

"Tejidos que constituyen el cuerpo de las Plantas Superiores".

Este módulo es el segundo del curso. Desde la Célula a la Fotosíntesis en las Plantas Superiores" organizado por el Área de Actualización y Perfeccionamiento en la Enseñanza de la Biología (A.P.E.B.) de la Olimpiada Argentina de Biología.

Los propósitos del presente módulo son:

- ✓ Establecer el origen ontogenético, la función y ubicación en el cuerpo de la planta de los tejidos que la constituyen.
- ✓ Reconocer las características particulares de los distintos tejidos asociados al proceso de fotosíntesis en las plantas superiores.

En todos los organismos pluricelulares la diferenciación celular ha permitido un cierto grado de especialización y división del trabajo entre sus células. Sin embargo, el ser vivo es mucho más que la suma algebraica de sus componentes, es el resultado de la integración celular, caracterizada por la asociación cooperativa y competitiva de sus elementos celulares. Es así que las células se organizan en tejidos. Desde un punto de vista estructural los tejidos vegetales se clasifican en simples cuando están constituidos por un solo tipo de células (ej.: parénquima, colénquima) y en complejos cuando están formados por el agregados de distintos tipos celulares, donde cada uno de ellos cumple una función definida (ej.: epidermis, xilema, floema).

En sentido amplio todos los tejidos de la planta derivan de la proliferación y la diferenciación celular, de una sola célula diploide, el cigoto. La transformación del mismo en embrión, y de éste en una planta adulta, implica una serie de procesos, como son la división, el crecimiento y la diferenciación de las células, que se van agrupando en tejidos.

Las plantas superiores presentan un elevado grado de organización, tal es así que se observa una clara división entre el tejido embrionario y los tejidos adultos.

Contenidos previos

Para abordar estos contenidos se deberán tener presentes los conceptos de:

- Tejidos, Órganos
- Diferenciación celular
- Filogenia y Ontogenia

Con la finalidad de ir logrando relaciones significativas entre los módulos del curso, le sugerimos que antes de abordar esta información recupere los mencionados conceptos.

ORIGEN ONTOGENÉTICO DE LOS TEJIDOS VEGETALES

Durante las primeras etapas del desarrollo del embrión, la división celular tiene lugar en todas las células del joven organismo, pero como resultado de su crecimiento y transformación en una planta adulta, esa capacidad de proliferar queda como atributo exclusivo de las células de ciertas partes del cuerpo de la planta. Estas zonas de tejidos embrionarios que persisten en la planta durante toda su vida, son los *meristemas*. La limitación de la actividad proliferativa a sólo algunas regiones del cuerpo de la planta aparece conforme se avanza en la escala filogenética. Las plantas no vasculares más primitivas presentan células muy semejantes entre sí en cuanto a su estructura y función, mientras que al producirse la evolución de los tejidos, la función de la división celular queda separada de las otras funciones y limitada a los meristemas.

La existencia de meristemas es una cualidad que diferencia claramente a las plantas de los animales. En las plantas, el crecimiento puede tener lugar durante toda la vida debido a la actividad de los meristemas, mientras que en los animales, por el contrario, el crecimiento cesa casi por completo cuando se llega a la madurez. Los meristemas no sólo dan lugar a un aumento en el número de células del vegetal, sino que también se perpetúan por sí mismos, para lo cual algunas de sus células permanecen como tales, conservando la capacidad de dividirse, sin sufrir diferenciación celular.

La *diferenciación celular* es un proceso que implica crecimiento y especialización anatómica y funcional de las células. Las células que se diferencian pierden gradualmente las características embrionarias y llegan a su estado maduro formando parte de los tejidos adultos. Por ello, la diferenciación puede considerarse un proceso doble, por una parte las células hijas se tornan diferentes de sus precursoras meristemáticas y por la otra se tornan diferente de las células de tejidos vecinos. (Fig 1.)

En los meristemas activos se presenta constantemente una separación entre las células que permanecen meristemáticas (células iniciales), y las que se diferencian y se transforman en elementos de los distintos tejidos (células derivadas). Cuando se comparan células de distintos tejidos, que completaron su diferenciación se observa que algunas se han tornado mucho más diferenciadas que otras. El mayor cambio se relaciona con la adquisición de una manifiesta especialización funcional. Como se tratará más adelante, los elementos conductores del xilema (que son células muertas de paredes muy engrosadas a su madurez) y los elementos cribosos del floema (que son células vivas que pierden su núcleo) alcanzan un alto grado de especialización. Un cambio menos profundo sufren las células diferenciadas que conservan su protoplasto completo como es el caso de las parenquimáticas, que pueden recuperar el carácter meristemático cuando reciben el estímulo adecuado, el cual puede ser producido por la misma planta o por un factor externo (por ejemplo una herida).

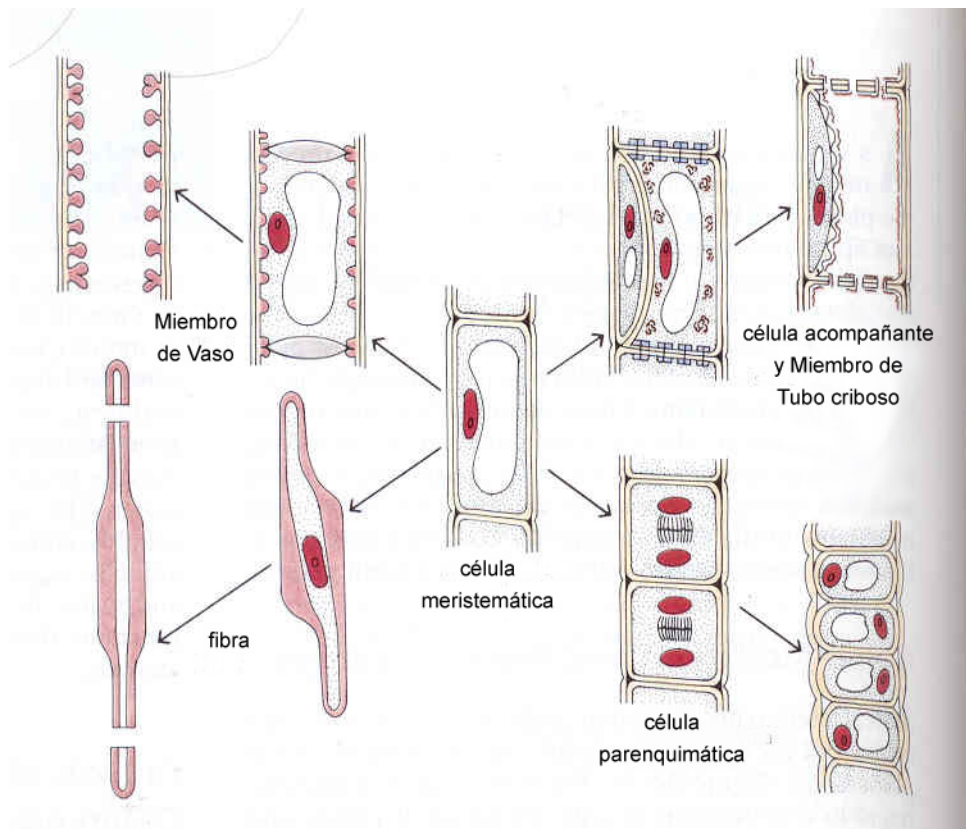


Fig. 1: Diagrama que muestra algunos tipos de células que pueden originarse de una célula meristemática. La célula meristemática o precursora de ésta tiene idéntica constitución genética. Los diferentes tipos de células se diferencian unos de otros por el conjunto de genes que se expresa en cada caso. Imagen tomada de Raven

Características citológicas de la célula meristemática

Las células meristemáticas son relativamente pequeñas. Poseen pared celular primaria generalmente de poco espesor, como conexiones intercelulares presentan plasmodesmos o campos de puntuaciones primarios. Las células meristemáticas carecen generalmente de inclusiones ergásticas, sus plastidios están en forma de proplastidios y las mitocondrias presentan escasas crestas. Por lo general aparecen pequeñas vacuolas dispersas por todo el citoplasma. Las células meristemáticas son isodiamétricas y suelen disponerse en forma compacta, dejando muy pocos espacios intercelulares.

En una planta los meristemas que se encuentran en todos los ápices de los brotes y las raíces (principales, laterales y adventicias) se denominan *meristemas apicales*. Por otra parte, aquellas plantas que presentan crecimiento secundario, en espesor, poseen importantes meristemas adicionales denominados *meristemas laterales*, que, a diferencia de los apicales, se localizan en una posición lateral en aquellos órganos en que se presentan. Estos son el *cambium vascular* y el *cambium suberoso o felógeno*, (Fig. 2).

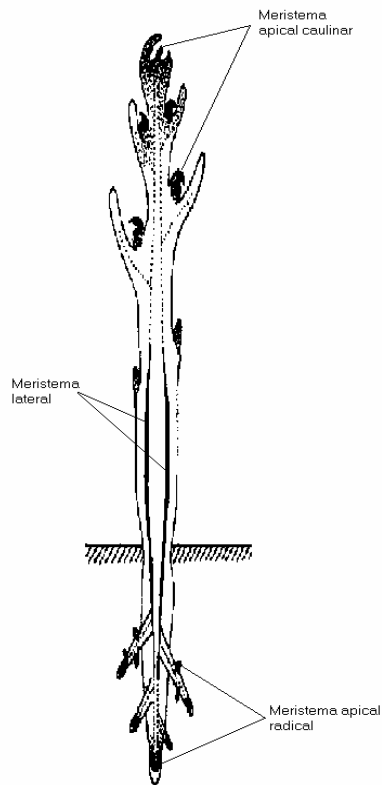


Fig. 2- Esquema que ilustra la posición de los meristemas en el cuerpo de la planta. Imagen tomada de Pazourek y Votrubová

Los meristemas apicales suelen presentar una forma cónica, más o menos alargada, por lo que a veces se les ha llamado también conos vegetativos. La zona de las células iniciales del meristema se encuentra localizada, en el tallo, en el mismo extremo del ápice, (Fig. 3) mientras que en la raíz queda en una posición subterminal, ya que va protegida por la caliptra o cofia. (Fig. 4)

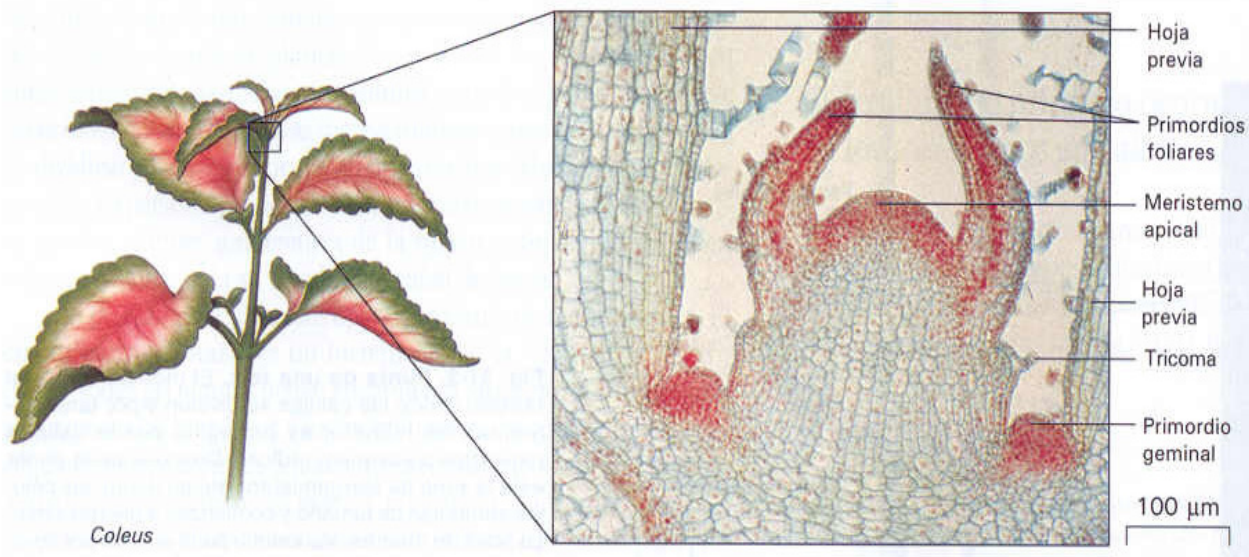


Fig. 3: Corte longitudinal de una yema terminal donde se observa la zona de meristema apical, primordios foliares y primordios de yemas auxiliares – Imagen tomada de Solomon

En los meristemas apicales se diferencia una zona denominada promeristema formada por las células iniciales y derivadas próximas, por debajo de la cual hay grupos de células meristemáticas que han sufrido cierto grado de diferenciación y que forman tres zonas meristemáticas primarias parcialmente diferenciadas: La protodermis, el meristema fundamental y el procambium. A partir de la protodermis se origina la epidermis, a partir del meristema fundamental se desarrollan el parénquima, colénquima y esclerénquima y del procambium se origina los tejidos vasculares primarios, xilema y floema.

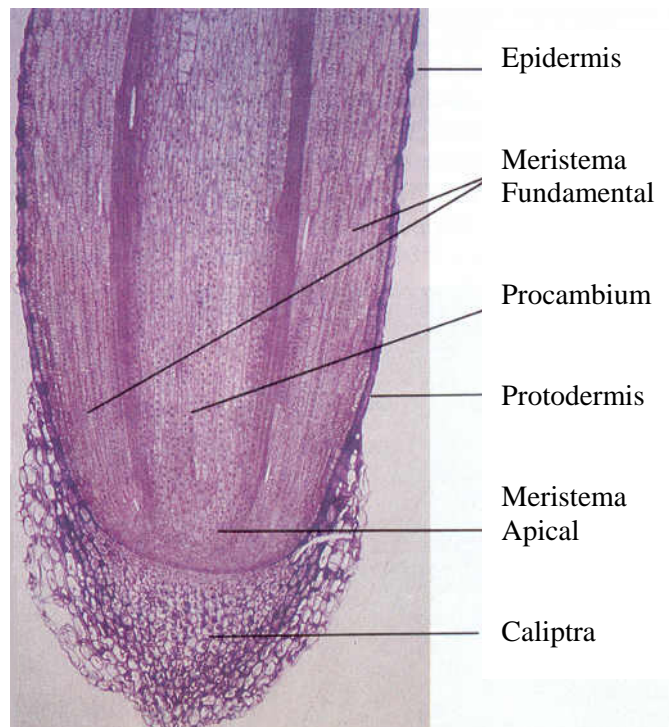


Fig 4: Corte longitudinal de la zona terminal de una raíz donde se observa el meristema apical protegido por la caliptra y la zona que ocupan los meristemas primarios -Imagen tomada de Raven.

Nota: De acuerdo a los propósitos de este curso los tejidos originados de los meristemas laterales no serán desarrollados en forma exhaustiva.



TEJIDOS ADULTOS

Los tejidos adultos, se agrupan en base a su origen y función en tres sistemas de tejidos: *dérmico*, *fundamental* y *vascular*.

El *sistema dérmico*, en plantas con crecimiento primario está representado por la *epidermis*, ésta forma una capa superficial de células cuya función no es sólo protectora, sino también de relación con el medio ambiente.

El *sistema fundamental* incluye tejidos con distinto grado de especialización.

Parénquima: es el tejido más abundante en el cuerpo de las plantas jóvenes y es capaz de realizar diversas funciones metabólicas.

Colénquima: tejido de sostén de la planta en crecimiento, cuyo rasgo principal es el engrosamiento desigual de sus paredes primarias.

Esclerénquima: tejido de sostén que se diferencia del anterior porque sus células son muertas a la madurez y presentan paredes secundarias gruesas, y a menudo lignificadas.

El *sistema vascular* está constituido por el *xilema* (tejido conductor de agua) y el *floema* (tejido conductor de sustancias orgánicas). Ambos tejidos vasculares están formados por diversos tipos de células, algunas son características de ellos como las conductoras y otras similares a las presentes en el tejido fundamental.

A continuación se analizan en detalle las características de los tejidos que guardan relación con el proceso de fotosíntesis.



EPIDERMIS

Función. Tipos celulares. Características citológicas de las células epidérmicas propiamente dichas. Estomas. Tricomas.

El tejido epidérmico está constituido generalmente por una capa de células vivas que recubre el cuerpo primario de la planta. Este tejido no se encuentra diferenciado como tal, en los meristemas apicales.

La epidermis al estar en contacto directo con el medio ambiente está sujeta a modificaciones estructurales causadas por el mismo.

Las funciones que cumple en las partes aéreas del vegetal son: protección mecánica, limitación de la transpiración, intercambio de gases a través de los estomas, almacenamiento de diversas sustancias y secreción. Por su parte, la epidermis de la raíz, tiene como principales funciones la protección de los tejidos subyacentes y la absorción de agua y sustancias minerales del suelo.

Normalmente, la epidermis consiste en una única capa de células, aunque en algunas especies (por lo común de ambientes xerofíticos) puede ser pluriestratificada.

Las células epidérmicas están revestidas exteriormente por una capa más o menos gruesa de *cutícula* formada principalmente de una sustancia grasa denominada *cutina*, el espesor de la cutícula varía sensiblemente en las distintas especies y su desarrollo es afectado por las condiciones ambientales donde crece el vegetal, así suele estar ausente o muy poco desarrollada sobre la epidermis de plantas acuáticas sumergidas, en cambio su grosor suele ser importantes en especies de ambientes xerofíticos (Fig. 5).

En las partes aéreas de las plantas pueden encontrarse sobre la cutícula depósitos de resinas, ceras, aceites, etc.

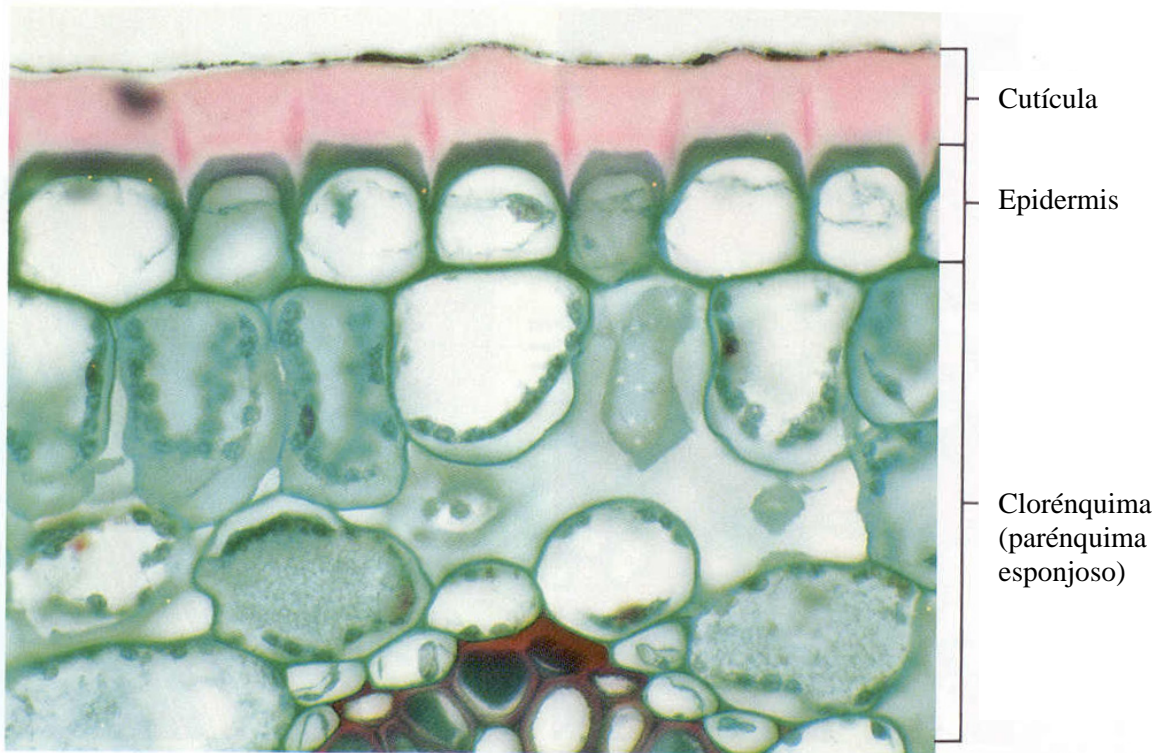


Fig. 5: Corte transversal de un sector de la hoja mostrando las células epidérmicas de disposición compacta protegidas por una gruesa cutícula. En posición subepidérmica se observa parenquima esponjoso en cuyas células se observa la disposición parietal de los clorosplastos. - Imagen tomada de Stern

Tipos celulares

La epidermis está constituida por una gran variedad de tipos de células dado la multiplicidad de sus funciones. La mayor parte del tejido está formado por las *células epidérmicas propiamente dichas*, las cuales pueden ser consideradas como los elementos menos especializados del tejido. Entre estas células epidérmicas pueden distribuirse células especializadas como pueden ser las *células oclusivas* que forman los estomas (Fig 6), los *tricomatos o pelos*, cuya complejidad y estructura es muy variable (Fig 7). En la epidermis de Angiospermas Monocotiledóneas Gramíneas, además de las anteriores es común encontrar células *silíceas* células *suberosas* y *células buliformes*.

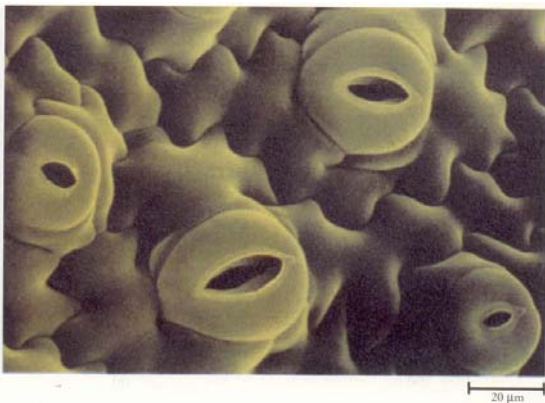


Fig 6: Microscopía electrónica de barrido de una vista superficial de epidermis mostrando numerosos estomas. - Imagen tomada de Curtis.

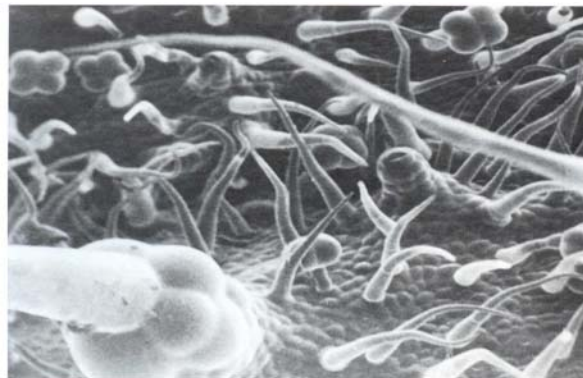


Fig 7: Microscopía electrónica de barrido de una vista superficial de epidermis mostrando distintos tipos de tricomas.- Imagen tomada de Stern.

Características citológicas de las células epidérmicas propiamente dichas.

Las células epidérmicas diferenciadas tienen generalmente una forma rectangular, debido a su escasa profundidad.

Las células epidérmicas se disponen muy próximas unas a otras, sin dejar espacios intercelulares.

En general, dado que estas células tienen protoplasma vivo, contienen diversas sustancias según el grado de especialización alcanzado. Los plastidios que se observan, por lo general no se encuentran diferenciados como cloroplastos, excepto en la epidermis de algunos helechos, plantas acuáticas o de hábitats umbrosos. La pared celular suele ser sólo primaria, aunque en algunas células (como en semillas) pueden encontrarse paredes secundarias que pueden llegar a lignificarse.

Estomas

Son estructuras que se desarrollan en la epidermis y que están constituidas por dos células llamadas *occlusivas* que delimitan una abertura denominada *poro u ostíolo*. La palabra estoma se ha utilizado a veces para denominar únicamente a la abertura, pero en la actualidad se emplea dicho término para designar al conjunto formado por las células oclusivas y el poro delimitado por ellas.

Las células oclusivas cierran o abren la abertura u *ostíolo*, según las condiciones

ambientales externas. Esta abertura conduce al interior de un amplio espacio intercelular, que recibe el nombre de *cámara subestomática*, la cual se continúa con los espacios intercelulares adyacentes. De esta manera, el estoma es una estructura que regula el intercambio gaseoso y la transpiración del vegetal. Es común observar en distintas especies, que el estoma esté rodeado por dos o más células adyacentes que se distinguen de las demás células epidérmicas por presentar forma diferente. Estas células *se denominan anexas, subsidiarias o acompañantes* y colaboran en la funcionalidad del estoma.

Los estomas son bastante frecuentes en las partes verdes de las plantas, de forma especial en las hojas donde su número suele ser de 100 a 300 por milímetro cuadrado de superficie.

En las hojas con venación paralelinervada, así como en las hojas aciculares de las coníferas, los estomas aparecen dispuestos en filas más o menos paralelas mientras que en las hojas con venación reticulada, los estomas se disponen en forma dispersa.

Las células oclusivas de los estomas pueden encontrarse situadas al mismo nivel que las demás células de la epidermis, o bien sobresalir como en especies hidrófitas o quedar hundidos por debajo del nivel de la epidermis en depresiones o concavidades denominadas *criptas estomáticas* como es común observar en especies xerófitas.

Las células oclusivas tienen características propias que las distinguen del resto de las células epidérmicas, sus paredes están desigualmente engrosadas y en su citoplasma poseen cloroplastos y pueden acumular almidón. La forma de las células oclusivas y la ubicación de los engrosamientos de sus paredes varían según los grupos taxonómicos. En muchas Monocotiledóneas no Gramíneas y en la mayoría de Dicotiledóneas son reniformes (forma de riñón) y las paredes celulares más alejadas del ostíolo son más delgadas que las que lo limitan.

En este tipo de células oclusivas las microfibrillas de celulosa que forman su pared se disponen de forma radial (Fig. 8). Al aumentar la presión de turgencia de estas células, por la entrada de agua, la pared delgada que presenta menor resistencia se abomba, apartándose de la abertura, y haciendo que la célula en su conjunto se desplace y el ostíolo se abra. Cuando disminuye la turgencia al salir agua de la célula ocurre lo contrario, cerrándose la abertura del estoma.

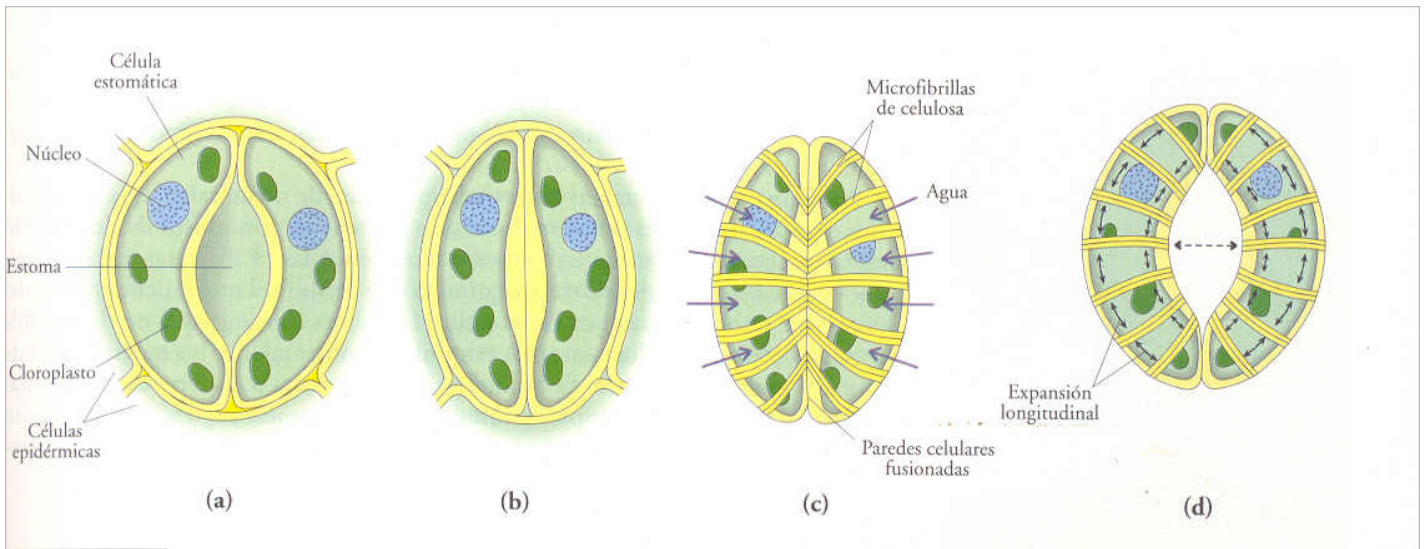


Fig. 8: Esquema que ilustra estomas en vista superficial. a) Estoma abierto donde es notable la gruesa pared de las células oclusivas hacia el ostíolo. b) Estoma cerrado. c) y d) Muestra la disposición de las microfibrillas de celulosa que predominan en la pared de las células oclusivas destacando su importancia funcional en el proceso de apertura estomática.- Imagen tomada de Curtis Barnes

En las Gramíneas, las células oclusivas tienen forma de pesas de gimnasta. Sus paredes son delgadas en los extremos, donde las microfibrillas que la constituyen se disponen radialmente, y muy engrosadas en la parte media. El núcleo de estas células es muy peculiar ya que acompaña la forma de las mismas (Fig 9).

Cuando en las células oclusivas del estoma aumenta la presión de turgencia, en cada una de ellas sólo la región de los extremos se distiende (gracias a la debilidad de las paredes y a la disposición de las fibrillas de celulosa), determinando la separación de las partes medias de ambas células, abriéndose así el ostíolo. Al decaer la presión de turgencia en las células oclusivas los extremos se reducen, las paredes medias se aproximan, cerrándose el ostíolo.

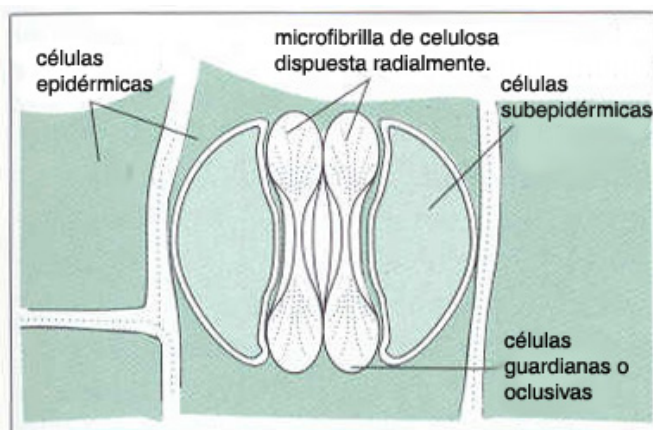


Fig. 9: Esquema que ilustra un estoma de gramíneas en vista superficial mostrando la forma de pesas de gimnasta de las células oclusivas y la disposición de las microfibrillas de celulosa.- Imagen tomada de Taiz and Zeiger.

La apertura estomática es estimulada por la acción de la luz es por ello que se abren al amanecer y se cierran al atardecer aunque pueden permanecer cerrados, aún encontrándose iluminados cuando la provisión de agua es insuficiente. Las células oclusivas permiten la apertura del estoma en respuesta a bajas concentraciones de CO₂ en el interior de la hoja aún en oscuridad, por el contrario, la acumulación de CO₂ en la cámara subestomática provoca el cierre estomático.

Un estrés hídrico provoca el cierre de los estomas porque se incrementa la síntesis de una hormona vegetal denominada ácido Abscísico (ABA) en la hoja. Experimentalmente se ha demostrado que la aplicación de esta hormona es capaz de provocar rápidamente el cierre de los estomas en hojas turgentes e iluminadas, también se ha comprobado que cuando la raíz de la planta sufre carencia de agua, aumenta en este órgano la síntesis de ABA que llega a las hojas a través del xilema provocando el cierre estomático.

Tricomas

Son apéndices epidérmicos de forma, estructura y funciones muy diversas. Los tricomas pueden localizarse en todas las partes de la planta, pudiendo ser persistentes o bien tener un período de vida relativamente corto. De los que persisten, algunos mantienen protoplasma vivo, mientras que otros pierden el protoplasma y quedan finalmente secos.

Los tricomas pueden ser unicelulares y pluricelulares y ramificarse o no. Su función puede ser muy variada: reducción de la transpiración en el caso de los pelos cuyas células están muertas, protección contra la radiación excesiva o el frío, producción de aceites esenciales y otras sustancias, absorción, etc.

Dentro de los tricomas, hay pluricelulares como unicelulares que pueden ser, a su vez, glandulares. La secreción de estos pelos puede ser de diversos tipos: aceites volátiles, resinas, alcanfor, néctar o agua. En las hojas de las plantas insectívoras se encuentran numerosos pelos glandulares especializados en la secreción de sustancias mucilaginosas que son la causa de que queden atrapados pequeños insectos mientras que otras segregan un líquido que contiene enzimas digestivas. Un tipo especial de pelo glandular es el *pelo urticante* que en su ápice presenta una zona de fácil ruptura (Fig. 10.a). Cuando un animal toca la cabeza de este pelo, la misma se desprende (Fig. 10.b), inyectándose el contenido urticante del pelo en el tegumento del animal.

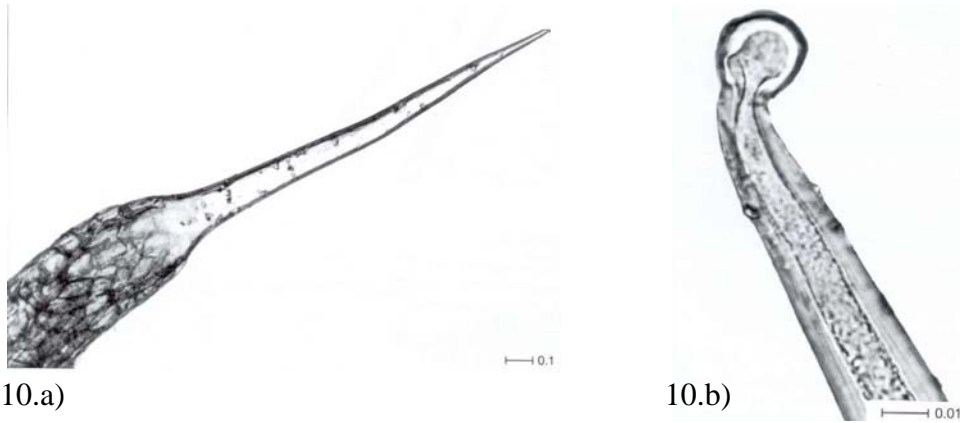


Fig. 10: Micrografía electrónica de tricomas secretor de *Urtica urens* “ortiga”. a) tricoma intacto. b) detalle del extremo roto del tricoma mostrado aún una gota del líquido de secreción.- Imágenes tomadas de Pazourek and Votrubová

Finalmente, encontramos los *pelos radicales* que se desarrollan en la epidermis de la raíz en una zona próxima al ápice denominada zona pilífera (Fig. 11).

Estos pelos son proyecciones tubulosas muy vacuolizadas de las células epidérmicas, generalmente son unicelulares, largos y tenues con contenido vivo en estado funcional, sus paredes celulares son muy finas, y con muy poca cutícula en su superficie.

La función de los pelos radicales es la de aumentar la superficie absorbente de la raíz e incrementar el volumen de suelo explorado por las mismas.

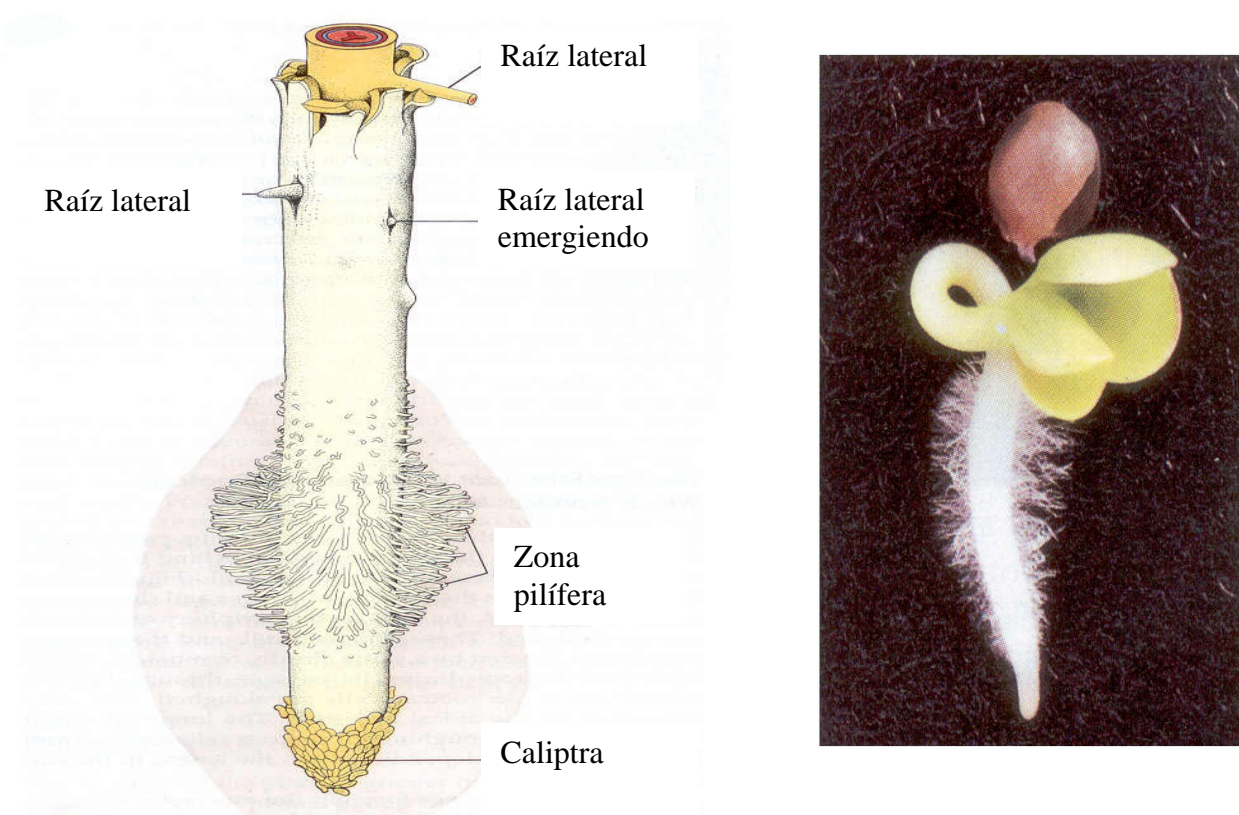


Fig. 11: Esquema que ilustra la zona pilífera de la raíz. En una plántula joven esta zona general es la más desarrollada.- Imagen tomada de Raven.



PARÉNQUIMA

Función. Origen. Características citológicas. Tipos de parénquima.

Es el tejido fundamental más abundante en el cuerpo de la planta joven, en el se hallan incluidos otros tejidos, especialmente el vascular. Está constituido por células que presentan un escaso grado de diferenciación celular. Filogenéticamente, el parénquima puede ser considerado el precursor de los restantes tejidos diferenciados, ya que el cuerpo de las plantas pluricelulares primitivas se halla formado exclusivamente por células parenquimáticas. En el parénquima tienen lugar las actividades esenciales del vegetal; como la fotosíntesis, respiración, almacenamiento de reservas, secreción, excreción, etc. Hay células parenquimáticas asociadas a los tejidos vasculares, las que se encuentran en el xilema acumulan sustancias favoreciendo el transporte de agua por los elementos conductores y las que están presentes en el floema, facilitan el transporte de fotoasimilados por los elementos cribosos.

Origen y posición en el cuerpo de la planta:

El parénquima se diferencia a partir del meristema fundamental excepto el parénquima asociado con los tejidos vasculares primarios que se origina a partir del procambium.

El parénquima de las piezas florales se forma a partir del meristema apical de las yemas florales y el que se presenta en las semillas formando el endosperma se origina de la fecundación.

Características citológicas:

Dada la diversidad de funciones que puede realizar este tejido dentro de la planta, sus células pueden presentar una estructura variada. No obstante, existen una serie de características celulares básicas que son comunes a la gran mayoría, sus células son vivas, poco diferenciadas, capaces de reanudar la actividad meristemática bajo determinadas circunstancias (cicatrización de heridas, soldadura de tejidos durante el injerto de estacas, etc). Estas células presentan paredes primarias que se intercomunican por plasmodesmos, generalmente concentrados en campos de puntuaciones primarios. Entre ellas es frecuente observar espacios intercelulares (Fig. 12).

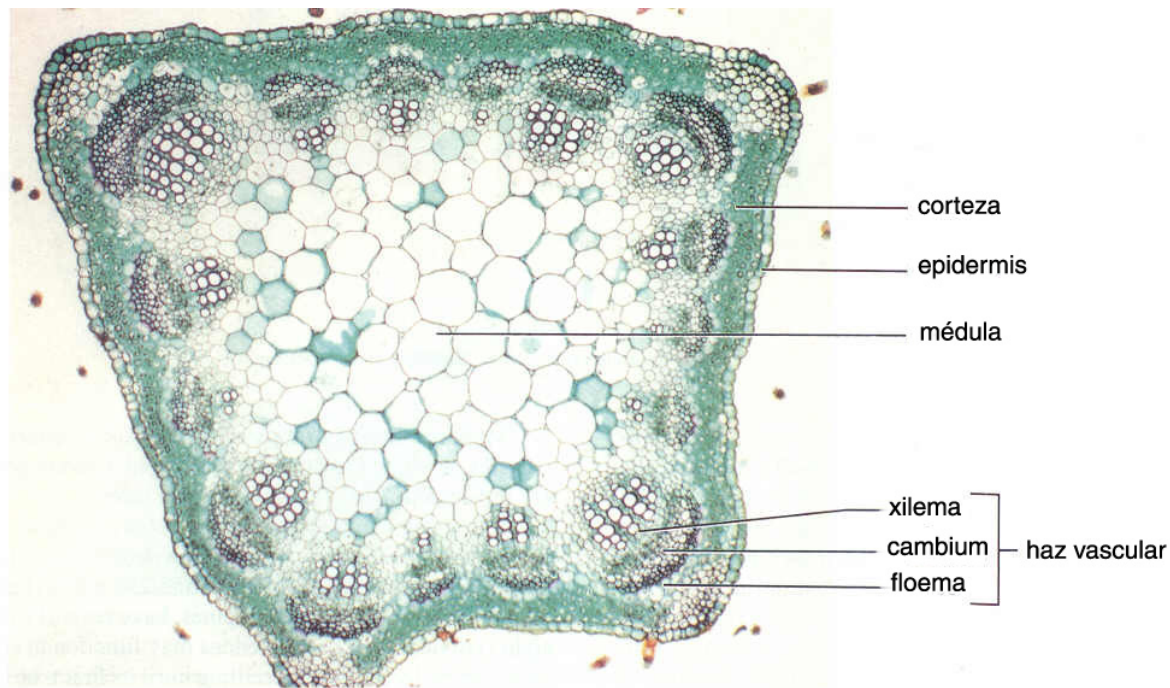


Fig. 12: Corte transversal en un tallo, donde se observa la región de la médula ocupada por parénquima – Imagen tomada de Stern

Las células parenquimáticas del xilema son las únicas que presentan paredes gruesas secundarias, siendo en este caso las conexiones intercelulares puntuaciones simples o areoladas.

Tipos de parénquima

En algunos órganos se puede observar que las células que constituyen el tejido se han especializado para cumplir una determinada actividad. Esto permite distinguir varios tipos de parénquima.

- *Parénquima de reserva*

Las células parenquimáticas sintetizan y almacenan como reserva diferentes sustancias por ejemplo, granos de almidón, gránulos y cristales de proteína y gotas lipídicas. Este tipo de parénquima está presente en tubérculos, endosperma de semillas, cotiledones, frutos, etc. (Fig 13).

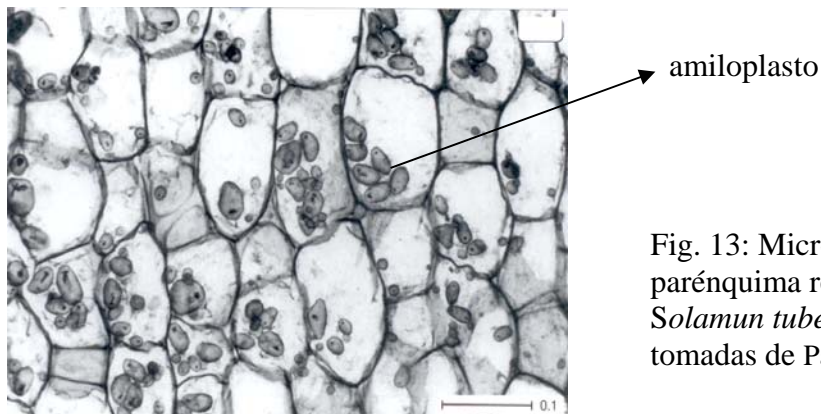


Fig. 13: Micrografía en corte transversal del parénquima reservante de tubérculo de *Solanum tuberosum* “papa”.- Imágenes tomadas de Pazourek and Votrubová

- *Parénquima Acuífero o Hidrénquima*

Se caracteriza por que sus células son grandes, con paredes delgadas, que suelen presentar una

vacuola que ocupa casi todo el volumen celular. Este tejido juega un importante papel en vegetales de ambientes xerofíticos, donde las plantas permanecen activas durante largos períodos de sequía a expensas de la reserva hídrica que le brinda el mismo.

- *Parénquima aerífero o Aerénquima*

Las células se disponen delimitando grandes espacios intercelulares. Este tipo de tejido es frecuente en plantas acuáticas, favorece la flotación de las mismas y en los órganos sumergidos facilita el intercambio de gases (Fig 14).

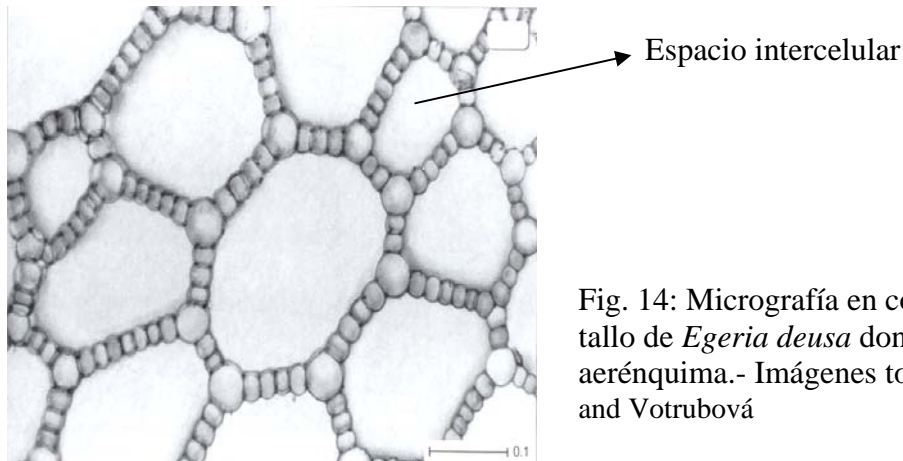


Fig. 14: Micrografía en corte transversal por tallo de *Egeria deusa* donde se observa aerénquima.- Imágenes tomadas de Pazourek and Votrubová

- *Parénquima clorofílico o Clorénquima*

Se caracteriza porque sus células tienen gran cantidad de cloroplastos de disposición parietal ya que la mayor parte de la misma está ocupada por una vacuola central. Este tejido está especializado en realizar fotosíntesis. En las hojas constituye la parte principal de la lámina foliar y puede ser relativamente homogéneo o puede diferenciarse en *parénquima en empalizada* y *parénquima esponjoso*. El parénquima en empalizada presenta células alargadas que se ubican perpendicularmente a la superficie de la lámina foliar, entre célula y célula el contacto es escaso por lo que la mayor superficie de cada una de ellas está expuesta al aire intercelular. El parénquima esponjoso consiste de células de diversas formas frecuentemente irregulares con ramas o proyecciones que se extienden contactándose células adyacentes delimitando grandes espacios intercelulares. (Fig. 5)



XILEMA

Tipos celulares del xilema. Origen. Xilema primario: protoxilema y metaxilema.

Representa el principal tejido conductor de agua e iones de la planta. El xilema, juntamente con el floema constituyen el sistema vascular del vegetal. Cuando se hace referencia a ambos tejidos, en su conjunto, se emplea generalmente la denominación de *tejido vascular*. La palabra xilema deriva del griego *xylon* (= madera), dado la gran lignificación que presenta dicho tejido. Puesto que la planta necesita para su crecimiento un suministro adecuado tanto de agua e iones como de sustancias alimenticias a las diferentes partes de la misma, se comprende la gran importancia funcional del sistema vascular.

La presencia de tejidos vasculares distingue a las plantas superiores de los grupos de plantas más primitivas, los cuales carecen de tejidos conductores semejantes (plantas no vasculares).

Tipos celulares

El xilema es un tejido **complejo**, ya que dentro del mismo se encuentran diferentes tipos de células, tanto con protoplasma vivo como carentes de él. Las células características son los elementos conductores o traqueales por los que circula el agua, las fibras que son elementos especializados en la función de sostén y las células parenquimáticas, implicadas en diversas actividades metabólicas.

Elementos conductores o traqueales

Existen en el xilema dos tipos fundamentales de elementos traqueales: Las *traqueidas* y los *elementos o miembros de vaso*. Ambos tipos son células alargadas, con gruesas paredes, y no contienen protoplasma vivo en su madurez. El engrosamiento de la pared secundaria no es uniforme, sino que tiene lugar según diversos patrones (Fig. 15), estas paredes engrosadas se lignifican.

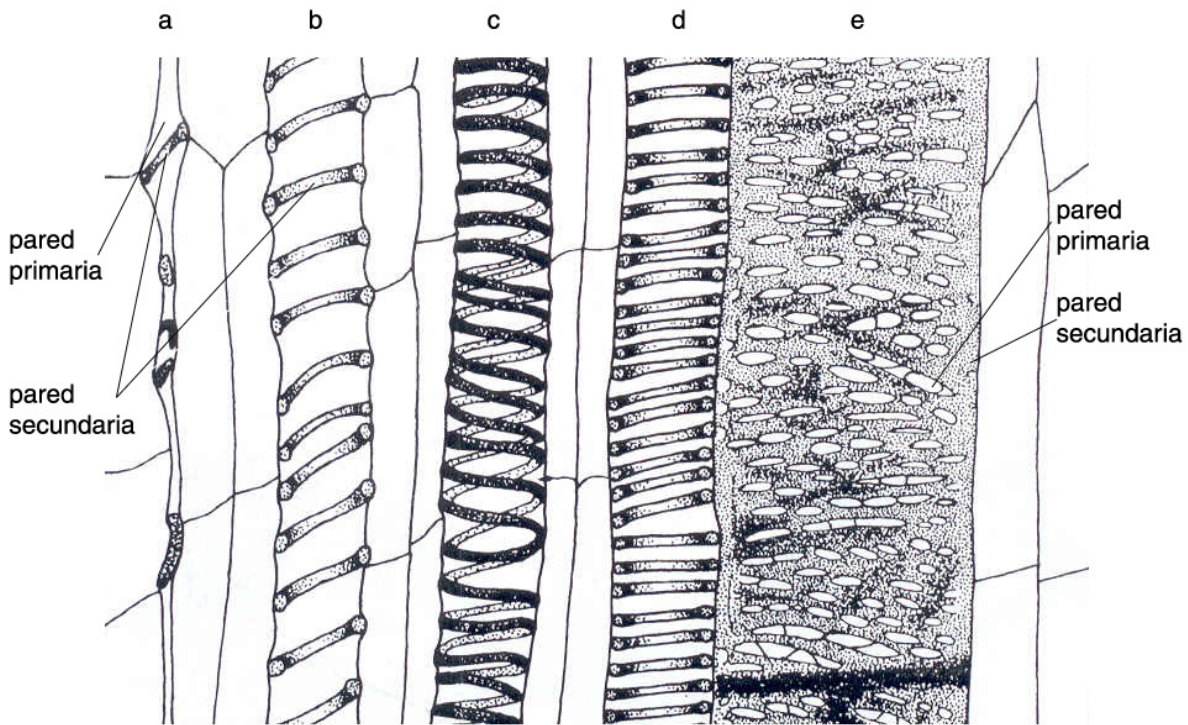


Fig. 15: Diagrama que ilustra elementos conductores de xilema en vista longitudinal. Se observa la mayor deposición de pared secundaria de a hasta e.– Imagen tomada de Pazourek and Votrubová

Las traqueidas normalmente son alargadas, angostas y afiladas en sus extremos (Fig 16.a).

Se observan en todos los grupos de plantas vasculares, constituyendo los únicos elementos conductores en la mayoría de las Pteridofitas y Gimnospermas. En este sentido, se aprecia que las traqueidas van siendo progresivamente más cortas conforme se avanza en la escala filogenética. Estos elementos desarrollan puntuaciones areoladas como conexiones intercelulares (Fig.16.b y Fig. 17)

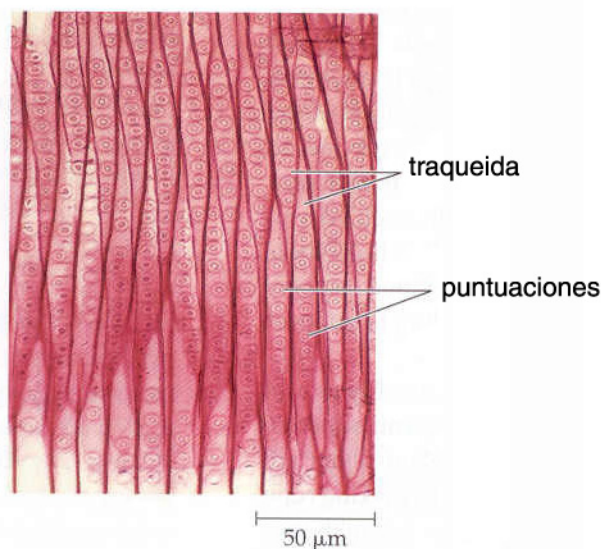


Fig.16 a: Corte longitudinal de leño mostrando un conjunto de traqueidas – Imagen tomada de Campbell

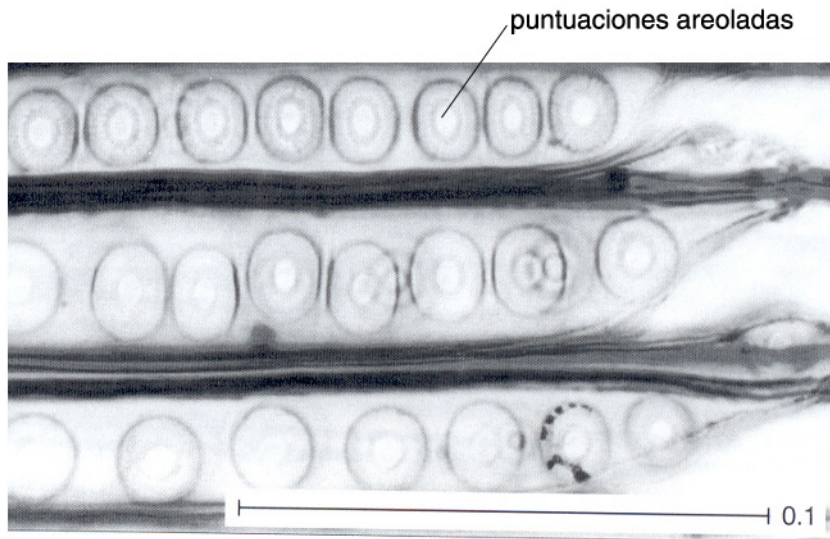


Fig.16.b – Sector en detalle de la figura 16.a mostrando las conexiones intercelulares presentes en las fibrotraqueidas - Imagen tomada de Pazourek, Votrubová

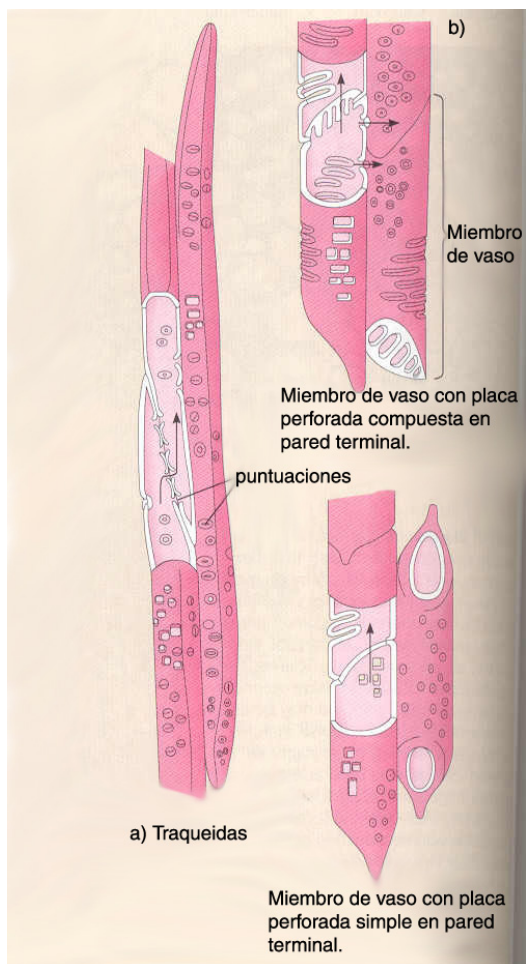


Fig.17: Esquema de los elementos conductores de xilema. a) Traqueidas, b) Miembros de vaso – Imagen tomada de Campbell.-

Los miembros de vaso son en general más cortos y anchos que las traqueidas y se disponen en filas longitudinales conectándose unos con otros a través de la o las perforaciones que presentan en sus paredes terminales. (Fig 18)

Esta cadena de elementos recibe el nombre de vaso y su composición puede variar desde dos hasta un número indeterminado de células. Los vasos se conectan lateralmente entre sí o con otros elementos del xilema, a través de puntuaciones areoladas que se desarrollan en sus paredes laterales.

Los vasos se encuentran en el xilema de casi todas las Angiospermas, constituyendo la única excepción especies del Orden Ranales (orden primitivo). Tampoco presentan vasos, las Pteridofitas y Gimnospermas, siendo en ellas las traqueidas los únicos elementos conductores de agua.

Filogenéticamente se han observado variaciones en las características estructurales de los miembros de vaso, así, los elementos primitivos son angostos largos y presentan las paredes terminales inclinadas con numerosas perforaciones. Por el contrario, los miembros de vaso especializados son cortos, anchos y tienen paredes terminales horizontales donde se desarrolla una sola perforación que abarca toda la pared terminal (Fig. 18).

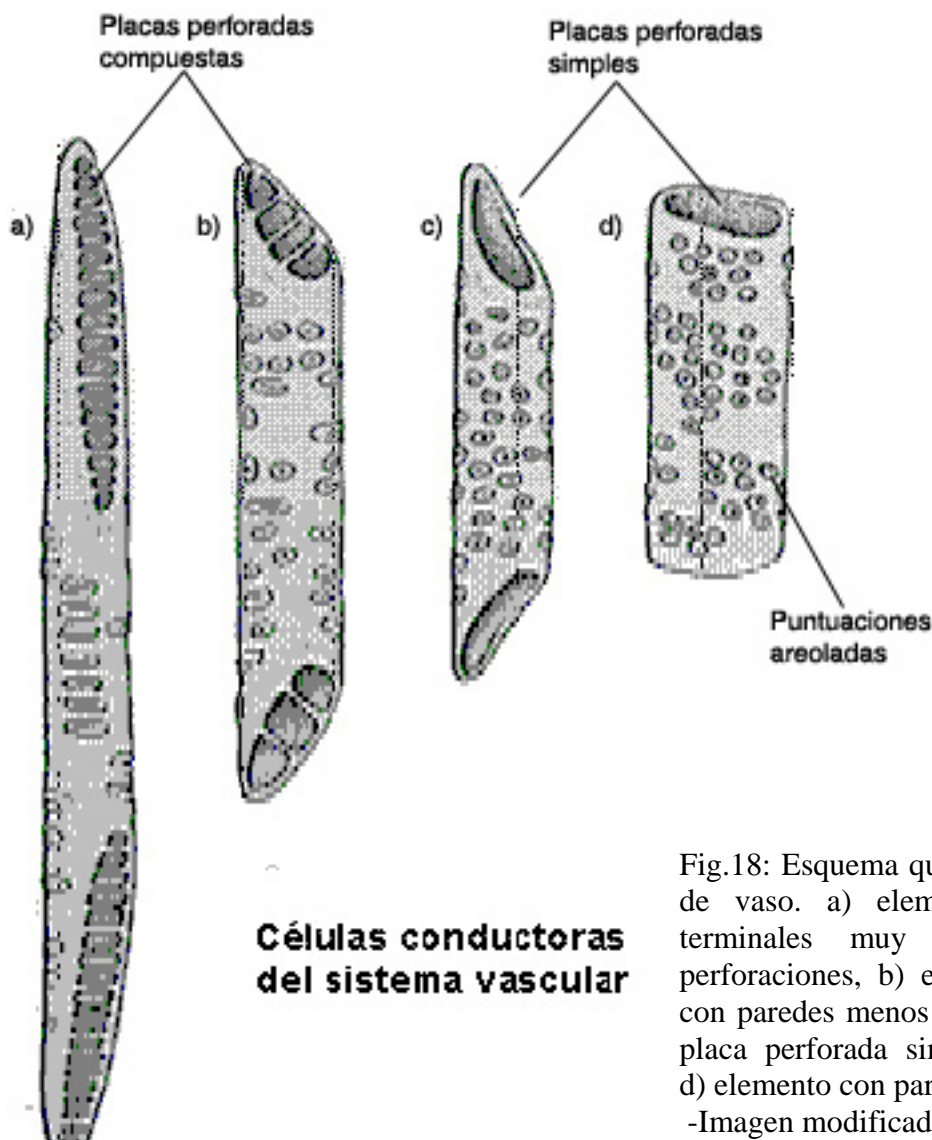


Fig.18: Esquema que ilustra distintos miembros de vaso. a) elemento angosto con paredes terminales muy inclinadas con múltiples perforaciones, b) elemento más corto y ancho con paredes menos inclinadas, c) elementos con placa perforada simple en paredes terminales, d) elemento con pared terminal transversal.

-Imagen modificada de:

<http://www.whfreeman.com> (Página con autorización)

Elementos esclerenquimáticos:

Las fibras son los elementos de este tejido especializados en el sostén. Estas células son alargadas con los extremos agusados, presentan paredes secundarias generalmente lignificadas más gruesas que las traqueidas.

De acuerdo al tipo de conexión intercelular se reconocen dos tipos de fibras xilemáticas.

Las fibrotraqueidas que presentan puntuaciones areoladas con rebordes reducidos y las fibras libriformes que desarrollan puntuaciones simples.

Elementos parenquimáticos:

Además de los elementos conductores y de sostén, se encuentran en el xilema células parenquimáticas asociadas a dichos elementos; son células de contenido variado, estando especializadas en la acumulación de diversas sustancias de reserva (almidón, grasa, taninos, etc.). Estas células parenquimáticas presentan paredes secundarias que pueden lignificarse.

Origen y clasificación del xilema

Durante una fase temprana del crecimiento de la planta, en el embrión o en el período postembrionario, se diferencia el *xilema primario*. Este xilema se origina a partir del *procambium*. En aquellas plantas en las que tiene lugar un posterior crecimiento secundario, debido a la actividad del cambium vascular, se forma *xilema secundario*.

Xilema primario: protoxilema y metaxilema

En el xilema primario se aprecian diferencias en la estructura y desarrollo entre las porciones de este tejido que se forman primero (protoxilema) y las que aparecen más tarde (metaxilema) (Fig.19). Los elementos que se diferencian durante las primeras etapas del crecimiento (*protoxilema*), generalmente presentan una pared primaria, sobre la cual se depositan escasos anillos o hélices de pared secundaria. Estos elementos anulares o helicoidales son extensibles, y pueden alargarse acompañando el crecimiento en longitud del órgano. Por su parte, los elementos del *metaxilema* (que se diferencian más tarde que los del protoxilema), tienen una cantidad mayor de pared secundaria, presentando una apariencia reticulada o punteada.

Si el protoxilema madura antes de que se complete el alargamiento del órgano en que se encuentra (caso del brote, normalmente), los elementos traqueales (no vivos) son incapaces de adaptarse al crecimiento del tejido que los rodea, y resultan sometidos a fuertes tensiones que dan lugar al desgarramiento o a la destrucción de los mismos.

Dado que el metaxilema madura después de que los órganos hayan completado su crecimiento en longitud, en ningún caso sus elementos se destruyen (**Fig. 20**).

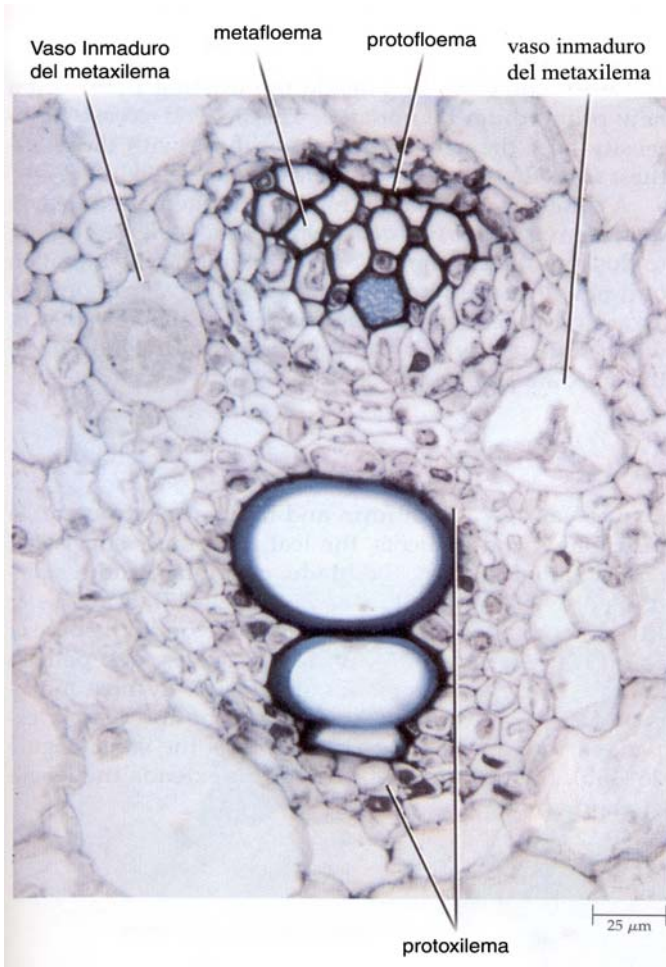


Fig.19: Corte trasversal de un haz vascular joven de tallo de monocotiledónea donde se observan diferenciados los elementos del protoxilema y en proceso de diferenciación los del metaxilema. – Imagen tomada de Raven

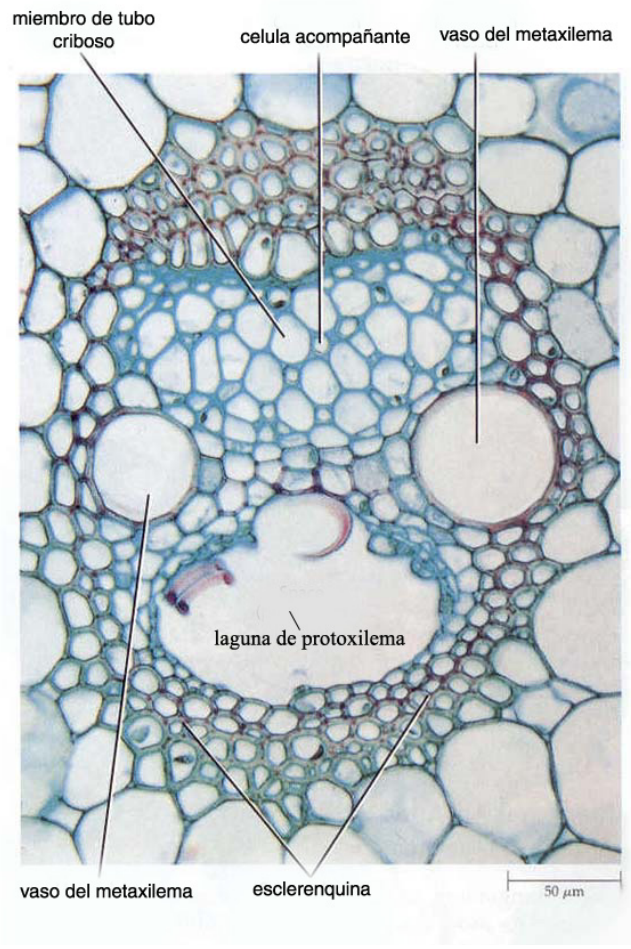


Fig. 20: Corte trasversal de un haz vascular de tallo de monocotiledónea donde se observa la laguna de protoxilema formada por la ruptura de elementos conductores de esta porción de xilema primario. - Imagen tomada de Raven

En las plantas que no experimentan crecimiento secundario, el metaxilema representa el tejido conductor de agua más especializado cuando la planta es adulta. Por el contrario, cuando hay un crecimiento secundario importante, el metaxilema llega a ser no funcional, aún cuando sus elementos traqueales se conserven intactos.

Los elementos conductores del metaxilema son más anchos que los del protoxilema. Generalmente, en la zona de protoxilema a diferencia de la de metaxilema se presentan pocos elementos traqueales y un gran número de células parenquimáticas.

El protoxilema aparece al iniciarse la diferenciación de los tejidos vasculares, y ocupa una posición que es característica en cada órgano de la especie vegetal.

En raíz, los tejidos vasculares se ubican en la zona del cilindro central donde las proyecciones de protoxilema alternan con el floema y el metaxilema ocupa el centro del órgano (Fig. 21.a).

En tallo, los tejidos vasculares en general se disponen en haces vasculares en los cuales se

observa el protox hacia la zona central del órgano (Fig.21.b).

En los haces vasculares de las hojas la zona de protoxilema se ubica hacia la cara adaxial de la hoja (Fig. 21.c)

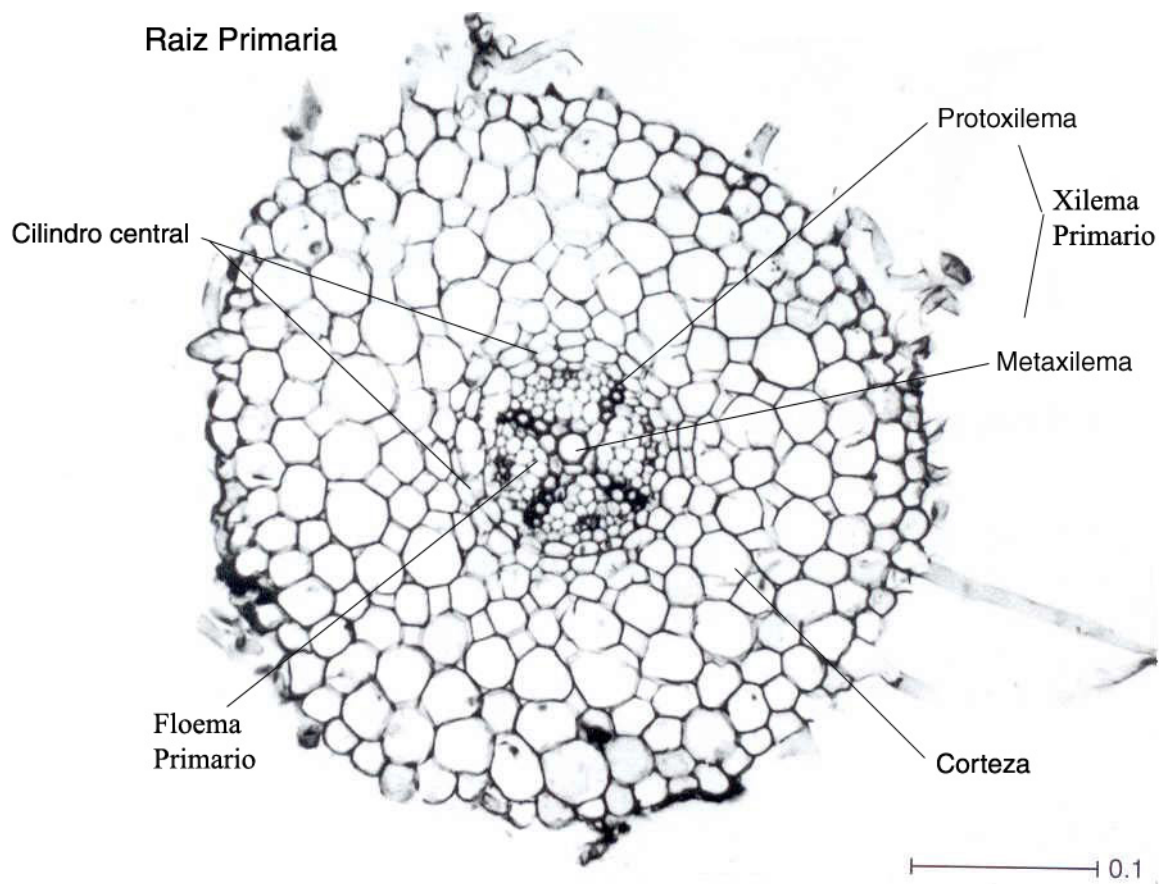


Fig.21.a): Corte transversal por raíz mostrando la ubicación del xilema primario (protoxilema y metaxilema) y floema primario - Imagen tomadas de Atlas of Plant Anatomy.

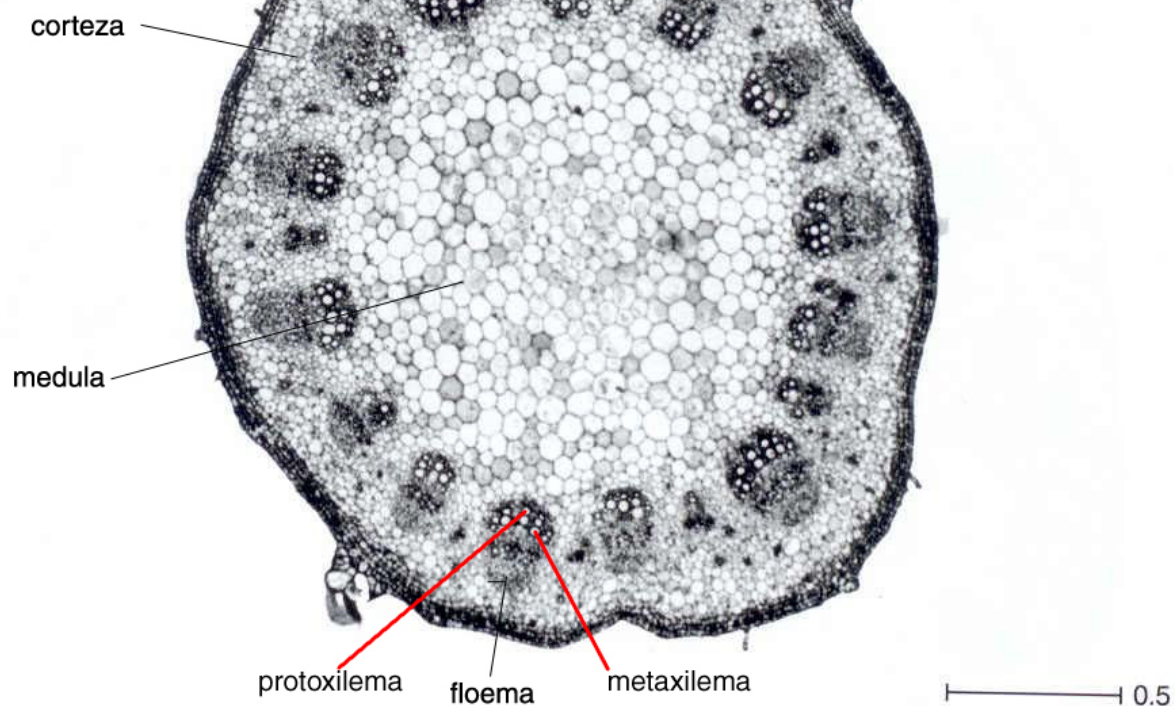


Fig.21.b): Corte transversal por tallo mostrando la ubicación del xilema primario (protoxilema y metaxilema) y floema en un haz vascular.

Hoja

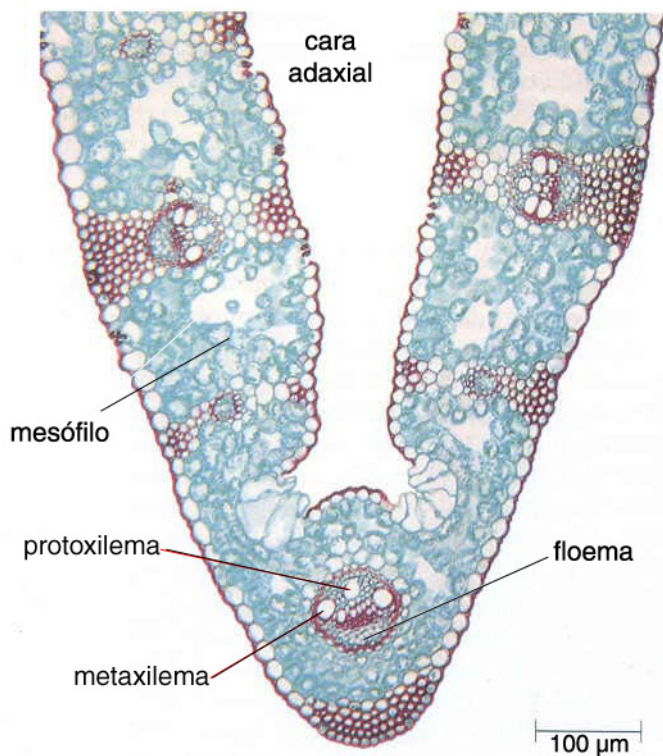


Fig.21.c): Corte transversal por hoja mostrando la ubicación del xilema primario (protoxilema y metaxilema) en un haz vascular. Imagen tomada de Raven



FLOEMA

Tipos celulares del floema. Origen. Floema primario: protofloema y metafloema.

El floema es el tejido del que disponen las plantas vasculares para el transporte de las sustancias nutritivas elaboradas.

Tipos celulares

Al igual que el xilema, el floema es un tejido complejo, ya que está formado por varias clases de células, cada una de ellas especializada en una determinada función, pero a diferencia de aquel, la gran mayoría de las células que lo constituyen contienen protoplasma vivo en la madurez. Los elementos conductores pueden ser miembros de tubo criboso o células cribosas por los que circulan los fotoasimilados. Las células parenquimáticas especializadas contribuyen a la funcionalidad de los elementos conductores y están implicadas en diversas actividades metabólicas. Las fibras y esclereidas que se especializan en la función de sostén.

Elementos conductores o cribosos

Existen dos clases de elementos conductores: las *células cribosas* (fig. 22.a), menos especializadas, y los *miembros de tubo criboso* (fig. 22.b), cuya especialización es mayor.

Los elementos cribosos presentan la particularidad de que en sus paredes se desarrolla un tipo particular de conexiones, las áreas cribosas. Éstas se caracterizan por ser zonas deprimidas de la pared que presentan perforaciones a través de las cuales se relacionan entre sí los protoplasmas de los elementos cribosos vecinos, por medio de prolongaciones citoplásmicas que las atraviesan. Las áreas cribosas se desarrollan tanto en las paredes terminales como laterales de las células cribosas así como en las paredes laterales de los miembros de tubo criboso (fig. 22.a, b, c).

En las paredes terminales de estos últimos se presentan *placas cribosas* que se diferencian de las áreas cribosas por presentar perforaciones notablemente mayores. Tanto en las áreas como en las placas las perforaciones se hallan rodeadas por un anillo de *calosa* (carbohidrato constituido por glucosas dispuestas en espiral y unidas mediante enlaces 1-3~β) (fig. 22.d,f).

Cuando el elemento criboso va envejeciendo aumenta en sus áreas y/o placas cribosas la cantidad de calosa oprimiendo las conexiones citoplásmicas. Asimismo, se deposita mucha calosa sobre la superficie total de la conexión, tornando al elemento infuncional.

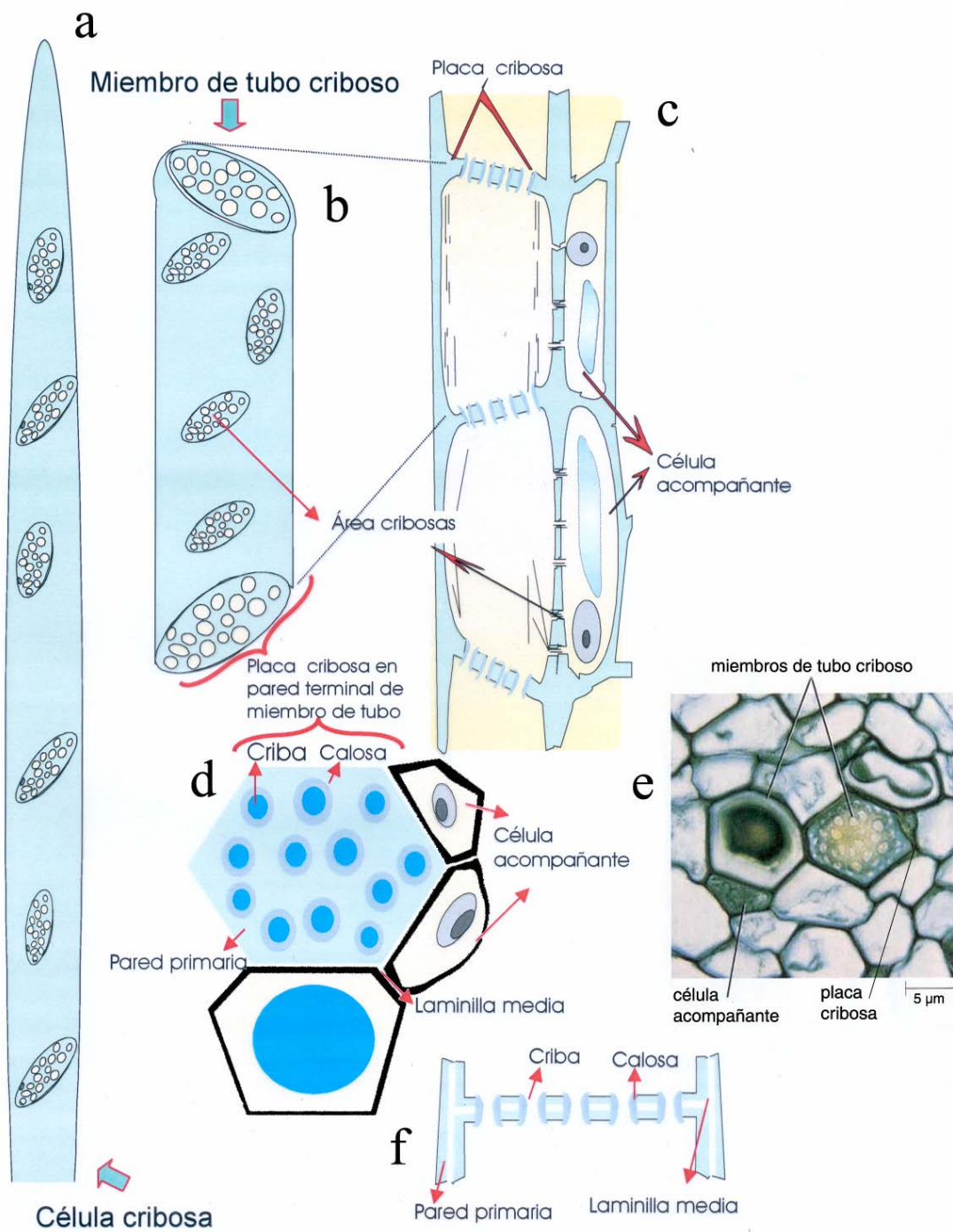


Fig. 22: Diagrama que ilustra los elementos conductores de floema, en a) se muestra una porción de célula cribosa, en b) un tubo criboso, en c) la relación entre miembros de tubos cribosos y entre éstos y las células acompañantes, en d) y e) un detalle en vista transversal de una porción de floema donde se muestra una placa cribosa, y en f) vista longitudinal a la altura de 2 miembros de tubo cribosos en contacto, mostrando en detalle las placas cribosas.

Los elementos cribosos, además de caracterizarse por el tipo de conexión que presentan lo hacen por ser células que en su madurez son vivas pero carentes de núcleo. Los miembros de tubo criboso se encuentran dispuestos longitudinalmente uno a continuación de otro, formando los tubos cribosos (Fig. 23). Es bastante común, por otra parte, en dicotiledóneas la presencia dentro del protoplasma de estas células de unos cuerpos formados por una sustancia proteica denominada proteína P.

Cuando se dañan los elementos esta proteína se coagula aglutinando los componentes protoplasmáticos y formando tapones que evitan la pérdida de fotoasimilados (Figura 23).

Al comparar las células cribosas con los miembros de tubo criboso se considera que aquellas son menos especializadas.

Las células cribosas suelen ser células largas y delgadas, con extremos puntiagudos o bien paredes terminales muy inclinadas. En sus paredes presentan áreas cribosas poco especializadas. Los miembros de tubo criboso, por su parte, presentan placas cribosas sobre sus paredes celulares terminales, las cuales pueden variar desde más o menos transversales hasta muy inclinadas.

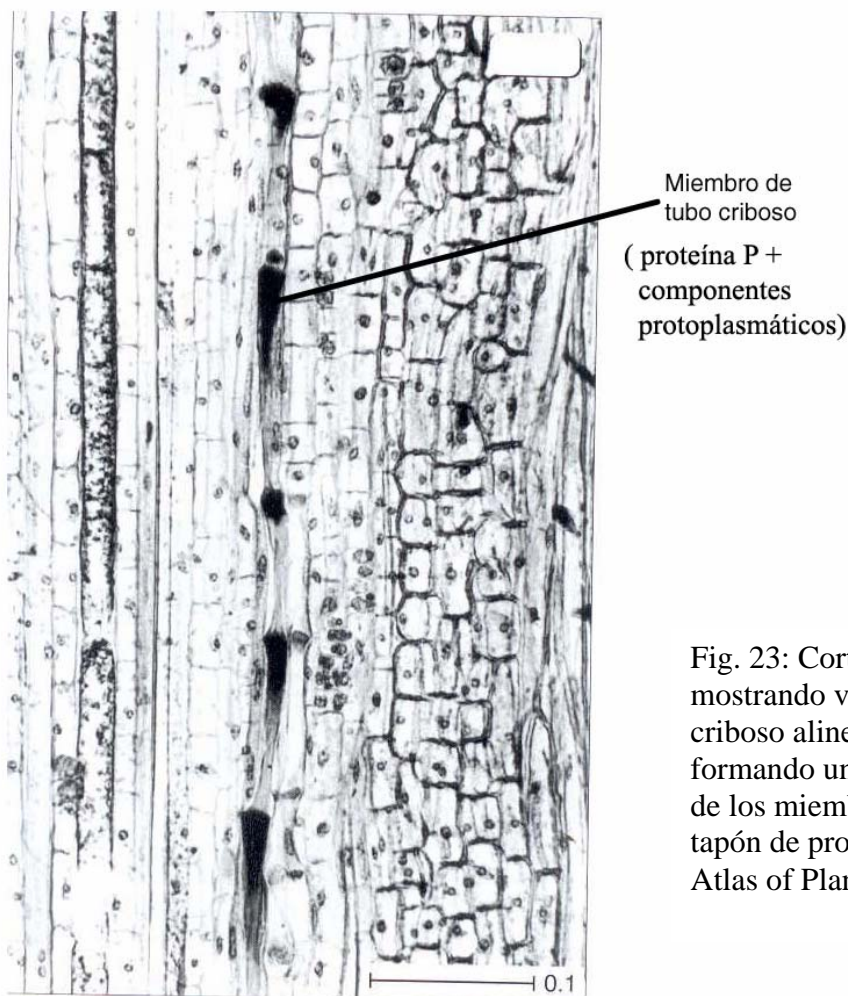


Fig. 23: Corte longitudinal por tallo mostrando varios miembros del tubo criboso alineados longitudinalmente formando un tubo criboso. En el interior de los miembros de tubo cribosos hay un tapón de proteína P - Imagen tomada de Atlas of Plant Anatomy

Células parenquimáticas especializadas: células acompañantes y células albuminosas

Las células acompañantes o anexas son células parenquimáticas especializadas que suelen encontrarse asociadas a los elementos de los tubos cribosos de las Angiospermas (fig. 22 c,d,e). Estas células acompañantes se originan de la misma célula madre que los elementos de los tubos a los que acompañan, y se piensa que guardan con éstos una estrecha relación morfológica y funcional. Las células parenquimáticas que están relacionadas con los elementos cribosos pueden morir al dejar de ser funcionales dichos elementos. Puede ocurrir que sean varias las células acompañantes, debido a divisiones transversales que pueden tener lugar en la célula meristemática precursora de las mismas.

Las células acompañantes, a diferencia de los elementos de los tubos cribosos conservan su núcleo. La pared celular que existe entre la célula acompañante y el elemento criboso correspondiente puede tener un espesor uniforme o bien presentar campos de puntuaciones primarios en donde los plasmodesmos se ramifican para conectarse adecuadamente con los poros de las áreas cribosas.

En relación con las células cribosas, elemento conductor del floema de Gimnospermas, se desarrollan células albuminosas las que establecen con este elemento relaciones morfológicas y funcionales semejantes a las descritas para los miembros de tubo cribosos - células acompañantes.

Células parenquimáticas no especializadas

Son células que llevan a cabo muchas de las actividades que les son propias, sobre todo el almacenamiento de diferentes sustancias de reserva (almidón, grasas, taninos, resinas, etc.).

En el floema primario, las células parenquimáticas son alargadas y están dispuestas verticalmente.

Fibras y esclereidas

Las fibras del floema o fibras liberianas tienen paredes secundarias que generalmente no se encuentran lignificadas, como conexiones intercelulares desarrollan puntuaciones simples, en algunas especies suelen permanecer vivas y en este caso sirven además como células de almacenamiento. Por su parte las esclereidas son elementos generalmente más cortos que las fibras y pueden ramificarse y adoptar diferentes formas.

Origen y clasificación del floema

En cuanto a su origen, el *floema primario* se diferencia a partir del *procambium* durante el crecimiento primario de la planta, mientras que el *floema secundario* lo hace a partir del cambium vascular durante el crecimiento secundario.

Floema Primario. Protofloema y metafloema

Dentro del floema primario, se llama *protofloema* a los primeros elementos que maduran; los que se diferencian más tarde constituyen el *metafloema*.

En aquellas zonas de la planta que están creciendo en longitud activamente, el protofloema constituye el tejido conductor de sustancias alimenticias. Dicho tejido presenta escasos elementos cribosos. En las Gimnospermas no se observan áreas cribosas en los primeros elementos del floema que se diferencian, por lo que se ha llamado a éstos células *floemáticas precursoras*.

Al parecer, los elementos conductores del protofloema dejan en poco tiempo de ser funcionales, y en aquellos órganos que se alargan rápidamente suelen ser destruidos poco después de alcanzar su madurez, debido a las tensiones a que están sometidos en el tejido, ya que al ser células anucleadas no pueden crecer activamente como lo hacen las células circundantes. Las células del protofloema que no son destruidas de este modo, en muchas dicotiledóneas, se transforman luego en fibras.

El metafloema, por su parte, dado que madura después de que los tejidos que lo rodean hayan finalizado su elongación, se conserva sin destruirse y actúa como tejido conductor durante más tiempo. En aquellas plantas que no experimentan crecimiento secundario, el metafloema es funcional durante toda la vida. Por el contrario, en las plantas con crecimiento secundario, los elementos cribosos de metafloema se vuelven inactivos luego de que se diferencian los elementos conductores secundarios, pudiendo ser parcialmente aplastados o bien obliterados por completo.

En el metafloema los elementos cribosos suelen ser más largos y de mayor diámetro que los del protofloema, siendo también más visibles sus áreas cribosas. En lo que a las fibras se refiere, no están presentes, por lo general, en el metafloema.



BIBLIOGRAFIA

- Cortés Benavides F.** 1986. *Cuadernos de Histología Vegetal*. Editorial Marban S.A. España.
- Esau K.** 1982. *Anatomía de las Plantas con Semilla*. Editorial Hemisferio Sur. Argentina.
- Fahn A.** 1974. *Anatomía Vegetal*. Ediciones Blume H. España.
- Ferrer Amorós J.R.** 1997. *Las Células de los Tejidos Vegetales*. Ediciones Vedrà S.L. España.
- Montaldi E. R.** 1995. *Principios de Fisiología Vegetal*. Ediciones Sur. Argentina.
- Moore R., Clark, W., Stern K.** 1995. *Botany*. C. Brown Publishers. USA.
- Pazourek J. and Votrubová O.** 1997. *Atlas of Plant Anatomy*. Peres publishers. Republic Czech.
- Raven P., Evert R., Eichhorn S.** 1999. *Biology Of Plant*. Freeman and Company USA.
- Strasburger E., Noll F., Schenck H., Schimper A.F.W.** 1994. *Tratado de Botánica*. Ediciones Omega S.A. España.
- Zeiger E.** 1998. *Plant Physiology*, Second Edition. Sinauer Associates, Inc. USA.

Páginas de Internet sugeridas para consulta

<http://www.efn.uncor.edu/dep/biologia/intrbiol/planta1.htm#xil>

- [*The Virtual Forest](#) A 360 degree navigable (with Quicktime VR®; links to download it if you don't have it) forest. http://www.biology.iupui.edu/v_forest/forest2.html
- [*Encyclopedia of Plants](#) Scientific and common names for garden plants. <http://www.botany.com/>
- [*The Botanical Society of America:](#) <http://www.thomson.com/bsa/default.html>
- [*Plant images](#) (a collection of image files, many used herein). <gopher://gopher.adp.wisc.edu/11/.data/.bot/.130new>
- [*Ultimate web pages about dendrochronology](#) Tree-rings were never this interesting! An excellent site with info and photos. <http://tree.ltr.arizona.edu/~grissino/henri.htm>
- [*Angiosperm Anatomy](#) An excellent site detailing plant structure. http://www.botany.uwc.ac.za/Sci_ed/pupil/Angiosperms/index.htm
- [*Plant Tissue Systems](#) Lots of images and text. http://www.mancol.edu/science/biology/plants_new/anatomy/homepage.html

IMÁGENES DE DIFERENTES PARTES DE LAS PLANTAS SUPERIORES

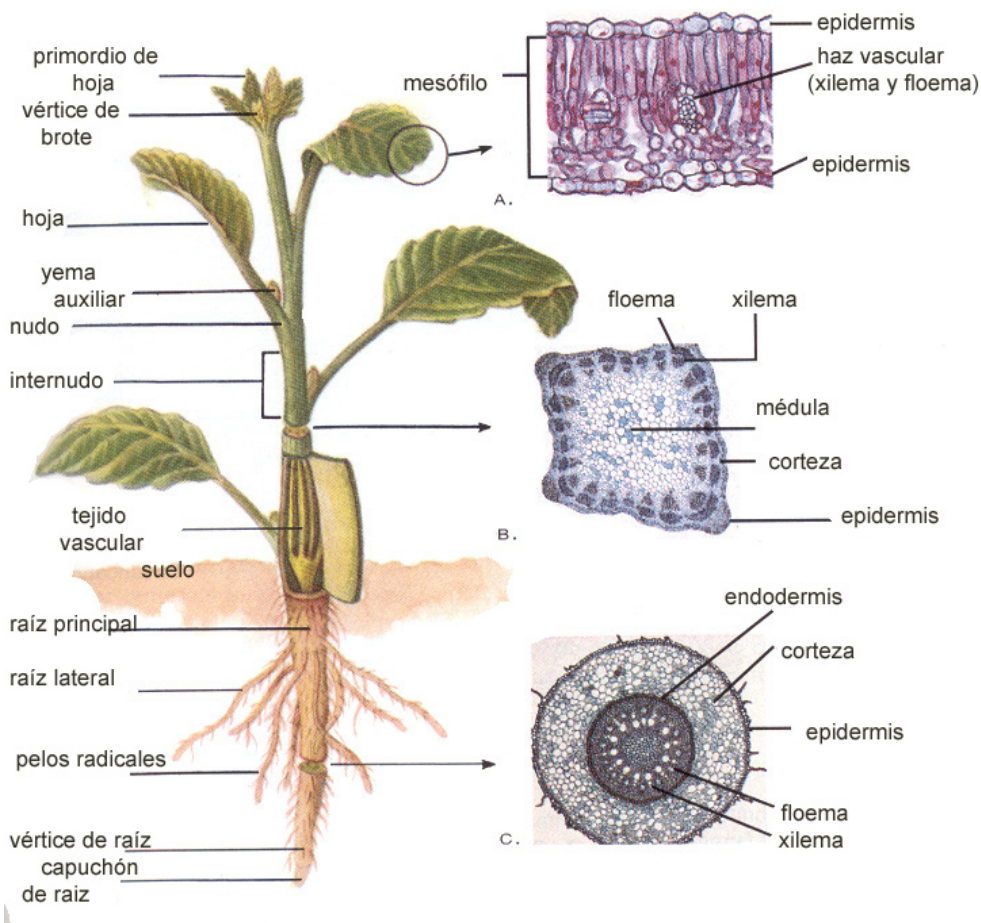
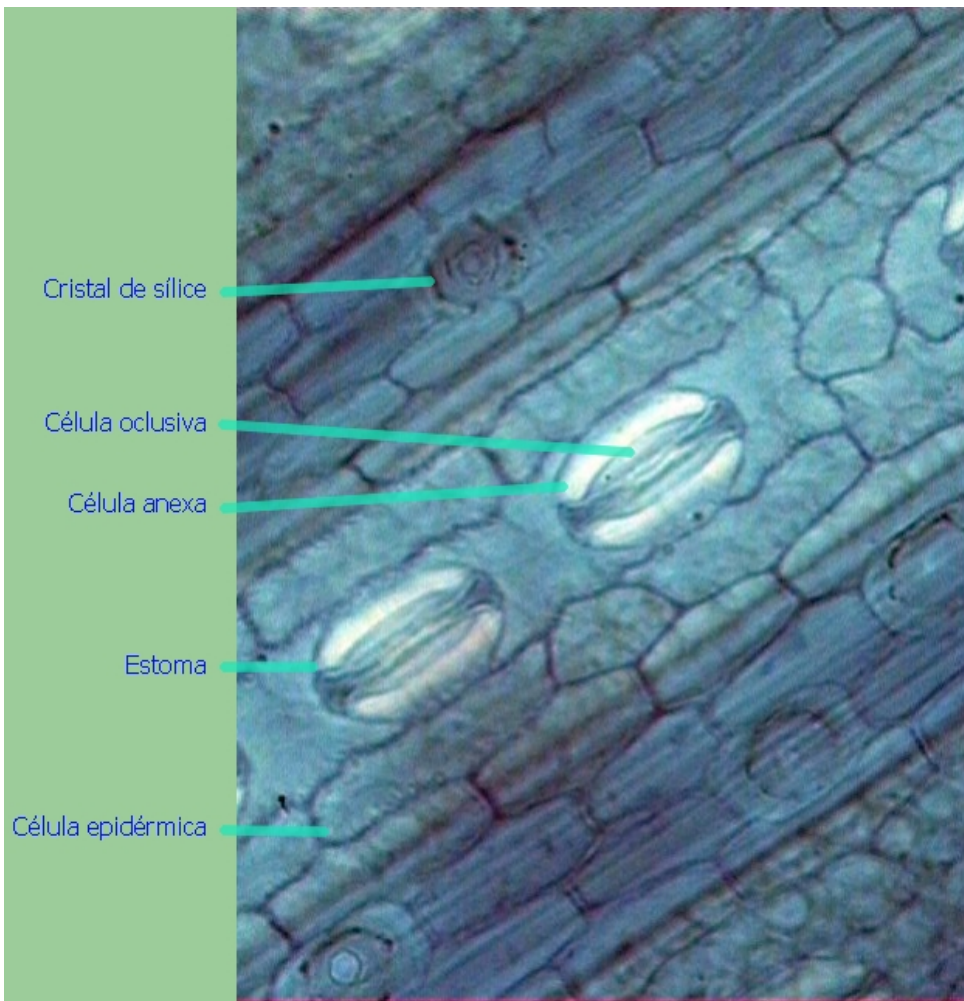


Figura 1: Cormo y sus tejidos (extraído de Moore)



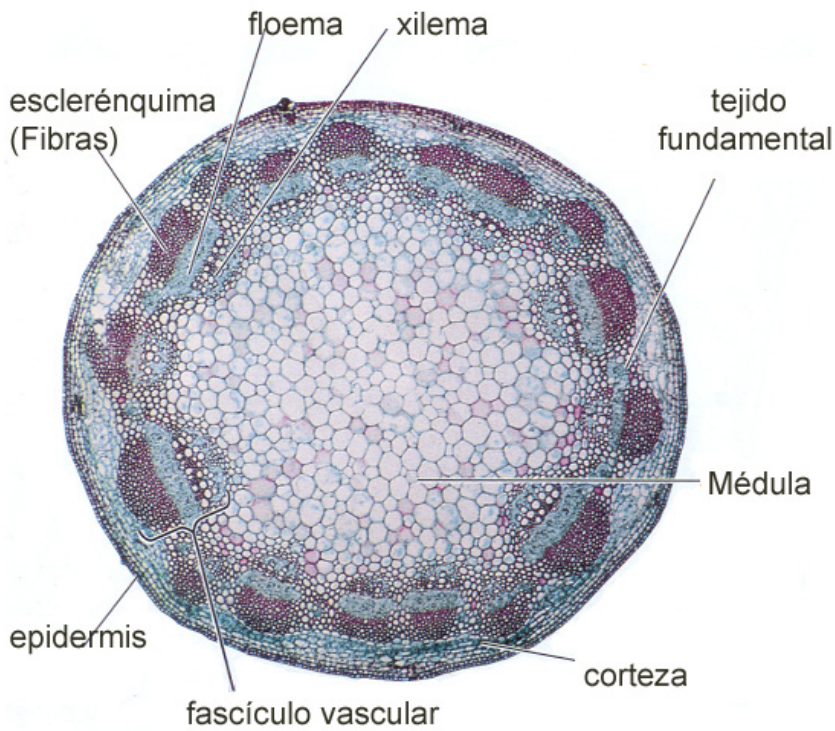
Figura 2: hoja y sus tejidos

(extraído de Moore)



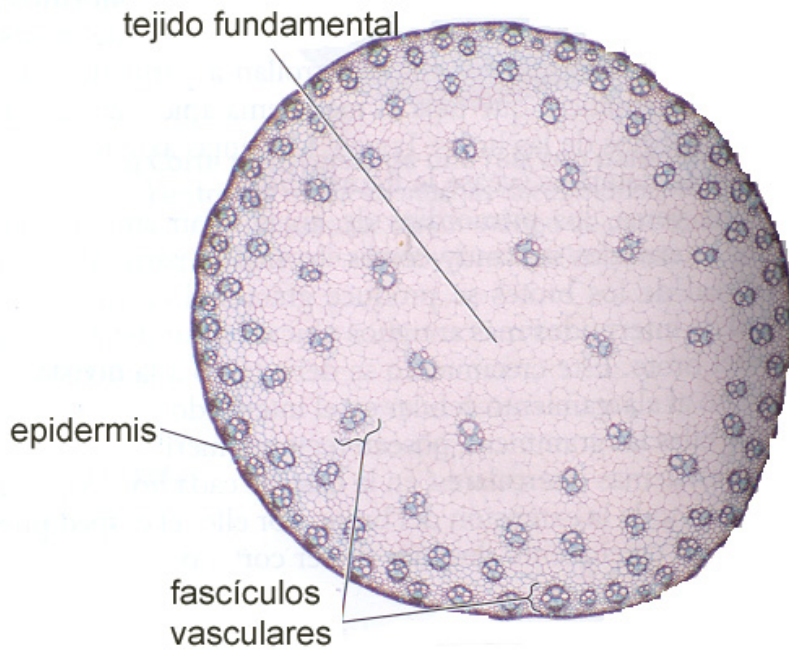
monocotiledónea.

Figura 3: Epidermis de



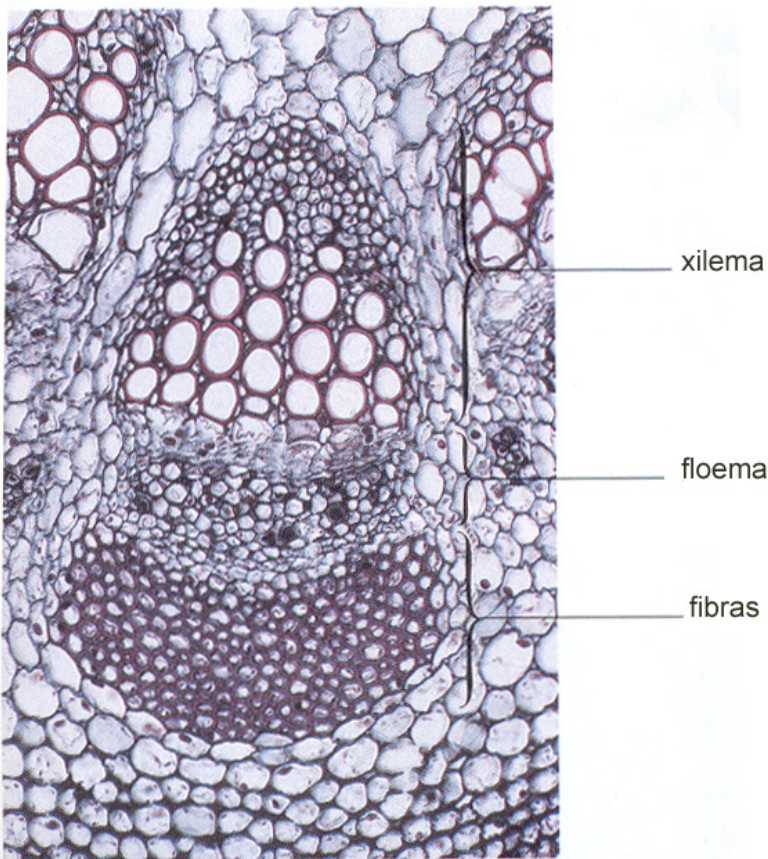
(extraído de Campbell)

Figura 4: tallo de dicotiledónea,



monocotiledónea (extraído de Campbell)

Figura 5: Tallo de



(extraído de Moore)

Figura 6: Tallo con tejidos vasculares

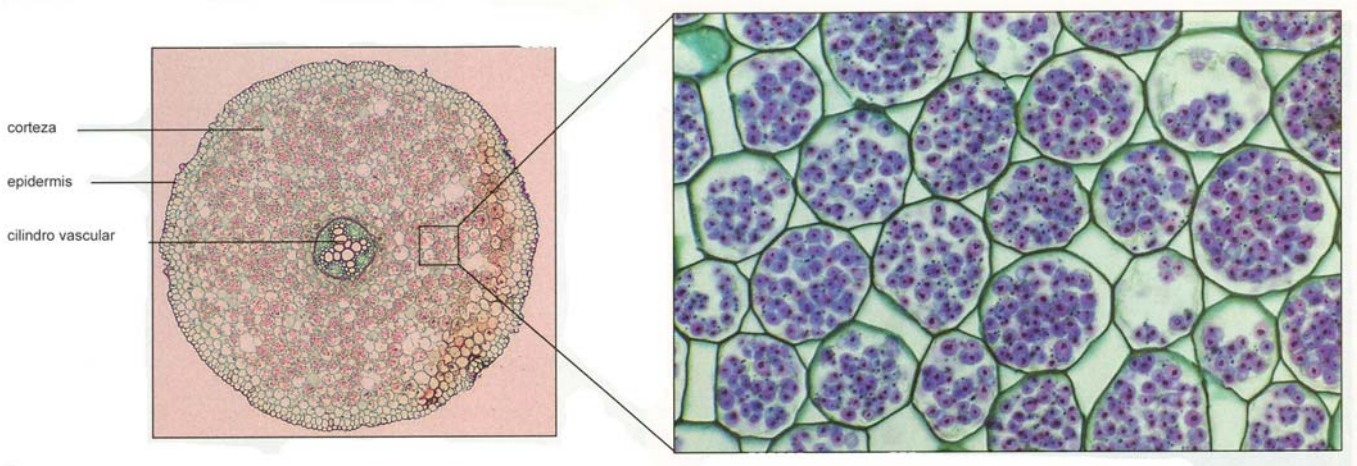


Figura 8: Corte de raíz con detalle del parénquima de corteza (amiloplastos). (Extraído de Moore)