

A detailed microscopic image of a plant seed cross-section, showing various layers of tissue. The outermost layer is a thin, dark brown cuticle. Below it is a thick, multi-layered seed coat (testa) with a complex, porous structure. The inner part of the seed is filled with a large, pale, granular cotyledon, which is the main food source for the developing embryo. The overall appearance is that of a well-developed, mature seed.

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Órganos vegetales

SEMILLA

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Abril 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	Introducción	1
2	La semilla	3
3	Semilla. Imagen.	8

1 Introducción

En esta sección del Atlas vamos a describir los órganos de las plantas vasculares, y cómo se organizan los tejidos en cada uno de ellos. Se estima que hay más de 250 mil especies de plantas vasculares. Sus ancestros son probablemente las algas verdes, puesto ambos, plantas vasculares y algas verdes, tienen clorofila a y b, almacenan almidón verdadero en los cloroplastos, tienen células con flagelos móviles, tienen fragmoplasto y forman una placa celular durante la división celular. Las algas más próximas evolutivamente parecen ser las de la familia Charophyceae. Sin embargo, las plantas vasculares han creado por sí solas un cuerpo muy complejo, resultado de una larga evolución, que presenta órganos muy especializados y adaptados a la vida terrestre.

Estos órganos son la raíz, que además de fijar la planta al suelo, toma de éste el agua y las sales minerales disueltas, el tallo, que sirve de soporte a las hojas, flores y frutos, y conduce el agua y las sales minerales desde la raíz a las hojas y las sustancias elaboradas en las hojas a las zonas de crecimiento y a las raíces. Las hojas son órganos especializados en captar energía solar, producir sustancias orgánicas por medio de la fotosíntesis y liberar vapor de agua mediante la transpiración, además de estar diseñadas para ofrecer poca resistencia al viento.

En la fase reproductiva de algunas plantas aparecen las flores o inflorescencias, las cuales son consideradas como órganos o, según algunos autores, como un conjunto de órganos que se dividen en parte estéril y en parte fértil. En las flores se forman las macroesporas o gametos femeninos y las microesporas o gametos masculinos. En ellas tiene lugar la fecundación que da lugar a un embrión, el cual quedará latente hasta la germinación. La semilla, también originada en la flor, está formada por el embrión y por tejido nutritivo. La semilla está rodeada por tejidos, carnosos o no, que forman conjuntamente el fruto. La germinación, desarrollo del embrión de la semilla, dará lugar a una nueva planta.

Prácticamente todos los órganos están formados por tres sistemas de tejidos:

El sistema de **protección**, formado por epidermis y peridermis, se sitúa en la parte superficial de los órganos.

El sistema **fundamental**, formado por parénquima y por los tejidos de sostén, se dispone debajo del sistema de protección, y en tallos y raíces se extiende hasta la médula.

El sistema **vascular**, formado por los tejidos conductores xilema y floema, se dispone en diferentes partes y con diferentes organizaciones según el órgano y tipo de planta.

Estos sistemas se distribuyen de manera característica según el órgano, la fase del desarrollo de la planta y según el grupo de plantas a la que pertenezca dicho órgano.

La organización interna de estos sistemas de tejidos en tallos y raíces es variable dependiendo de si el crecimiento es primario o secundario. El crecimiento primario se da en monocotiledóneas y dicotiledóneas herbáceas, además de en los tallos jóvenes de dicotiledóneas leñosas y gimnospermas. El crecimiento secundario se da en dicotiledóneas leñosas y gimnospermas. Las diferencias entre un tipo de crecimiento y otro se basan en la organización de los haces vasculares y de los meristemos. En el crecimiento primario se produce sobre todo crecimiento en longitud mientras que en el secundario se produce sobre todo crecimiento en grosor. Aunque el crecimiento secundario está restringido a plantas actuales con semillas, los fósiles indican que los helechos y los licopodios, plantas sin semillas, tuvieron crecimiento secundario, no dejando ningún descendiente. Las plantas con semillas parece que descubrieron el crecimiento secundario hace unos 400 millones de años.

Vamos a describir las diferencias entre órganos de gimnospermas y angiospermas, y dentro de estas últimas distinguiremos entre monocotiledóneas y dicotiledóneas.

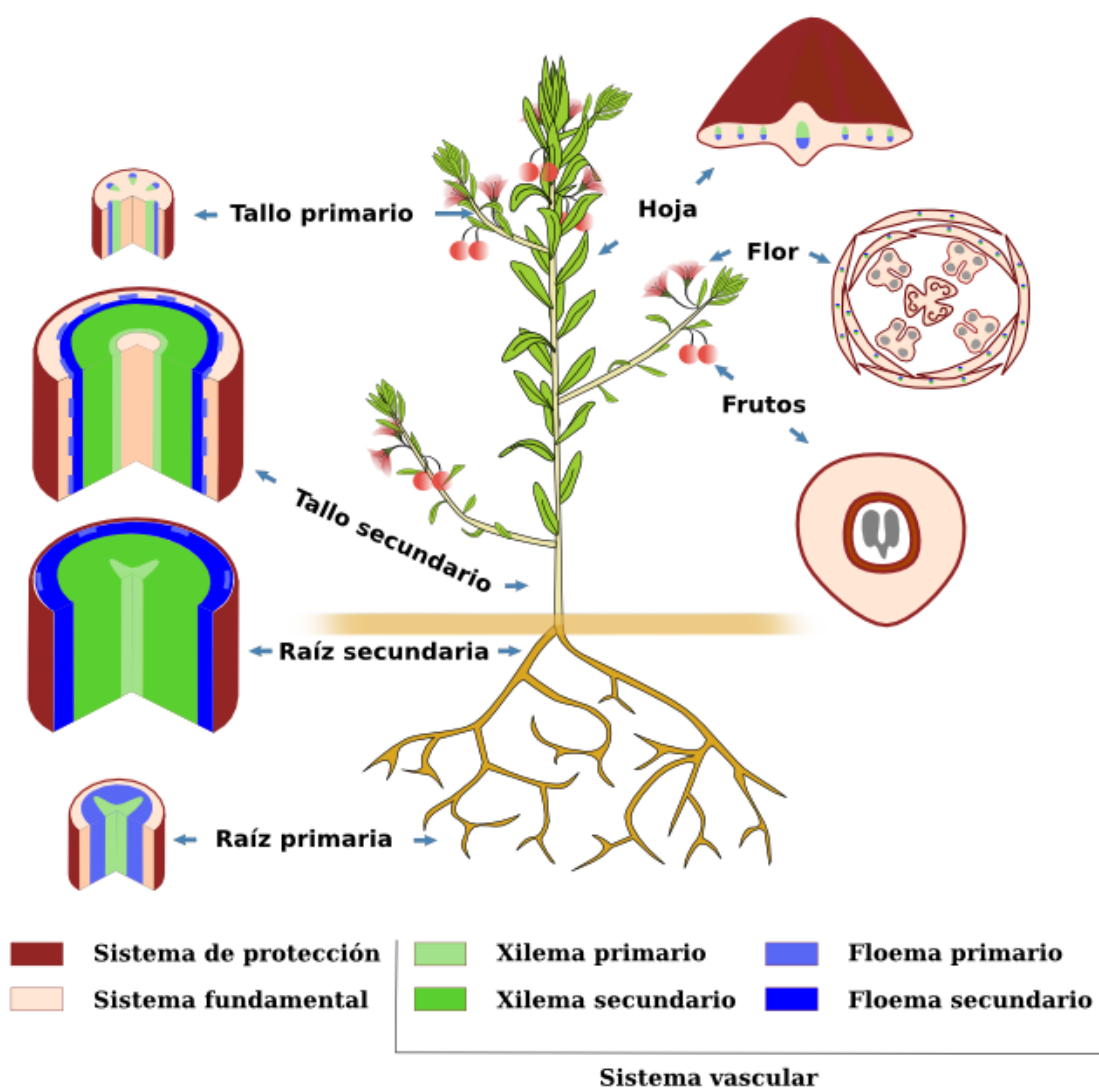


Figura 1: Esquema de los principales órganos de una planta vascular dicotiledónea..

2 La semilla

La semilla se forma a partir del rudimento seminal, localizado en el ovario de las flores, tras producirse la fecundación por los granos de polen.

1. Fecundación

El grano de polen es transportado por el viento o por algún insecto al estigma del pistilo de la flor. A esto se le llama polinización. Entonces ocurre la germinación del grano de polen. Éste emite una prolongación denominada tubo polínico, que crece por los tejidos internos del estigma, estilo y ovario hasta alcanzar el gametofito femenino localizado en el rudimento seminal del ovario (Figura 2). Durante la germinación del grano de polen, el núcleo generativo se divide en dos núcleos denominados espermáticos o germinativos. Así, en el frente de crecimiento del tubo polínico van tres núcleos, uno denominado vegetativo seguida por los dos núcleos denominados germinativos o espermáticos. Se cree que el núcleo vegetativo es el responsable de la formación y alargamiento del tubo polínico, que no es más que una prolongación de la pared interna (intina) del grano de polen que sale a través de algún poro de la pared externa (exina). Hay que tener en cuenta que es un recorrido de una enorme distancia a lo largo del estilo de la flor. Si alcanza el rudimento seminal por la chalaza la fecundación se denomina chalazogámica y si entra por el micropilo se denomina porogámica. Cuando el tubo polínico se aproxima al saco embrionario, una de las células sinérgidas del gametofito femenino empieza a deteriorarse, en preparación para la entrada de la punta del tubo polínico. Tras la entrada en el saco embrionario, el núcleo germinativo más avanzado se fusiona con los núcleos polares del gametofito femenino formando el endospermo triploide. El núcleo germinativo rezagado se fusiona con el óvulo formando el cigoto diploide. Completando así la doble fecundación, que es una de las características más destacadas de la fecundación de las angiospermas. El cigoto dará lugar al embrión y comenzará entonces la fase esporofito

En este estado el rudimento seminal consta del saco embrionario, rodeado por la nucela, y uno o dos tegumentos, todo ello unido a la pared del carpelo por el funículo. Al menos un vaso primario formado antes

de que lo haga el endospermo suministra nutrientes al rudimento seminal. Este haz entra por el funículo y se extiende hasta el polo de la chalaza a través del tegumento externo.

2. Partes de la semilla

Se pueden distinguir diferentes partes en una semilla:

Embrión

El proceso que lleva desde el cigoto hasta el embrión se denomina embriogénesis, durante la cual se establecen dos ejes: el apical-basal (tallos-raíz) y el radial (interno-superficial). La primera división del cigoto produce dos células, una apical y otra basal. La apical dará lugar al embrión. La basal es grande y vacuolada, y dará lugar al suspensor, que es una estructura encargada de anclar el embrión a la zona del micropilo y llevará nutrientes al embrión.

Los derivados de la célula apical darán primero a una masa de células redondeada denominada proembrión, que se alargará y crecerá en tamaño. Tras ellos comenzará la diferenciación celular. Se forma el protodermo en la periferia, el meristemo fundamental y el procambium internamente. Estos son los tres meristemos primarios. A medida que el embrión se desarrolla, la actividad meristemática quedará confinada a los extremos del embrión o meristemos apicales.

El embrión maduro, antes de que la semilla entre en dormancia, consta de varias partes: un epicótilo (encima de los cotiledones) que tiene un meristemo apical, los dos cotiledones, y el hipocótilo (debajo de los cotiledones) que tiene a los primordios del tallo y de la raíz. Si se observa una zona de tallo más diferenciada en el epicótilo se denomina plúmula, y si se observa de raíz en el hipocótilo se llama radícula.

La mayoría de las angiospermas son dicotiledóneas o monocotiledóneas. En el caso de las dicotiledóneas, el cigoto se divide en dos por medio de un tabique longitudinal, separando los futuros cotiledones. Los cotiledones son estructuras a modo de hoja que sirven de almacén o son absortivas y que están conectados vascularmente con el embrión. Pueden almacenar sustancias de reserva para la germinación y entonces sue-

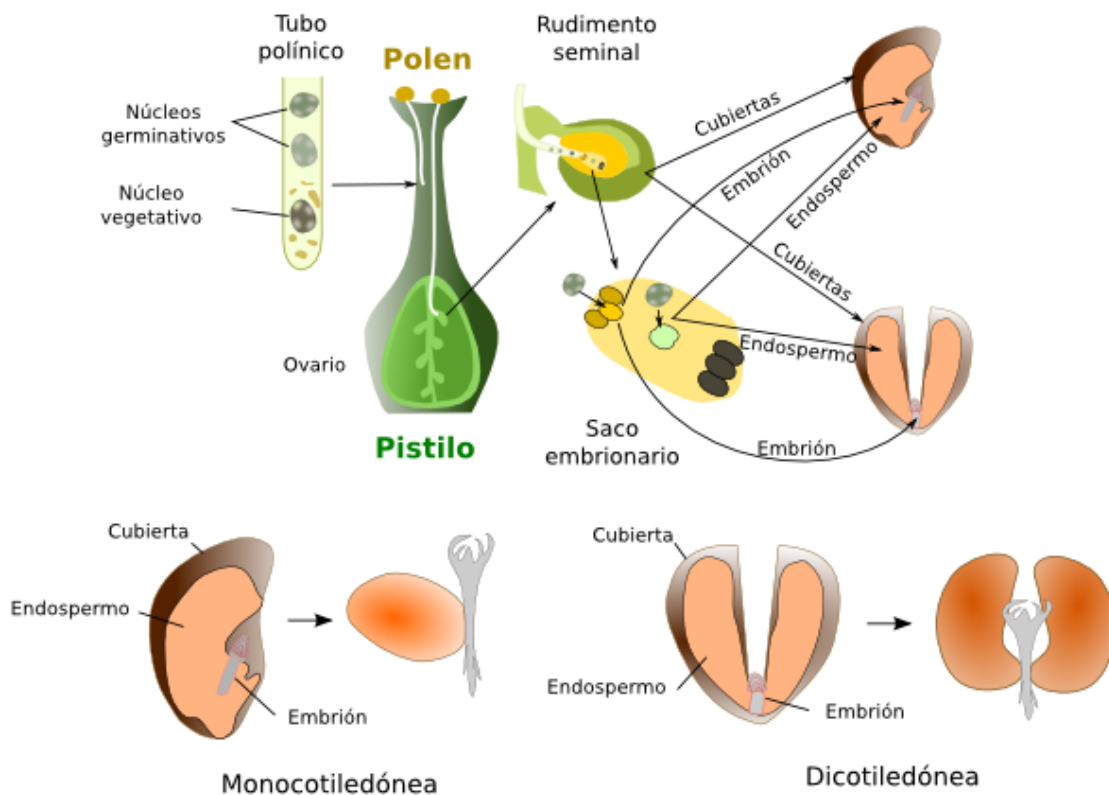


Figura 2: Esquema de la fecundación en una flor donde las cubiertas de la semilla se forman a partir del tegumento del rudimento seminal y el endospermo a partir de la unión de un núcleo germinativo con los núcleos centrales o polares, dando lugar a células triploides. El embrión se formará a partir de la unión entre la ovocélula y un núcleo germinativo. (Ver la página de la flor para identificar las diferentes partes del rudimento seminal y del saco embrionario).

len tener un aspecto carnoso. En monocotiledóneas, y algunas dicotiledóneas, el cotiledón es absortivo y las reservas de alimento del embrión se almacenan en otra parte de la semilla, de manera que el cotiledón es un estado intermedio en la transferencia de sustancias de reserva desde la semilla al embrión. Si los cotiledones tienen tejido de reserva no contienen meristemo, pero si van a realizar la fotosíntesis mantienen algún potencial meristemático. Los cotiledones están unidos al eje embrionario en un punto llamado nodo y se abren hacia afuera como un libro. El desarrollo de los embriones de monocotiledóneas es similar al de dicotiledóneas, pero con el embrión más alargado, debido sobre todo a la presencia de un solo cotiledón. Las gramíneas tienen un embrión con un epicótilo que tiene un meristemo apical rodeado por primordios foliares que forman una vaina llamada coleóptilo, y una raíz con una vaina llamada coleorriza.

Endospermo

Es un tejido nutritivo que se encuentra a un lado del embrión o rodeándolo. En el caso de las angiospermas procede de la fusión de un núcleo generativo con los dos núcleos centrales del saco embrionario formando un tejido triploide llamado endospermo secundario. En el caso de las gimnospermas este tejido nutritivo es haploide y se denomina endospermo primario. El endospermo es un tejido de reserva que proporciona nutrientes al embrión y a las primeras fases del desarrollo de la planta. Las células nutricias almacenan granos de almidón o proteínas que pueden formar gránulos amorfos llamados glútenes o complejos proteicos cristalizados llamados granos de aleurona. En algunas especies de angiospermas hay un tejido de reserva adicional formado por células de la nucela, que es una parte del rudimento seminal, y que forma el denominado perispermo, aunque en la mayoría de

las semillas la nucela no está presente.

Las semillas que contienen endospermo en estadios maduros se denominan semillas endospermicas o albuminosas, mientras que hay algunas que lo consumen en los primeros estadios de la maduración y se denominan semillas no endospermicas o exalbuminosas. Estas últimas almacenan el material de reserva sólo en los cotiledones, como ocurre en el guisante, judías o mostaza.

Cubiertas protectoras

Las envueltas de la semilla son de origen materno y surgen a partir de los tejidos que rodean al óvulo. La formación de la cubierta está inhibida antes de la fecundación y la fecundación elimina esta inhibición permitiendo el desarrollo de la cubierta. La cubierta se origina principalmente a partir de los tegumentos interno y externo del rudimento seminal, los cuales se convertirán en el tegmen y la testa de la semilla, respectivamente. Normalmente tegmen y testa están unidos y es difícil separarlos, excepto en algunas plantas como las judías. Conjuntamente se denominan epispermo o cubierta seminal. El tegmen es normalmente delgado y flexible, mientras que la testa es dura. En la superficie de la testa se sitúa una capa de células a modo de epidermis que desarrollan una cutícula que supone una barrera física para el agua y agentes externos, pero es semipermeable a los gases. A veces, en la cubierta, se pueden encontrar moléculas denominadas genéricamente defensinas, que son repelentes o tóxicos frente a patógenos o herbívoros. En algunas especies hay un elemento adicional de protección consistente en sustancias tóxicas. En general las células de las envueltas se convierten en células con paredes celulares más gruesas, y algunas se diferencian en esclereidas de diversos tipos, aunque también puede haber capas de aerénquima y clorénquima entremezclados.

Histológicamente hay una gran variedad en la organización de la cubierta de las semillas según las diferentes especies de plantas, y estas envueltas protectoras pueden proceder de las células de la nucela o incluso del saco embrionario. En *Arabidopsis* la cubierta de la semilla consta de 5 capas: tres internas y dos externas que forman que forman el denominado tegumento. El endotelio es la más interna,

las otras dos siguientes se funden a medida que se desarrolla la semilla. Las dos externas son las que sufren una mayor diferenciación y forman una capa subepidérmica y otra epidérmica. La subepidérmica forma una pared gruesa, mientras que epidérmica forma una capa de mucílago. En las leguminosas la cubierta está formada por muchas capas que incluyen macro y osteoesclereidas en las capas externas y parénquima en las internas. En los cereales el endotelio y el integumento externo forman dos capas de células, tomando el pericarpo parte de la función de la cubierta de la semilla.

Las cubiertas protectoras adquieren una gran consistencia la mayoría de las veces, fundamentalmente por la acumulación de esclereidas, aunque otras veces pueden llegar a ser carnosas. La testa, tanto de monocotiledóneas como de dicotiledóneas, están marcadas normalmente con relieves y texturas, a veces estructuras a modo de alas. Una característica de la cubierta es que debe mantener protegida a la semilla del exterior, pero al mismo tiempo debe sentir el ambiente para permitir la germinación cuando las condiciones son adecuadas. En muchas especies la capa epidérmica produce una cutícula que hace de barrera impermeable entre el exterior y la semilla, que no pueden cruzar ni virus ni bacterias, pero sí débilmente los gases. En la superficie de las semillas siempre hay una cicatriz denominada hilio que corresponde al punto de unión del rudimento seminal con el funículo, pequeño cordón que une la semilla a la pared del ovario. También hay una pequeña abertura denominada micropilo, punto de entrada del tubo polínico, por donde puede entrar el agua para favorecer la germinación. En muchas cubiertas de semillas existen cloroplastos funcionales, aunque parece que su función es más para percibir las condiciones externas que para producir energía.

3. Vascularización

Hay semillas, como las de las orquídeas, que pueden ser de unas 200 μm de diámetro. Estas semillas no tienen sistema vascular y los nutrientes y señales hormonales viajan por vía apoplástica. En semillas medianas y grandes se desarrollan sistemas vasculares, más complejos cuanto más grande es la semilla. En algunas semillas los haces vasculares terminan en la

unión del funículo con el óvulo o en la zona de unión entre placenta y chalaza, mientras que en otras se extienden por toda la semilla. Estos haces vasculares están embebidos en tejido parenquimatoso conectado por plasmodesmos, lo que facilita la difusión de las moléculas transportadas por el tejido vascular.

4. *Dispersión*

Para favorecer la dispersión algunas semillas poseen modificaciones de sus cubiertas tales como espinas, alas o paracaídas. Otro mecanismo de dispersión es cuando los animales las ingieren pero no las digieren, por ejemplo, cuando comen los frutos. Las semillas son liberadas junto con las heces.

5. **Dormancia.**

La semilla supuso un gran avance para el paso de un medio acuático a otro terrestre. Una de las grandes ventajas fue la capacidad para estar en estado de dormancia entre el momento de su liberación y el de la germinación. La dormancia es un estado de la semilla en el cual la tasa metabólica, o tasa de reacciones químicas dentro de la célula, disminuye, por lo que necesita muy poca energía, oxígeno o agua. Una combinación de factores externos como luz, agua, temperatura y sustancias químicas pueden terminar con este periodo. Esto permitió iniciar el crecimiento bajo condiciones favorables. Este estado de quietud se consigue gracias a barreras biológicas creadas por la propia semilla, sus cubiertas, pero también a una detención de los procesos fisiológicos en el embrión y otros tejidos de la semilla.

La dormancia, o más bien, la salida de la dormancia puede estar controlada por el embrión, por el endospermo, por la cubierta o por una combinación de éstos. Al contrario que los animales, los embriones de las plantas pueden permanecer durmientes, permitiendo que una generación de semillas puede producir plantas nuevas durante varios años. Como curiosidad, se han encontrado semillas de más de 2000 años, en estratos, y han sido capaces de germinar y dar una planta adulta. Este caso es extremo, pero puede haber semillas durmientes durante 20 años.

Las cubiertas de las semillas impiden que se dispersen los inhibidores del crecimiento, que en la mayoría de las plantas es principalmente el ácido

abscísico, una hormona vegetal. Por otro lado el ácido giberélico promueve la germinación. En *Arabidopsis* la relación en la semilla de ácido abscísico /ácido giberélico es la que condiciona la salida o no de este periodo de dormancia. Otras hormonas como la auxina, el etileno y el ácido jasmónico también participan en la finalización de la dormancia e inicio de la germinación.

Las semillas de una misma especie no abandonan la dormancia al mismo tiempo, sino que incluso en condiciones favorables hay semillas que no iniciarán la germinación. En ocasiones hay señales como el fuego, aparentemente no favorables, que facilitan la salida de la dormancia. Hay una estrategia de la mejor apuesta, es decir, algunas semillas saldrán de la dormancia bajo ciertas señales favorables, pero no lo harán todas. Las que no germinen tendrán que esperar a otra situación favorable. Otra estrategia es producir semillas morfológicamente diferentes o químicamente diferentes. Se ha demostrado que incluso semillas genómicamente idénticas tienen variabilidad en los tiempos de germinación, la cual puede ser generada por procesos estocásticos que generan un “ruido transcripcional”, es decir, la expresión un tanto aleatoria de genes. Todas estas estrategias van encaminadas a repartir la germinación de una población de semillas en el tiempo, y así, como población, posibilitar la aparición de plantas en distintas condiciones y a distintos tiempos. Se ha propuesto que cada semilla tiene una relación distinta de ácido abscísico/ácido giberélico y que esto determina las condiciones de salida de la dormancia. El endospermo y el embrión de la semilla producen ácido abscísico, y el endospermo parece ser un elemento clave en el valor de esta relación entre hormonas. Sin embargo, la decisión de iniciar la germinación la toman células de la radícula del embrión.

6. Germinación Es el proceso mediante el cual el embrión de la semilla se activa, se desarrolla y crece hasta la emisión de una radícula. La germinación se inicia normalmente con una entrada de agua a través del micropilo, residuo del tubo polínico producido durante la fecundación. Estas cubiertas son normalmente impermeables al agua por su cutícula con contenido en ceras. Cuando se elimina la impermeabilidad por los elementos, hongos o patógenos, o por el paso por el tracto de los animales, el agua entra

y también el oxígeno y los inhibidores son neutralizados. Se produce entonces un aumento del tamaño de las células del embrión, para lo que tienen que relajar sus paredes celulares. La división celular no es frecuente en este primer paso de la germinación. En *Arabidopsis*, la extensión celular se da sobre todo en la región del hipocótilo próxima a la radícula y en la zona de transición. Esta expansión lleva a la ruptura de la testa y es tanto longitudinal como radial, lo que crea presión en todas las direcciones. Le sigue una activación del metabolismo y una nueva fase de incorporación de agua acompañada de la emisión de la radícula, donde se considera que la germinación se ha completado. Durante la germinación el embrión emplea el material de reserva almacenado en el endospermo o en los cotiledones. La germinación ocurre en condiciones determinadas, las cuales dependen de la especie de planta. El endospermo se tiene que debilitar para permitir la germinación, normalmente por una señal del embrión y una producción de hormonas, sobre todo las giberelinas.

En las plantas dicotiledóneas es la radícula la primera estructura en crecer. Esto ocurre a al mismo

tiempo que el tejido provascular se transforma en xilema y floema funcionales. Posteriormente se desarrolla el epicótilo para dar lugar al tallo. Hay germinaciones epigeas, donde la semilla es sacada sobre la superficie de la tierra por la actividad proliferativa del hipocótilo, mientras que la hipógea es en la que queda la semilla bajo tierra.

Bibliografía

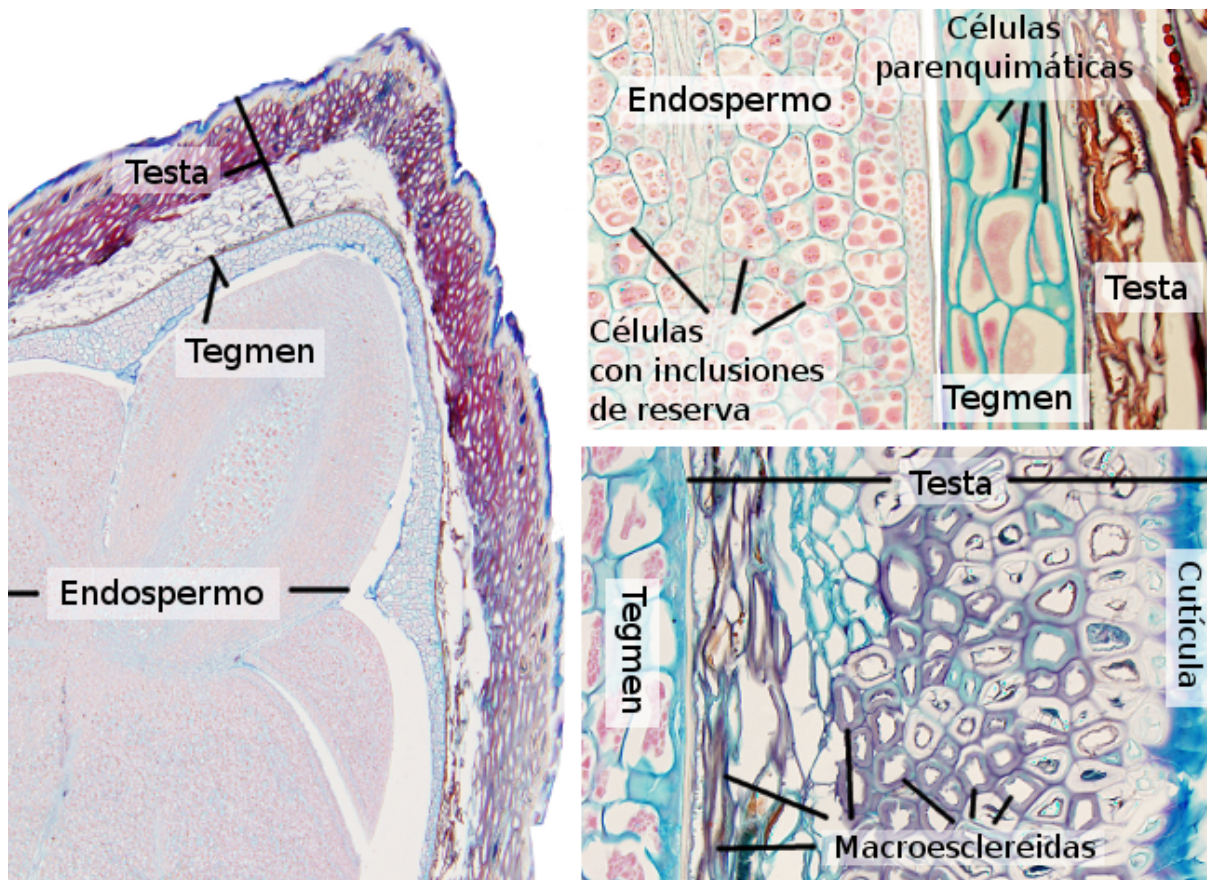
Finch-Savage WE, Leubner-Metzger, G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New phytologist*. 171: 501-5023.

Radchuk V, Borisjuk L. 2014. Physical, metabolic and developmental functions of the seed coat. *Frontiers in plant science*. 5: 510.

Sharma E, Majee M. 2023. Seed germination variability: why do denetically identical seeds no germinate at the same time? *Journal of experimental botany*. 75: 3462-3475.

Steinbrecher T, Leubner-Metzger G. 2018. Tissue and cellular mechanics of seeds. *Current opinion in genetics and development* . 51: 1-10.

3 Semilla. Imagen.



Órgano: semilla.

Especie: manzano (*Malus domestica*).

Técnica: corte de parafina teñido con safranina/azul alcian.

La parte más variable de una semilla son los tegumentos seminales, su estructura varía enormemente entre especies. En la foto se muestra una imagen de la semilla de un manzano. Superficialmente se encuentra la testa, la cual posee una gruesa cutícula que protege a la semilla del aire y del agua. Bajo la cutícula hay una capa ancha de células de paredes muy gruesas y con punteaduras areoladas (no se aprecian en la imagen) que forman una empalizada de

protección. Estas células, denominadas células de Malpighi, son en realidad macroesclereidas. Hay dos capas de macroesclereidas, una orientada perpendicularmente a la superficie del corte y otra más profunda paralela a la superficie del corte. Más internamente se encuentra el tegmen, formado por células de paredes finas y de tipo parenquimático. El tegmen envuelve al endospermo, que está formado por células que contienen inclusiones o granos con material nutricional que servirá al crecimiento del embrión. Estos granos suelen contener almidón y se denominan glútenes.