta. Este tipo de transporte desde los extremos hacia el

cuerpo se llama basipétalo. En la raíz la auxina es transportada por las células superficiales (epidermis y capas corticales externas) hacia la zona de elongación. La auxina se transporta de célula a célula, sobre todo entre las células del cámbium y procámbium, aunque en su viaje desde las hojas probablemente utiliza el floema.

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. Su efecto es variado en la planta. Favorece el crecimiento celular, la división celular, diferenciación del tejido vascular, el crecimiento del tallo, el inicio de raíces laterales, media la respuesta geotrópica, establece la polaridad del embrión, afecta al envejecimiento y caída de las hojas, retrasa la maduración de los frutos. Otra acción de la auxina es, en combinación con el etileno, promover flores femeninas en las plantas dióicas. La planta morirá si no es capaz de producir auxina.

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. Este gradiente en el tallo y en las ramas ayuda a mantener la morfología del cuerpo de la planta mediante lo que se llama 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.

En las hojas en formación va cambiando su lugar de producción de auxina, desde la parte apical, al inicio, pasa a los bordes de la hoja y posteriormente al centro de ésta en estados más avanzados de su diferenciación. Esto parece estar relacionado con la formación del patrón de nerviación de los haces vasculares de la hoja.

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.

2. Giberelinas

Hay más de 125 tipos diferentes de giberelinas, pero sólo unas tienen actividad biológica. Se producen en tejidos jóvenes, y en semillas y frutos en desarrollo. Participan en la proliferación y crecimiento celular. 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.

3. 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. La primera citocinina se aisló en 1955. 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. Curiosamente, también las sintetizan algas, hongos y bacterias. Las raíces son una fuente importante de esta hormona, que se transportan por el xilema 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 mantenimiento de la actividad de los meristemos apicales, favorecen la formación del tejido provascular en el embrión, participan 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 fase M. Probablemente son las principales responsables del tamaño final de las hojas y de aumentar la densidad de cloroplastos. También participan en la respuesta de la planta a estrés abiótico aumentando o disminuyendo su concentración y favoreciendo la resistencia de la planta.

Por ejemplo, durante la falta de agua, y salinidad y temperaturas extremas. 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.

4. 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 y en semillas. 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, expresándose el etileno justo antes de este periodo. 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, formación de aerénquima en suelos encharcados. A veces tiene efectos opuestos a la auxina.

5. Ácido abcísico

Esta hormona se sintetiza en las raíces y en las hojas maduras, sobre todo, en respuesta al estrés hídrico. En general, en todas aquellas células que tienen cloroplastos o amiloplastos. 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.

6. Brasinoesteroides

Se agrupan en este grupo a moléculas polihidroxis-teroides. Se ha propuesto su participación en procesos como la expansión celular, diferenciación vascular, elongación del tubo polínico y en senescencia. Estas hormonas se unen a un receptor de membrana. Esto provoca la activación de una actividad enzimática que lleva a la desfosforilación de dos factores de transcripción que migran al núcleo y desencadenan toda una respuesta de cambios en la expresión génica.

Bibliografía

Li SM, Zheng H-X, Zhang H-X, Sui N. 2020. Cytokinins as central regulators during plant growth and stress response. *Plant cell reports. Plant Cell Reports.* <https://doi.org/10.1007/s00299-020-02612-1>.

3 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 hierbas 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. La lignina pareció con las plantas vasculares en el Devónico.

La lignina es en realidad un grupo de moléculas formado por una diversidad de organización de sus monómeros. La variedad de lignina es específica de cada tipo celular y muestran diferentes composiciones monoméricas. Hay tres tipos de monómeros denominados unidades H, G y S. 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. Las traqueidas de gimnospermas tienen monómeros tipo G y H, mientras que las traqueidas de árboles de gimnospermas los tipos G. En el esclerénquima, tanto fibras como esclereidas poseen sobre todo monómeros tipo G y 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 la banda de Caspari de monocotiledóneas abundan las unidades tipo G y S y en la de 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 pro-

duce una tasa de germinación menor en semillas de *Arabidopsis*. En la piel de algunos frutos las células favorecen la lignificación lo que facilita la deiscencia.

Numerosos tipos celulares de la planta muestran lignificación de sus paredes celulares. La lignificación de la pared celular ocurre durante la diferenciación de la célula. La lignina también se produce en función de efectos ambientales como heridas, infección por patógenos, sequía, baja temperatura, disminución de nutrientes o exposición a CO₂. La síntesis de la lignina se puede dividir en síntesis de monómeros por parte de la célula, liberación a la pared celular y su posterior enlace para la formación de entramados complejos. Una vez allí, numerosas enzimas oxidativas residentes en la pared, como las fenol-oxidasa, las lacasas y las peroxidasas, producen su polimerización. Curiosamente, la lignificación de una célula puede darse de forma cooperativa, es decir, células vecinas pueden cooperar en la síntesis de monómeros. Según el proceso de activación y los monómeros liberados se crearán diferentes tipos de ligninas. No existe un patrón común de estructura molecular primaria para los diferentes tipos de ligninas. El proceso final de la lignificación es la polimerización de los monómeros en el espacio apoplasto. Las plantas pueden controlar cuándo, dónde y qué tipos de polímeros de lignina se producen. Dependiendo del tipo celular se puede elegir el tiempo de lignificación durante la diferenciación celular, los enzimas que participan en el proceso de polimerización, los tipos de monómeros liberados, los sitios de deposición.

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 celulares 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 los elementos oxidantes se aportan desde las células parenquimáticas vecinas. Además, la lignina se restringe 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

Barros J, Serk H, Granlundz I, Pesquet E. 2015. The cell biology of lignification in higher plants. *Annals of botany*. 115: 1053–1074.

Bogolitsyn KG, Gusakova MA, Krasikova AA. 2021. Molecular self-organization of wood lignin-carbohydrate matrix. *Planta*. 254: 30. <https://doi.org/10.1007/s00425-021-03675-4>.

4 Micorrizas, nódulos

El paso de la vida acuática a la terrestre supone enfrentarse a grandes desafíos. Por ejemplo, la carencia de agua, ausencia de ciertos minerales, un aumento de la radiación, fuertes variaciones de la temperatura. A pesar de eso la tierra fue colonizada hace unos 450 millones de años por organismos pluricelulares fototróficos (realizan fotosíntesis). Hoy en día prácticamente todos los organismos fototrofos que habitan los ecosistemas terrestres se encuentran asociados en forma de mutualismo con los hongos, y otros menos frecuentemente con procariontes. Se incluyen a las algas en los líquenes y a la mayoría de las plantas terrestres. Muchos de los nutrientes y elementos que las plantas necesitan del suelo no son fáciles de obtener, lo que se ve acrecentado en algunos ambientes. Por ello, las raíces de la mayoría de las especies de plantas se han asociado con hongos o con bacterias que cooperan en la obtención de tales recursos. A cambio las plantas les aportan sustancias carbonadas provenientes de la fotosíntesis. Estas asociaciones son por tanto de tipo simbiote. Las asociaciones con los hongos se llaman micorrizas y con las bacterias se llaman nódulos.

1. Micorrizas

La asociación entre hongos y plantas ha sido trascendental para la evolución de las plantas terrestres y la colonización de la mayor parte de los ambientes terrestres, y se cree que se produjo prácticamente al mismo tiempo que las plantas se extendían por los ecosistemas terrestres. A estos hongos se les llama micorrizas u hongos de las raíces. A través de las micorrizas las plantas obtienen más fácilmente nitrógeno, fósforo, minerales, metales, agua, y otras sustancias, mientras que los hongos obtienen nutrientes como azúcares. Las micorrizas, mediante la emisión de largas hifas, incrementan enormemente la región del suelo donde captar elementos para la raíz. Este beneficio que aportan los hongos se ve más claramente en los suelos pobres en nutrientes. Las micorrizas también actúan como una barrera para los patógenos, como mediante la liberación de antibióticos, pero además pueden secuestrar metales potencialmente tóxicos para las plantas. Distintos gru-

pos de hongos se han especializado en formar micorrizas (Figura 1). Las hifas de los hongos pueden penetrar o no en el citoplasma celular, clasificándose así en endomicorrizas y ectomicorrizas, respectivamente.

Distintos grupos de hongos se han especializado en formar micorrizas (Figura 1). Las hifas de los hongos pueden penetrar o no en el citoplasma celular, clasificándose así en endomicorrizas y ectomicorrizas.

Endomicorrizas

Las endomicorrizas forman la simbiosis más antigua y más abundante entre hongos y plantas angiospermas. No forman una vaina densa en torno a la raíz sino que las hifas entran en los tejidos parenquimáticos de la raíz y arborizan en el interior de las células formando arbuscúlos. También forman intracelularmente estructuras a modo de vesículas. Ya en los fósiles más antiguos de plantas se pueden observar estructuras similares a ramificaciones en sus células, por lo que se cree que la endomicorrización fue consustancial con la aparición de las plantas vasculares. Los linajes actuales sin micorrizas es probable que perdieran esta asociación durante la evolución. Los musgos son el único taxón mayor de plantas que no posee micorrizas, probablemente porque son capaces de ser muy tolerantes al estrés hídrico y de nutrientes. Hay dos tipos de endomicorrizas: las arbusculares y las denominadas endofitas arbusculares finas.

Hay dos tipos de endomicorrizas: las arbusculares y las denominadas endofitas arbusculares finas. Las micorrizas arbusculares son probablemente las más abundantes, y la forman los hongos glomeromicotas, que forman parte del filo mucoromicota, subfilo glomeromicotina. Son hongos con hifas no septadas, asexuales y relativamente distantes evolutivamente de otros zigomicetos. Las endofitas arbusculares finas también invaden el interior de las células de las plantas, pero con prolongaciones mucho más finas. Esta endosimbiosis la llevan a cabo hongos endogonaceos y densosporaceos, pertenecientes al orden endogonales.

La morfología de los arbuscúlos parece depender la especie de planta, por ejemplo, por la presencia de mayores o menores espacios aéreos entre las células parenquimáticas. Pero también puede depender de

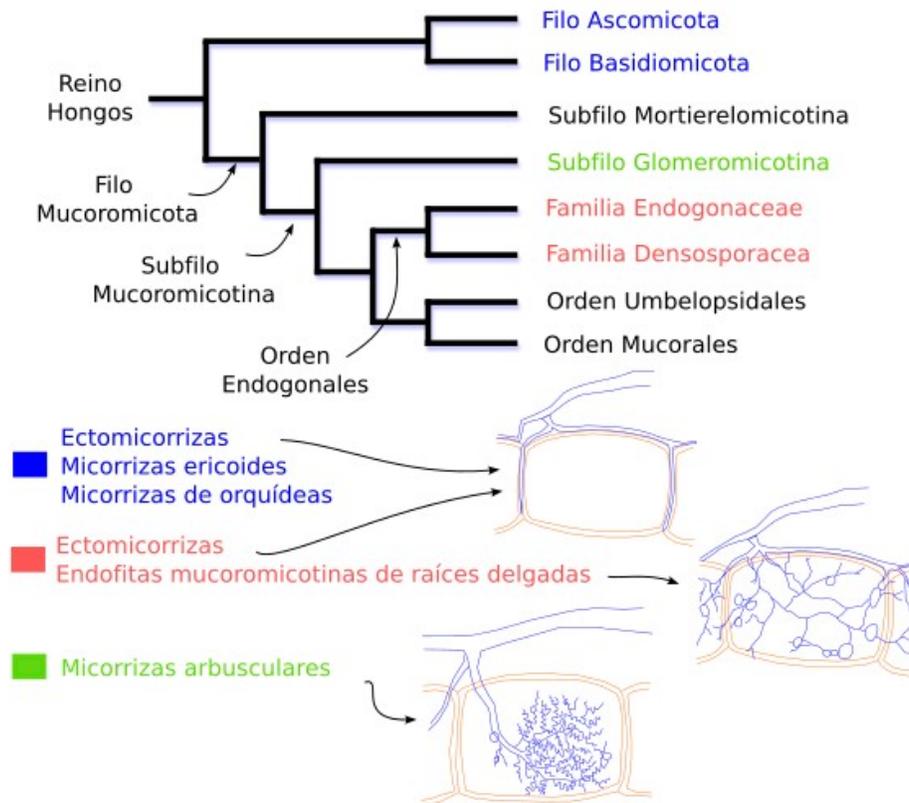


Figura 6: Grupos filogenéticos de hongos indicando el tipo de micorrizas que realizan (adaptado de Prout et al., 2023).

la especie de hongo que forma la micorriza, como su juego de enzimas, diámetro, plasticidad y características mecánicas de las hifas.

La simbiosis entre plantas y endomicorrizas se conoce relativamente bien. La raíz nueva secreta sustancias llamadas estrigalactonas que estimula el crecimiento y ramificación de las hifas cercanas. Por su parte las hifas liberan sustancias que estimulan una reprogramación génica de las células de la planta que permiten la colonización por parte de las hifas. La escasez de nutrientes, sobre todo de fósforo, en el suelo lleva a la planta a liberar más sustancias atrayentes para las hifas. Una vez en contacto se produce una remodelación de los tejidos de la raíz.

Las endomicorrizas actúan también sobre las propiedades del suelo afectando a las propiedades de retención de agua de este y a las conductividad hidráulica mediante la formación de complejos orgánico-minerales, afectando a los que se denom-

ina la estructura del suelo. Se ha demostrado que las micorrizas arbusculares son capaces de suministrar agua a la planta, aunque la proporción que este agua supone respecto a la captada directamente por la planta no parece muy elevada. Ectomicorrizas

Las ectomicorrizas forman una vaina de hifas alrededor de las raíces llamada manto. También hay hifas en la raíz pero no penetran en la células sino que se extienden entre las células de la epidermis y la células de la corteza externa, formando lo que se llama la red de Harting. Alejadas del manto, las hifas extramatriciales forman una red que se extiende por el suelo. Este tipo de asociación se produce en grandes árboles como coníferas y robles, además de algunos arbustos. En los bosques de climas templados y boreales predomina las ectomicorrizas, que pertenecen a los grupos basidiomicota y ascomicota con 3 especies de hongos predominantes. Todas ellas son hifas separadas. Esta red de hifas pueden incluso conectar

raíces de diferentes individuos y especies. Se ha demostrado que las especies que tienen raíces gruesas o con muy pocos pelos radicales dependen más de las micorrizas para captar recursos del suelo. Se ha visto además que la presencia de micorrizas está correlacionado con una disminución del número de pelos radicales. Las ectomicorrizas se han desarrollado de manera independiente durante la evolución haciendo que no sea un grupo de hongos homogéneo. Probablemente reemplazaron a las endomicorrizas en las especies en las que aparecen. Aún hoy se pueden encontrar especies en las que coexisten endo y ectomicorrizas, tales como algunas angiospermas y gimnospermas.

Los metales pesados no esenciales para las plantas y suelen ser tóxicos, incluso en muy bajas concentraciones, afectando el crecimiento normal: pueden reducir la biomasa, la tasa de germinación, longitud de ramas y raíces, afectan a la producción de carotenoides, inducir estrés oxidativo, etcétera. Los hongos ectomicorrizas tienen unos mecanismos eficientes para contrarrestar los metales pesados. Una manera de protección de los hongos es la liberación de ácidos orgánicos que se asocian con los metales y los hacen no disponibles, o los pueden secuestrar en sus propias paredes celulares.

Aunque se ha popularizado la idea de que la hifa podría comunicar árboles y plantas alejadas físicamente, y permitir una comunicación entre todos los individuos de un bosque, surgiendo la idea de un bosque como un ser vivo en su conjunto, o de que los árboles más grandes podrían comunicarse y suministrar alimento a las plántulas pequeñas, no hay evidencias de que la transmisión de carbono u otros componentes a través de las hifas del suelo sea relevante, si es que existe en absoluto. Otros

Otro tipo de asociación con hifas septadas se observa en las raíces de los ericales, donde hongos del tipo ascomicetes forman endo y ectomicorrizas. Las orquídeas se asocian con basidiomicetes, los cuales forman endomicorrizas. Es interesante que las algas terrestres también han interactuado con los hongos a lo largo de su historia evolutiva, por ejemplo, formando los líquenes. Estas asociaciones han aparecido numerosas veces, tanto con hongos basidi-

omicetes como ascomicetes. Estas algas son capaces de vivir en ambientes en los que las plantas vasculares no podrían hacerlo, gracias a su asociación con los hongos. Probablemente los líquenes actuales surgieron tras la colonización terrestre de las plantas. Las algas multicelulares rojas, pardas y verdes en las zonas intermareales pueden tener hongos ascomicetos intracelularmente en el talo. 2. Nódulos

La asociación entre bacterias y raíces forma una estructura nodosa que se denomina nódulo, que es el lugar donde se produce la fijación del nitrógeno que incorpora la planta.

Las plantas no pueden obtener el nitrógeno gaseoso del suelo ni de la atmósfera. Las plantas carecen de la enzima nitrogenasa, que es capaz de fijar nitrógeno atmosférico en una forma que se puede usar para sintetizar proteínas. El nitrógeno gaseoso (N₂) representa el mayor reservorio de nitrógeno de la Tierra. La fijación de este nitrógeno en una molécula (amonio: NH₃) que pueda ser usada por las células sólo la llevan a cabo las procariotas, tales como las cianobacterias y las bacterias del suelo, llamadas en conjunto rizobias. Este amonio que se produce en el suelo es el que usan las plantas para sintetizar otras moléculas importantes como proteínas y ácidos nucleicos. Las bacterias aportan el amonio y las plantas a cambio proporcionan moléculas carbonadas, además de un ambiente en el que vivir, puesto que las bacterias viven en el interior de las raíces.

Bibliografía

Cavagnaro TR, Gao L-L, Smith FA, Smith SE. 2001. Morphology of arbuscular mycorrhizas is influenced by fundal activity. *New phytologist*. 151: 469-475.

Henriksson N, Marshall J, Högborg MNH, Högborg P, Polle A, Franklin O, Näsholm T. 2023. Re-examining the evidence for the mother tree hypothesis resource sharing among trees via ectomycorrhizal networks. *New phytologist*. 239: 19-28.

Prout JN, Williams A, Wanke A, Schornack S, Ton J, Field KF. 2023. Mucoromycotina 'fine root endophytes': a new molecular model for plant-fungal mutualisms? *Trends in plant sciences*. doi: 10.1016/j.tplants.2023.11.014.

Robinson GG, Ammer C, Polle A, Bauhus J, Aloni R, Annighöfer P, Baskin TI, Blatt MR, Bolte A, Bugmann H, Cohen JD, Davies PJ, Draguhn A, Hartmann H, Hasenauer H, Hepler PK, Kohnle U, Lang F, Löff M, Messier C, Munné-Bosch S, Murphy A, Puettmann KJ, Quiroz-Marchant I, Raven PH, Robinson D, Sanders D, Seidel D, Schwechheimer C, Spathelf P, Steer M, Taiz L, Wagner S, Henriksson N, Näsholm T. 2023. Mother trees, altruistic fungi, and the perils of plant personification. *Trends in plant sciences*. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2023.08.010>

Selosse M-A, Le Tacon F. 1998. The land flora: a phototroph-fungus partnership? *Tree*. 13: 15-20. doi: [10.1016/S0169-5347\(97\)01230-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01230-5).

5 Raíces laterales

El origen de las raíces se cree que fue en el Devónico tardío, y que ocurrió en las licofitas. La primera evidencia de ramificación proviene de las plantas terrestres que producían otras raíces mediante división dicotómica de su ápice radicular. La dicotomía permanece restringida a las licofitas. Éstas no se consideran como raíces laterales. La aparición de verdaderas raíces laterales parece haber emergido al menos dos veces de manera independiente durante la evolución a partir de las eufilofitas. Las dicotiledóneas desarrollan la raíz principal a partir del embrión, mientras que las monocotiledóneas desarrollan raíces principales y adventicias desde el tallo. A pesar de las diferencias en su origen, estos tres tipos de raíces principales desarrollan raíces laterales postembrionariamente.

Las raíces secundarias se originan después del periodo embrionario y determinan la organización radicular de la planta. Se dan en las plantas con sistemas radicales ramificados y pueden surgir raíces laterales de primer orden, cuando salen de la eje radical inicial, o de segundo orden, tercer orden, etcétera, cuando lo hacen de otras raíces laterales, alcanzando una complejidad que depende del tipo de planta. En las plantas con semillas, 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, aunque puede variar dependiendo de la especie. 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. En las pteridofitas y en algunas especies de cereales las raíces laterales surgen también de la endodermis, mientras que el periciclo puede par-

ticipar o no.

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 el 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. La nueva raíz lateral necesita de un centro quiescente y del nicho de células iniciales alrededor de él que son necesarias para la nueva raíz. Estas estructuras se forman en algunas especies en el primordio radical, mientras que en otras lo hacen una vez que la raíz lateral ha emergido.

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 quedan integradas 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, Laplace L, Beeckman T, Bennett MJ. 2009. Arabidopsis lateral root development: an emerging story. *Trends in plant science*. 14:399-408.

Singh H, Singh Z, Casimiro I, Kashyap R, Yadav SR. 2023. Lateral root branching: evolutionary innovations and mechanistic divergence in land plants. *New phytologist*. 238: 1379-1385. DOI: 10.1111/nph.18864