

The background of the cover is a microscopic image of plant tissue. It shows a dense network of cells with thick, pinkish-purple cell walls. On the right side, there is a distinct region where cells are stained light blue and contain several large, dark red, circular structures, likely representing glandular secretory cells or specialized parenchyma.

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Tejidos vegetales GLANDULARES

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Enero 2021)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>.

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo
la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA
(Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar
sin restricción siempre que no se use para fines comerciales,
que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre
a los autores)

La edición de este documento se ha realizado con el software \LaTeX
(<http://www.latex-project.org/>), usando Texstudio
(www.texstudio.org/) como editor.

Contenidos

1	Tejidos vegetales	1
2	Glandulares	4
3	Imagen; Canal resiníferos	9

1 Tejidos vegetales

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

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

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

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

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

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

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

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

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

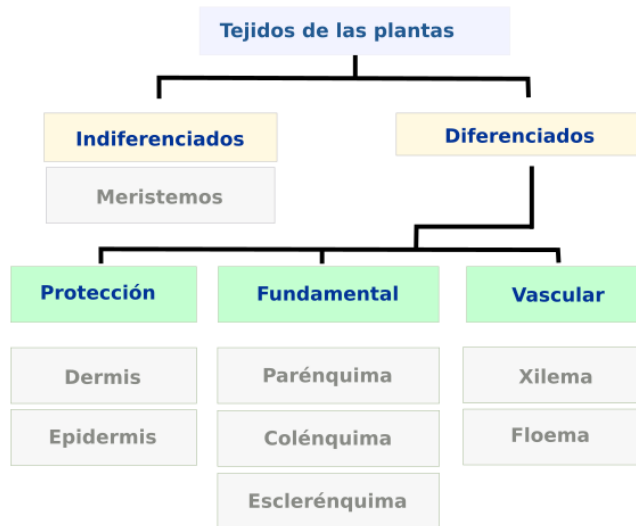


Figura 1: Clasificación tradicional de los tejidos de las plantas.



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

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

unos pocos tipos celulares tienen además pared celular secundaria.

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

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

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

2 Glandulares

En las plantas es difícil discriminar entre excreción y secreción puesto que los productos de ambos procesos suelen acumularse en los mismos compartimentos vegetales o en la superficie exterior de la planta. En términos generales se puede decir que la secreción es la acumulación de metabolitos secundarios que no van a ser utilizados inmediatamente y de metabolitos primarios que van a ser utilizados de nuevo por la célula. Las células secretoras proceden de la diferenciación de otras células pertenecientes principalmente a la epidermis o al tejido parenquimático y no constituyen verdaderos tejidos. Las estructuras vegetales encargadas de la secreción tienen morfología muy diversa y localización variada. Así, se pueden encontrar en zonas internas o externas de las plantas, pueden estar constituidas por una única célula o ser pluricelulares, y además pueden producir una multitud de productos diferentes.

Los productos de desecho de las plantas son acumulados en algunas células, transferidos a tejidos muertos o no, o a cavidades y conductos del cuerpo de la planta. Un ejemplo es la transferencia de sustancias de desecho a la madera.

Vamos a clasificar estas estructuras secretoras en función de si sus células se encuentran en la superficie de la planta o en su interior.

1. Estructuras de secreción externas

Existen multitud de estructuras secretoras en la superficie de la planta que se pueden encontrar formando pelos (tricomas), unicelulares o pluricelulares en la epidermis, o formando parte de la superficie epidérmica, y se originan a partir de células epidérmicas por división y diferenciación. Algunas secretan sustancias hidrofílicas, otras liberan sustancias lipofílicas y otras secretan pequeñas cantidades de ambas. Las secreciones son abundantes en los pétalos, donde son responsables de la fragancia de las flores, aunque también aparecen en los tallos y en las hojas. Aunque estas células están especializadas en la secreción, podría considerarse que todas las células de la epidermis son secretoras puesto que todas liberan sustancias que depositan en sus paredes o liberan al

medio.

Los hidatodos son estructuras que descargan agua y algunas sustancias disueltas desde el interior de las hojas hasta su superficie. A este proceso se denomina gutación y se produce por la presión hídrica que llega desde las raíces.

Los hidatodos son modificaciones de la hoja que se localizan próximos a los bordes y a los extremos de la hoja. Estructuralmente están formados por a) traqueidas terminales, b) epitema, formado por células parenquimáticas con pocos cloroplastos y paredes delgadas, situadas al final de los terminales de los nervios, c) una vaina o envuelta que se continúa con la epidermis (las células de la envuelta pueden estar suberizadas, incluso tener bandas de Caspary), d) una abertura o poro acuoso (los poros acuáticos son pequeños estomas que han perdido la capacidad de regular su apertura y cierre). Aunque ésta es la organización general, puede haber modificaciones como la falta de envuelta, la falta de epitema, incluso puede haber aberturas sin un estoma.

Normalmente los hidatodos se encuentran en el margen y puntas de las hojas, pero en algunas especies aparecen también en la superficie y se denominan hidatodos laminares. Los hidatodos se han asociado con la liberación de agua, pero en muchas plantas serófitas se han especializado en captar agua de la condensación de la niebla, es decir, el proceso contrario. Algunos autores han descrito los denominados hidatodos activos que son aquellas estructuras liberadoras de agua pero asociadas con tricomas glandulares liberadores de agua. Éstos liberarían agua sin participación de la presión osmótica, y de ahí el nombre de hidatodos activos en contraposición con los demás que serían pasivos.

Los nectarios son estructuras secretoras productoras de azúcares resultantes de las sustancias aportadas por el floema. Se encuentran sobre todo en las flores, denominados nectarios florales, pero también en las partes vegetativas o nectarios extraflorales. Su estructura puede ser compleja o simples superficies glandulares.

Los osmóforos son estructuras secretoras que producen el olor de las plantas mediante secreción de

aceites volátiles.

Las glándulas de la sal son estructuras de las plantas halófitas (viven en ambientes muy salinos) que almacenan y secretan iones para regular el contenido en sales de la planta. Las células de la sal son modificaciones de tricomas multicelulares (Figura 3). Sólo el 0.25 % de las plantas con flores se consideran halófitas. Todas las glándulas de la sal se han desarrollado para incrementar la tolerancia a la salinidad, pero como se han inventado por separado por muchas especies de plantas, sus mecanismos difieren. Son un ejemplo de evolución convergente. Las glándulas de la sal son epidérmicas y se encuentran sobre todo en las hojas de plantas que crecen en suelos salinos secos, pantanos salinos, y en los manglares. Como estas glándulas son epidérmicas en origen, se pueden considerar como tricomas especializados. La sal se mueve desde el xilema hasta el parénquima de manera apoplástica y hasta aquellas células que sustentan la glándula de la sal y que se encuentran en su base. Desde estas células la sal se mueve simplásticamente a través de plasmodesmos hasta las células almacenadoras donde se acumulan en la vacuola. Cuando se desintegra la glándula, la sal se libera formando residuos blancos en la superficie de la planta. La sal no vuelve hacia la planta desde la glándula porque las paredes de las células están cutinizadas. En tamarindos sin embargo, la sal es transferida a las células secretoras las cuales la contienen en vesículas que se fusionan con la membrana plasmática, y desde el espacio externo es transferida por pequeños poros hasta la superficie de las células.

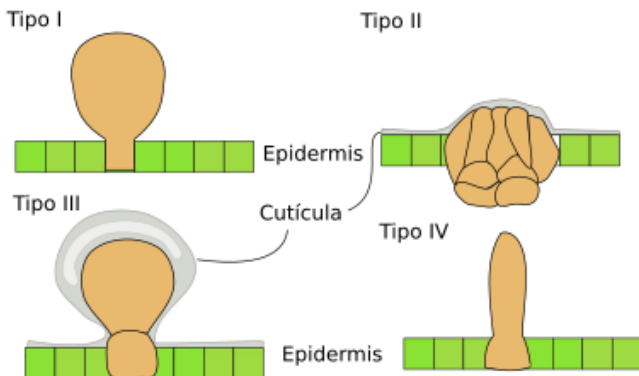


Figura 3: Tipos de glándulas de la sal (Modificado de Das-sanayake y Larkin, 2017).

Funcionalmente hay dos tipos de glándulas de la sal: aquellas que secretan la sal al exterior de la planta y aquellas que la almacenan en las vacuolas de células especializadas. Considerando su organización se clasifican en cuatro tipos: I vesícula salina (una célula grande que acumula sal); II multicelular de 4 a 40 células con células colectoras y secretoras cubiertas de cutícula; III estructuras filiformes bicelulares con una célula basal y otra apical; y IV unicelular vacuolar o filiforme secretora. Los dos primeros aparecen de dicotiledóneas y las 2 últimas en monocotiledóneas. El tipo I, vesícula salina, es una gran célula que contiene una gran vacuola que acumula sal y que posteriormente se puede romper liberando su contenido en sal. Algunas veces esta célula se encuentra encima de un grupo de células epidérmicas. El tipo II es multicelular y tienen dos poblaciones celulares, basales colectoras de sal y superficiales excretoras de sal. Las células secretoras están cubiertas de cutícula, pero, esta cutícula, o está perforada o se crea una cámara entre la cutícula y la membrana que acumula la sal excretada. Estas glándulas se organizan de forma bulbosa o en forma de disco, normalmente formando una depresión en la superficie de la hoja. La sal se suele liberar en el centro de estas estructuras. En algunas de estas glándulas suele haber un tercer tipo celular que conecta las células colectoras de las secretoras. Las glándulas del tipo III son parecidas a las glándulas secretoras de sal de las dicotiledóneas pero con estructuras más simples, con una o dos células, con o sin cutícula límite y tienen unas células basales características. El tipo IV aparece en el arroz silvestre y son pelos unicelulares.

Los tricomas glandulares son uno de los componentes de la secreción externa de las plantas (Figura 4). Por ejemplo, el olor de las flores se debe a la liberación de productos por parte de estas estructuras. Se encuentran en un 30 % de las especies. Los tricomas glandulares son normalmente multicelulares y tienen un tallo o pedúnculo, aunque algunos son unicelulares. El tallo está formado por las denominadas células sustentadoras, cuyas células más basales se anclan en la epidermis, mientras que en el extremo distal del tricoma se encuentran las células secretoras. Las células glandulares o secretoras tienen pared celular primaria, que a veces está revestida de cutícula,

sobre todo en su parte de unión con las células de sostén, y un citoplasma rico en orgánulos como mitocondrias, retículo endoplasmático y sacos de aparato de Golgi. Aunque hay variaciones. Por ejemplo, las células glandulares que secretan terpenos tienen generalmente muy poco aparato de Golgi o no es visible.



Figura 4: Tricomas glandulares en una hoja de malva.

Los tricomas glandulares tienen células que secretan sustancias que liberan al medio, bien a la atmósfera o la superficie de la propia planta, con diferentes funciones. Las células glandulares de los tricomas son capaces de sintetizar sus productos de secreción, incluso algunas tienen capacidad de fotosíntesis. Es decir, actuarían como unidades independientes. Aunque en otros casos los elementos básicos para la síntesis pueden llegar a través de las células de soporte del tricoma.

Los tricomas glandulares se pueden clasificar según la sustancia que liberan o según su morfología. Hay tricomas glandulares que tienen una célula basal, una o varias de sostén y unas pocas secretoras en la punta del tricoma. Normalmente producen sustancias nada o poco volátiles que quedan en la superficie de la planta. Otros tienen una célula basal, una célula corta de tallo y una cabeza que consta de una o varias células glandulares que contienen una gran cavidad entre la cutícula y la pared celular llena con sus productos. En una misma planta nos podemos encontrar distintos tipos de estructuras secretoras, incluso dentro de un mismo órgano. Por ejemplo, en las hojas de las plantas carnívoras hay tricomas que atrapan al insecto, como los tricomas secretores de néctar o de mucílagos, y tricomas que lo digieren mediante la secreción de enzimas proteolíticas. En este caso incluso un mismo tricoma puede secretar distintos tipos de sustancias. El número de tricomas, tanto glandulares como no glandulares, ser influido por el ambiente, y se puede incrementar, por ejemplo, tras el ataque de herbívoros.

La liberación de las sustancias de secreción se puede hacer de diversas maneras. Puede haber acumulación

entre la pared y la cutícula, de manera que cuando se roza el tricoma, la cutícula se desprende y las sustancias se liberan. En otras ocasiones la propia cutícula tiene poros por los que las sustancias se van liberando al exterior. Por último, algunos pelos secretores retienen las sustancias de secreción en su interior y sólo los liberan cuando la célula se rompe. Inicialmente las sustancias precursoras llegan a la célula secretora a través de las células de sostén, pero los productos de secreción, ya elaborados, no cruzan de vuelta hacia las células de sostén porque el engrosamiento posterior en el tricoma maduro de la cutícula de la célula secretora y las células barrera del propio tricoma impiden que el producto vuelva a la planta.

Hay una gran variedad de tricomas glandulares en función de las sustancias que secretan. Algunos producen y liberan ácidos orgánicos, otros secretan sal, mucílago (polisacáridos), terpenos, una mezcla de terpenos y mucílago, secretores de néctar, las plantas carnívoras tienen pelos glandulares que secretan enzimas proteolíticas, etcétera. También algunas de estas sustancias tienen efectos antimicrobianos. Una de las funciones importantes de los tricomas glandulares es mediar en la interacción entre plantas y animales. Por ejemplo, los terpenos que liberan los tricomas pueden atraer, repeler, causar alarma, o regular el desarrollo de los insectos, dependiendo de la especie. Algunos terpenos atraen a predadores o parásitos de los herbívoros. Es lo que se llama defensa indirecta.

¿De dónde consiguen los tricomas glandulares la energía y el carbono para producir sus metabolitos? Principalmente lo consiguen del cuerpo de la planta. Incluso en aquellos tricomas que tienen capacidad fotosintética, esta capacidad no se usa para fijar CO₂ atmosférico sino que la energía de la fotosíntesis se emplea para otras rutas metabólicas diferentes a la de la fijación del carbono. La fuente de carbono de los tricomas glandulares son sacáridos de la propia planta, y los metabolitos propios se sintetizan en las células glandulares del tricoma.

2. Estructuras de secreción interna

Las secreciones internas son productos que se almacenarán en el interior de los tejidos de la planta, a veces durante toda la vida de ésta. Las estructuras secretoras internas se encuentran alejadas de la epi-

dermis y se localizan principalmente en el parénquima cortical de tallos, hojas, raíces y frutos. Podemos distinguir tres tipos de estructuras secretoras:

Células secretoras. Son células aisladas que se diferencian de las células vecinas por su morfología y pueden variar desde formas isodiamétricas hasta tubos más o menos alargados. Son células muy especializadas que a menudo se denominan idioblastos. Muchas células secretoras contienen una mezcla de sustancias, y en otras el contenido no ha sido todavía identificado. Sintetizan una amplia variedad de productos que almacenan en su interior, como resinas, mucílagos, aceites, taninos e incluso sustancias cristalizables. Es frecuente ver células con precipitados cristalizados en su interior que normalmente son cristales de oxalato de calcio. Esto precipitados aparecen en células aisladas en el parénquima, y también en floema secundario y en algunas células de epitelios estratificados (litocistos). Según la forma de los precipitados podemos tener drusas, en forma estrellada o esféricas (Figura 5), rafidios en forma de agregados de agujas, estiloides como cristales aciculares, y prismas. Todavía no está del todo clara la función de los cristales de oxalato de calcio en las plantas.

Las cavidades y los conductos secretores se diferencian de las células secretoras en que su producto de secreción se acumula en los espacios intercelulares. Los espacios cortos son cavidades y los largos son conductos. Estos espacios pueden localizarse en cualquier parte la planta y se forman por dos tipos de procesos: esquizógeno y lisógeno. Pueden producirse por una separación de las células que resulta en un espacio central revestido por células secretoras, denominados espacios esquizogénicos, como es el caso de los conductos resiníferos. También se pueden formar por degradación de células que previamente habían sintetizado los productos de secreción y éstos quedan en el hueco que dejan las células muertas. Dichos espacios se denominan lisogénicos, como es el caso de las cavidades lisogénicas del fruto de los cítricos. Algunos autores reconocen un tercer modelo de desarrollo, la esquizolisogénica. La formación de estas cavidades y conductos es inicialmente esquizógena (separación de células), seguida de etapas lisogénicas cuando las células que revisten el espacio sufren autólisis agrandando el espacio. Los conductos resiníferos de las es-

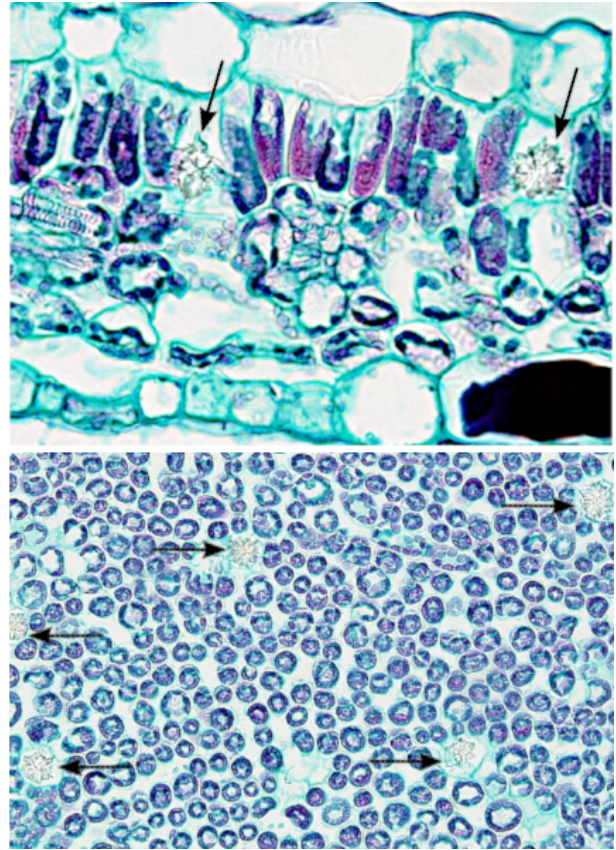


Figura 5: Drusas en una hoja. La imagen de arriba es un corte transversal, mientras que el de abajo es un corte en un plano horizontal y paralelo a las superficie de la hoja.

camas de las yemas de *Pinus pinaster* es un ejemplo de conductos que siguen el modelo esquizolisógeno. (ver figura).

Los laticíferos son células individuales o aparecen formando grupos que acumulan un líquido llamado látex. Cuando están formados por varias células se pueden organizar formando tubos. Según su estructura se pueden clasificar en articulados y no articulados, y se diferencian en que los primeros están formados por cadenas de células y los no articulados son en realidad una única célula de forma tubular y sincitial. En los no articulados, las cavidades se desarrollan desde el embrión donde hay células individuales que son las precursoras de estas estructuras. Los laticíferos articulados se originan a partir de células del meristemo apical. Sin embargo, ambos se desarrollarán en un sistema de tubos similares, cuyo grado de ramificación puede variar según la especie. Se

encuentran en una gran cantidad de especies, desde herbáceas a leñosas. Las células de los laticíferos no tienen paredes lignificadas. Cuando hablamos de látex no podemos pensar en una sustancia homogénea en su composición sino que existen muchas variedades de látex. Su variación puede ser tanto en color como en composición (puede contener sustancias tales como carbohidratos, ácidos orgánicos, politerpenos, alcaloides, sales esteroides, grasas y mucílagos, y pueden tener proteínas y almidón).

3 Imagen; Canal resiníferos

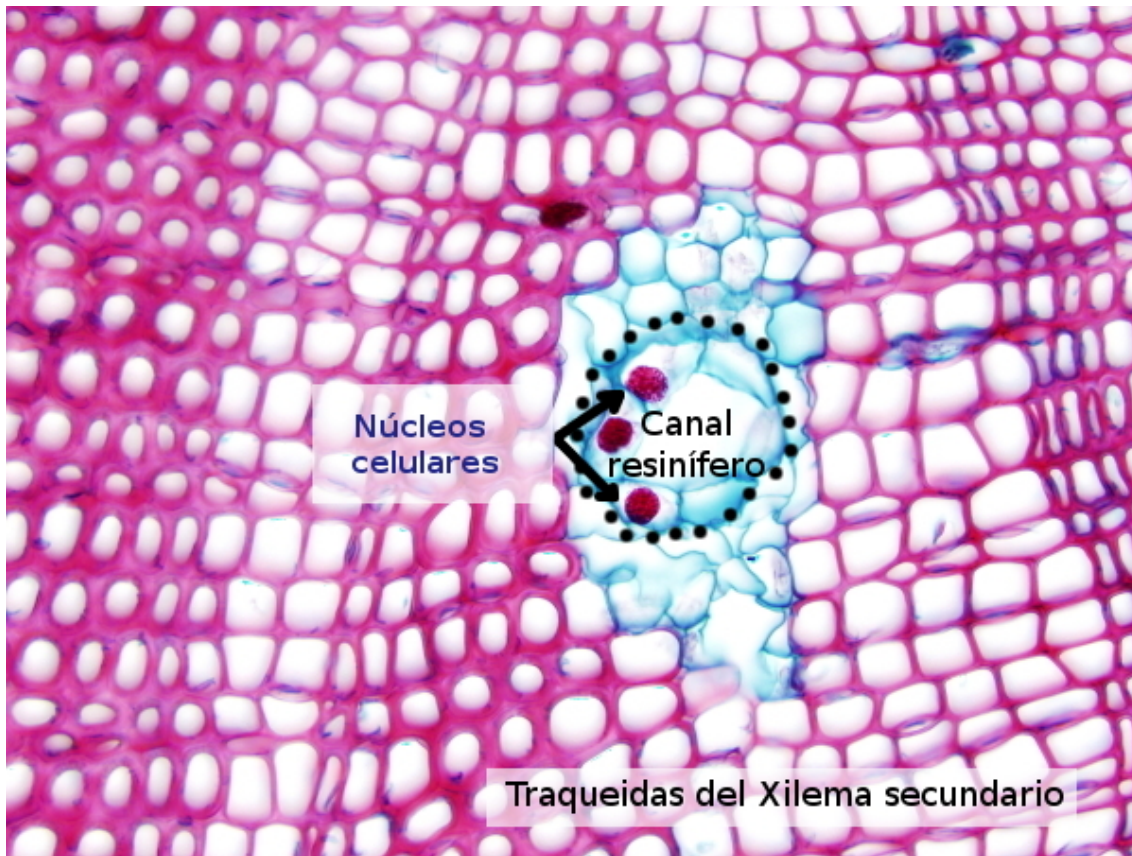


Figura 6: Órgano: tallo, canal resinífero. Especie: pino (*Pinus* spp.) Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcian.

En la mayor parte de los casos la epidermis está formada por una única capa de células densamente empaquetadas que proporcionan a la planta una gran protección mecánica y evitan la pérdida de agua. La pared celular primaria de las células epidérmicas está recubierta en su cara tangencial externa por una cutícula que disminuye la pérdida de agua y que está formada mayormente por cutina y por ceras, sustancias de naturaleza lipídica que son sintetizadas y secretadas por la propia célula. Hay epidermis que no

poseen cutícula, como se observa en las zonas de absorción de las raíces. En otros casos son muy finas como en el tallo de las solanáceas (por ejemplo, la patata), de grosor intermedio tenemos el ejemplo del tallo de la malva, o gruesas y muy gruesas como en la epidermis de la hoja de pino. En este último caso las células epidérmicas muestran pared celular secundaria suberificada.