

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Órganos vegetales

RAÍZ

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Marzo 2023)

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	Introducción	1
2	La raíz	3
3	La raíz primaria	7
4	Raíz primaria. Monocotiledónea.	12
5	Raíz primaria. Dicotiledónea.	14
6	Raíz secundaria	15
7	Raíz secundaria. Dicotiledónea.	18

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 están probablemente en un linaje de las algas verdes, puesto que 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 (Figura 1), resultado de una larga evolución, que presenta órganos muy especializados y adaptados a la vida terrestre.

Generalmente hablando hay dos grandes órganos vegetativos (no reproductores) en la planta: el tallo y la raíz. El tallo incluye al tronco y las hojas. La raíz, tallo, y las hojas. La raíz fija la planta al suelo y toma de éste el agua y las sales minerales disueltas. La raíz es una estructura homogénea. Las raíces laterales surgen del interior de la raíz principal o también a partir del tronco. El tronco 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 desde las hojas a las zonas de crecimiento y a las raíces. El tallo crece por unidades que son los nodos e internodos. En los nodos están las hojas. 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 base de las hojas están las yemas axilares que permiten la formación de ramas.

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. Todas las estructuras florales son en realidad hojas modificadas. 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 (Figura 2).

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 puede extenderse 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 troncos 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, y unas pocas monocotiledóneas. 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, pero no dejaron ningún descendiente. Las plantas con semillas parece que descubrieron el crecimiento secundario

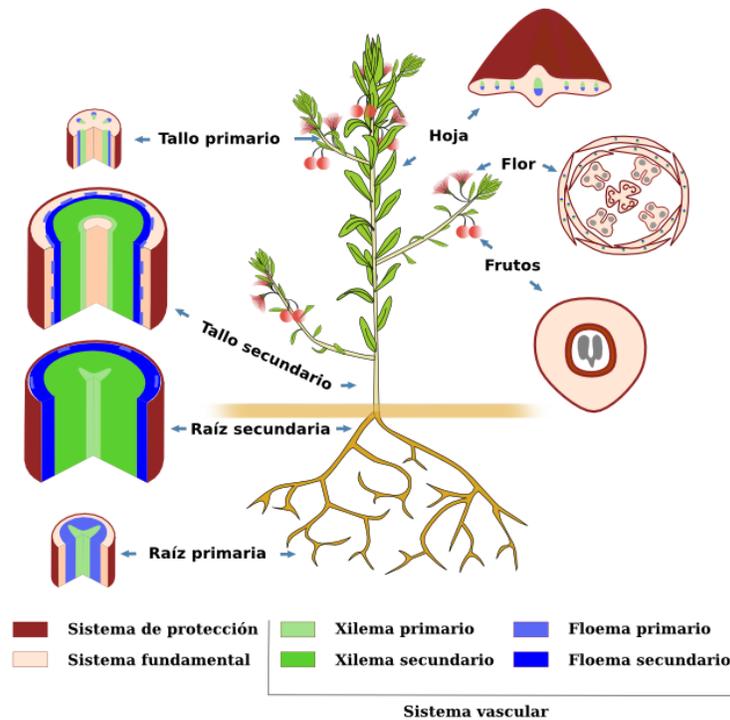


Figura 1: Esquema de los principales órganos de una planta vascular dicotiledónea.

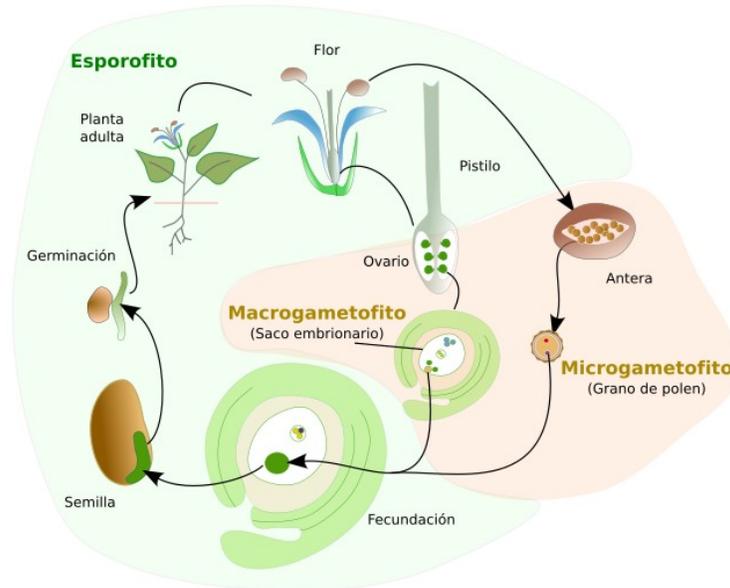


Figura 2: Alternancia entre gametofito y esporofito en una angiosperma tipo.

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.

2 La raíz

1. Introducción

La raíz es la parte inferior del eje de la planta y, por lo general, está enterrada en el suelo, aunque hay raíces que se desarrollan en el aire o en el agua. Al conjunto de raíces que una planta tiene en el suelo se le denomina sistema radicular. Las principales funciones de las raíces son fijar la planta al suelo y la absorción de agua y sales minerales. Otras funciones son la de almacén, como en el caso de la remolacha, zanahoria o batata, la síntesis de hormonas vegetales, la aireación de la planta en medios acuáticos, como medio de propagación de nuevas plantas, etcétera. En numerosas especies la raíz se asocia de manera simbiote con determinadas especies de hongos para formar micorrizas, y también algunas plantas, como las leguminosas, se pueden asociar con bacterias de manera simbiote formando unas estructuras denominadas nódulos. Estas simbiosis permiten una mejor absorción de sustancias nitrogenadas por parte de la planta.

Todas las plantas vasculares pueden generar raíces, aunque no se forman en algunas plantas vasculares primitivas y algunas epífitas. Algunas plantas no vasculares, como los musgos y hepáticas, tienen unas estructuras enterradas denominadas rizoides que sirven para fijar la planta y absorber agua, pero carecen de haces vasculares. Las raíces verdaderas siempre tienen haces vasculares con xilema y floema.

La velocidad de crecimiento o elongación de las raíces depende de las condiciones ambientales como humedad, temperatura, estación del año, especie de planta, etcétera. Se ha estimado que en el maíz es de 5 a 6 cm por día, en las hierbas comunes es de 10 a 12 cm por día, y en los árboles de 3 a 5 cm por día. La profundidad a la que llegan también es variable dependiendo de las condiciones del suelo y de la especie de planta. Así, puede variar desde decenas de centímetros en las herbáceas hasta decenas de metros en los árboles. Normalmente las raíces más profundas hacen a las plantas más resistentes a las sequías.

El crecimiento y desarrollo de las raíces depende del aporte de moléculas carbonadas y fitohormonas desde

del tallo. Por ejemplo, el periodo de formación de frutos y semillas reduce significativamente el crecimiento de las raíces. La relación entre el tamaño del tallo y de la raíz depende de la especie y edad de la planta, y de las condiciones ambientales. Esta relación raíz/tallo puede ir desde 0,12 en un bosque tropical, hasta 3 en la remolacha, pasando por 0,5 en el maíz.

Las ramificaciones de las raíces suelen tener una alta tasa de mortalidad, dependiendo de la especie y de la estación del año. De modo que, aparte del incremento total del tamaño de la raíz, la planta tiene que producir muchas raíces nuevas para mantener su sistema radicular. Esto demanda mucha energía procedente de la fotosíntesis. Se estima que las raíces pueden consumir entre el 50 % y el 70 % de la producción fotosintética de una planta. No está claro por qué las plantas necesitan tantas raíces, pero podría estar relacionado con la búsqueda constante de nutrientes y agua.

Una característica de los sistemas radicales de muchas especies de árboles es la capacidad para fusionar raíces de plantas diferentes. Esto se ha demostrado en árboles tropicales, muchas especies de pino y otros árboles angiospermas. Estos "injertos" permiten una comunicación de grupos de plantas a través de sus raíces y por tanto la capacidad de compartir recursos como agua, sales minerales, etcétera.

La función de sujeción en las raíces se da por supuesto pero es muy importante porque la supervivencia de la mayoría de las plantas depende de su capacidad para permanecer erectas por sí mismas y frente a distintas condiciones ambientales, como vientos fuertes, peso de la nieve o de la propia estructura de la planta, efectos mecánicos de los herbívoros, etcétera. Indirectamente también ayuda a la estabilidad del propio suelo.

La absorción de agua es una función crucial de la raíz pero no está claro qué parte es la más importante en este papel. Poca agua entra por la región meristemática, la más apical, sobre todo por la carencia de un sistema de conducción funcional. Aunque los pelos radicales son un entrada importante para el agua, parece que la incorporación de agua en las zonas suberizadas más maduras debe ser también importante porque representan la mayor parte de la raíz

y, a veces, las zonas no suberizadas son tan pequeñas que no explican la absorción total de agua. En algunas plantas una gran parte de la absorción ocurre a través de las hifas de los hongos con los que las raíces se asocian. El agua viaja de forma pasiva desde la tierra hasta la estela (tejido vascular). Pero los nutrientes son captados activamente y tienen que cruzar numerosas barreras. Son absorbidos por las membranas de las células y luego transportados entre citoplasmas a través de los plasmodesmos. Sin embargo, el agua no cruza las membranas celulares de forma totalmente libre y para regular su flujo hay canales de agua denominados acuaporinas con los que la raíz puede controlar el flujo de agua.

Las raíces son responsables de buscar recursos hídricos en el suelo mediante un crecimiento dirigido a través de la tierra. Esta búsqueda hace que las raíces sean unas grandes transformadoras del suelo, no sólo porque son capaces de romper rocas, sino porque se asocian con hongos y bacterias, y actúan como elementos que sujetan el suelo frente a erosión.

Algunas raíces están especializadas en funciones menos frecuentes. Por ejemplo, las plantas que crecen en suelos encharcados o acuáticos suelen tener raíces aéreas que favorecen el intercambio de gases, como es el caso de los manglares, donde crecen desde el tallo y se sumergen en el agua y la arena bajo el agua, o totalmente acuáticas como en las plantas acuáticas flotantes. Las raíces que crecen en ambientes acuáticos desarrollan un parénquima especial denominado aerénquima. En las plantas parásitas las raíces se adaptan para captar alimento de otras plantas. Otras raíces como las de las zanahorias, remolacha y otras especies se convierten en zonas de almacenamiento. En regiones con suelos pobres en fósforo muchas dicotiledóneas desarrollan raíces que se organizan en grupos. Se desarrollan desde el periciclo y son pequeñas, liberan ácidos orgánicos y fosfatasas al medio que ayudan a absorber el fósforo. Hay raíces contráctiles que aparecen en monocotiledóneas y dicotiledóneas. Son estructuras típicas de aquellas plantas que poseen bulbos o cormos como en el azafrán, o diente de león. Las raíces pueden contraerse y atraer a la planta muy cerca de la superficie del suelo, de manera que el bulbo queda en la mejor posición posible. Se llaman plantas geófitas. La contracción se

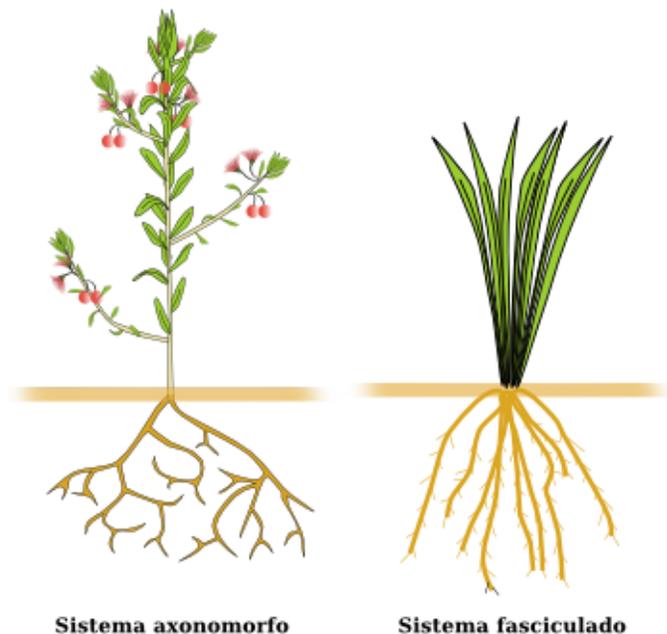


Figura 3: Tipos de organización radicular.

produce por cambios en el volumen de las células del córtex de la raíz.

2. Organización

La raíz es la primera estructura que brota del embrión, situado en la semilla. Esta raíz inicial se denomina radícula. La forma que adopta el sistema radicular durante el crecimiento es diferente según el tipo de planta. Puede haber una raíz principal o primaria, derivada directamente de la radícula, y unas ramificaciones denominadas raíces laterales (Figura 3). Este tipo de raíz, característico de las gimnospermas y dicotiledóneas, se denomina axonomorfa. En las raíces axonomorfas la raíz primaria es importante durante toda la vida de la planta. Estas raíces, por lo general, alcanzan gran profundidad en la tierra. Aunque la raíz principal de las plantas perennes son en general tan viejas como la propia planta, hay una gran mortalidad en las raíces laterales. Se ha estimado que la mayor parte de las raíces laterales más pequeñas pueden vivir unos cuantos días.

En el caso de muchas monocotiledóneas la raíz primaria sólo es importante durante la primera etapa del desarrollo, y es sustituida posteriormente por raíces que se originan del tallo o las hojas, todas ellas de

igual tamaño, formando un sistema radicular denominado fasciculado. La poca profundidad de los sistemas fasciculados y la fuerza con que se sujetan al suelo las hace especialmente convenientes para prevenir la erosión del suelo.

A las raíces que surgen en la planta adulta desde el tallo, hojas u otras raíces (de manera diferente a las raíces laterales de las raíces axonomorfas) se les denomina raíces adventicias. Son raíces que surgen tras el periodo embrionario a partir de células próximas a los haces vasculares de cualquiera de estos órganos. Algunas de estas raíces son aéreas y sus células pueden tener cloroplastos. Por ejemplo, las raíces adventicias en la hiedra son aéreas y se desarrollan a partir del tallo o de las propias hojas. Hay plantas que pueden propagarse por estolones, como las fresas, gracias a las hojas, como las violetas africanas, o por tallos como las moras. Se pueden desarrollar raíces adventicias desde cada una de estas estructuras.

3. Zonas de la raíz

Desde la zona apical hasta las partes más maduras de una raíz se pueden distinguir diferentes zonas (Figura 4), que suelen aparecer en todas las raíces, aunque la longitud de cada una de ellas depende de la especie y las condiciones ambientales. Son las siguientes:

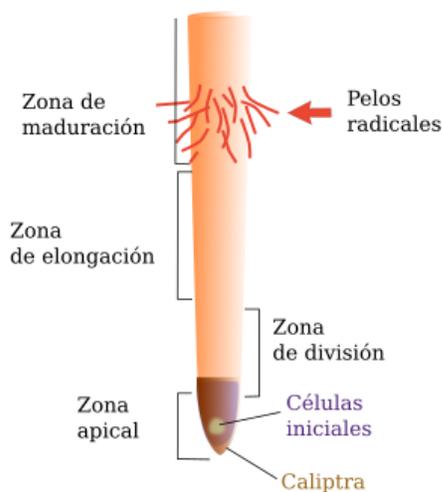


Figura 4: Zonas de una raíz.

Zona apical. En esta zona se encuentran el meris-

temo apical radical y una cubierta protectora denominada cofia o caliptra. El meristemo apical radical está formado por una zona de células iniciales a partir de las cuales se originarán el resto de las células de la raíz. Estas células iniciales poseen una tasa de división baja. Alrededor de este centro hay zonas meristemáticas denominadas protodermis y procámbium, que darán lugar a la epidermis, vasos conductores y tejido fundamental, respectivamente. Parece que las células iniciales están controladas por el centro quiescente, que se localiza próximo a ellas. La caliptra, además de proteger físicamente al meristemo apical radical, libera sustancias mucilaginosas y células muertas que se convierten en un lubricante que facilita el crecimiento y contrarresta la abrasión.

La raíz crece por proliferación y elongación de las células producidas en el meristemo radical. Un hecho interesante es que este crecimiento necesita moléculas carbonadas que deben llegar desde otras partes de la planta por el sistema vascular, pero el sistema vascular está separado varios milímetros del propio meristemo. Por tanto el suministro al meristemo radical apical ha de involucrar a células de la zona de elongación y maduración (ver más abajo)

En la zona apical, en concreto en una zona central de la caliptra denominada columnela formada por dos columnas de células, se encuentra el sensor de gravedad que permite a las raíces crecer hacia el interior de la tierra, crecimiento denominado geotropismo positivo. Este sensor está formado en realidad por una células denominadas estatocitos. Poseen un gran tamaño y su citoplasma central está libre de orgánulos y de haces de citoesqueleto. El núcleo se sitúa en la mitad hacia el tallo y el retículo se encuentra en la periferia, como la mayoría de los otros orgánulos. Posee amiloplastos denominados estolitos se depositan en el fondo gracias a la gravedad. Los amiloplastos sedimentados interactúan con las membranas celulares de la célula y desencadenan una respuesta que implica la liberación de auxina que se transporta lateralmente por el órgano. Son estos niveles laterales los que varían en función de la gravedad, y modifican la curvatura del órgano. Este efecto está ausente temporalmente en las raíces laterales recién formadas pero aparece cuando alcanzan una cierta longitud.

Zona de división celular. Es la zona que está a continuación de la zona de células iniciales y es donde se produce la mayoría de las divisiones celulares.

Zona de elongación. Esta parte de la raíz es de unos pocos milímetros de longitud y en ella las células incrementan su tamaño. La raíz puede crecer en longitud por esta elongación celular, además de por la adición continua de nuevas células.

Zona de maduración. Aquí comienzan las células a adquirir sus características celulares que le permitirán ser células funcionales, cada una de ellas formando parte de uno de los tejidos primarios de la raíz. En esta zona aparecen los pelos radicales por diferenciación de células epidérmicas.

La separación entre todas estas zonas no es nítida y, por ejemplo, las células que formarán parte de los vasos conductores empiezan a diferenciarse ya en la zona de elongación. Cada una de estas zonas se irá desplazando hacia el extremo de la raíz a medida que se produce la elongación de la raíz.

Las raíces pueden presentar crecimiento primario y secundario. El primero supone fundamentalmente crecimiento en longitud, mientras que el segundo es en grosor. El tipo de crecimiento y el grupo de plantas al que pertenece una raíz son las características que vamos a utilizar para estudiar su anatomía microscópica. Debido a la ausencia de nudos y entrenudos la estructura de la raíz es sencilla y bastante similar a lo largo de toda su extensión.

4. Evolución

Todas las plantas vasculares actuales tienen raíces verdaderas, con gravitropismo positivo y con una caperuza protegiendo el meristemo. Las primeras plantas no poseían raíces sino rizoides. Se inventaron de forma independiente por las plantas con semillas, en licofitas, esfenofitas y helechos. Los registros fósiles indican que hay raíces que se han inventado de manera independiente durante la evolución. Esto es así porque el grupo de plantas del que surgieron todas las plantas actuales carece de raíces verdaderas, pero también las que dieron lugar a las licofitas y a las plantas con semillas, luego probablemente las inventaron por separado. Las raíces han evolucionado aparentemente poco, quizá debido a que la presión de selección del medio subterráneo no es tan cambiante como el aéreo.

Las licofitas tienen características ancestrales en las raíces como la ramificación por bifurcación y no todas tienen endodermis. Los meristemos de licofitas pueden ser multicelulares o con una sola meristemática. Las raíces de las euflofitas no se bifurcan por ramificación: en los helechos las nuevas raíces surgen desde la endodermis y en las plantas con semilla desde el periciclo. Las raíces tienen una protoestela, o una organización que podría derivar de una protoestela, una característica de los tallos de las plantas primitivas, por que lo que se sugiere que la raíz surgió como una adaptación de un tallo.

Los rizoides son estructuras radicales unicelulares o multicelulares que emanan de estructuras no radicales en los gametofitos de vida libre de briofitas, licofitas y monilofitas. Las raíces verdaderas surgen de los esporofitos de las plantas vasculares actuales.

3 La raíz primaria

La raíz primaria es componente básico del sistema radicular. Influye enormemente en la forma del sistema radical y es la responsable de la extensión de éste. Las raíces primarias crecen en longitud debido a la actividad del meristemo apical, el cual está protegido por la cofia o caliptra. Las células resultantes de esta actividad meristemática se organizan formando una estructura denominada raíz primaria. Se dice entonces que la raíz está en crecimiento primario. Es una organización sencilla en comparación con la del tallo, lo cual se debe a la ausencia de nudos, entrenudos y hojas. Esta organización se supone que es más ancestral, es decir, más parecida a la que tenían las primeras plantas terrestres. El meristemo apical radical está formado por el centro quiescente, que forma el nicho de las células iniciales (Figuras 5, 6 y 7). Estas células iniciales rodean a las células del centro quiescente y son las células troncales indiferenciadas a partir de las cuales se generan las células progenitoras que por división, elongación y diferenciación darán lugar a todos los tipos celulares de la raíz primaria. Los tejidos que formarán el cuerpo de la raíz primaria se forman hacia el lado opuesto a la punta de la raíz. Hacia la punta de la raíz se forman las células de la cofia o caliptra, estructura que protegerá al meristemo apical. También hacia el extremo de la raíz se forman una fila de células que forman la llamada columnela, donde se encuentran los estatocistos, células especializadas en sentir la gravedad y dirigir el crecimiento de la raíz. Las células progenitoras que darán lugar a la mayor parte de las células de la raíz primaria proliferarán en la llamada zona de proliferación, posteriormente incrementarán su tamaño en la zona de elongación y finalmente se diferenciarán en la zona de diferenciación o maduración.

Independientemente del grupo de plantas, una raíz primaria presenta una epidermis, o rizodermis, en general uniseriada (una sola capa de células), que carece de estomas y presenta pelos radicales en la zona de maduración, región situada a continuación de la zona de elongación (Figuras 5, 6 y 7). En general la epidermis de las raíces primarias, sobre todo cerca del extremo apical, presenta células con una cutícula delgada o ausente, lo que favorece el paso

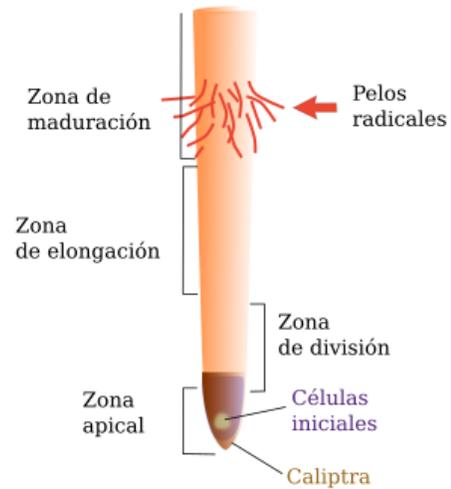


Figura 5: Zonas de una raíz.

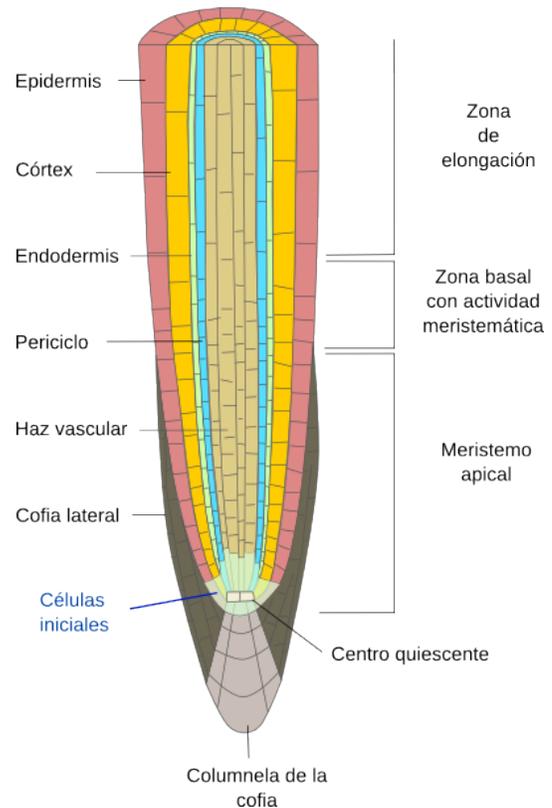


Figura 6: Esquema de la formación de los principales linajes celulares a partir del meristemo apical de una raíz primaria de *Arabidopsis* (modificado de Peret et al., 2009).

de agua y sales minerales. También tiene un función de protección. En algunos casos, como en las raíces de plantas xerófitas o en el de las raíces próximas a la

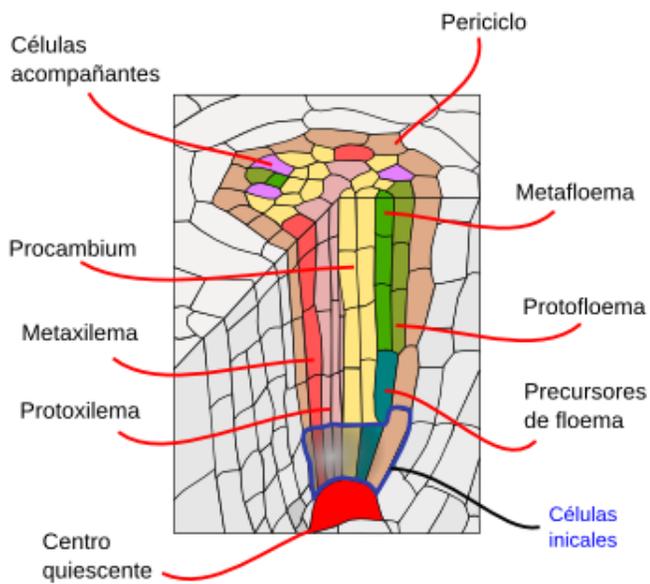


Figura 7: Esquema de la formación de los principales linajes celulares que forman los haces vasculares en la raíz de *Arabidopsis* (modificado de Furuta et al., 2014).

superficie, aparece justo debajo de la epidermis una capa delgada de células con paredes suberizadas denominada hipodermis, que puede especializarse más y recibir el nombre de exodermis. La exodermis es una capa que aparece bajo la epidermis de muchas angiospermas. Estructuralmente y funcionalmente es muy parecida a la endodermis (ver más abajo). Actuaría como una segunda barrera frente a la libre difusión de sustancias. La exodermis controla la entrada y salida de agua y solutos de la raíz. La exodermis tienen láminas de suberina en su pared primaria y una banda de Caspary en sus paredes radiales y transversales. En aquellas plantas que viven más de un año y que no tienen crecimiento secundario, la epidermis puede tener cutícula gruesa y funcionar como protección, mientras que en otras la epidermis se desintegra y es sustituida por una exodermis con paredes lignificadas y suberizadas, pero manteniendo el citoplasma vivo.

Los pelos radicales son los principales responsables de la absorción de agua y sales minerales. Son células epidérmicas alargadas localizadas en la zona de maduración de la raíz que aumentan enormemente la superficie en contacto con el medio externo, y por tanto

la capacidad de absorción. Los pelos radicales van creándose y desapareciendo a medida que la raíz va creciendo, puesto que la zona de maduración siempre está a una distancia más o menos constante del extremo apical de la raíz. El número de pelos radicales puede variar desde 20 a 500 por cm^2 en las raíces de los árboles hasta más de 25000 por cm^2 en el centeno de invierno. Aunque en una misma especie varía también con las condiciones del suelo.

Hay tres patrones de disposición de los pelos radicales y su densidad depende de las condiciones ambientales (Figura 8). Por ejemplo, cuando hay carencia de fósforo inorgánico en el suelo la producción de pelos radicales aumenta para incrementar la superficie de absorción de la raíz. En los pelos radicales se encuentran también numerosos microorganismos simbiotes tales como las bacterias fijadoras de nitrógeno.

Debajo de la epidermis, o de la hipodermis, está la corteza, que en las raíces es característicamente ancha o muy ancha (mucho más que en el tallo) y está constituida por lo general por parénquima especializado en el almacenamiento, fundamentalmente almidón. Está muy desarrollada esta función en plantas como la zanahoria y la remolacha. En estas especies, incluso el xilema secundario es muy parenquimatoso y funciona como centro de almacén, aunque en las raíces aéreas el parénquima puede ser clorofílico. Este parénquima contiene una compleja red de espacios intercelulares que facilitan la aireación del raíz y en las raíces acuáticas se especializa como parénquima

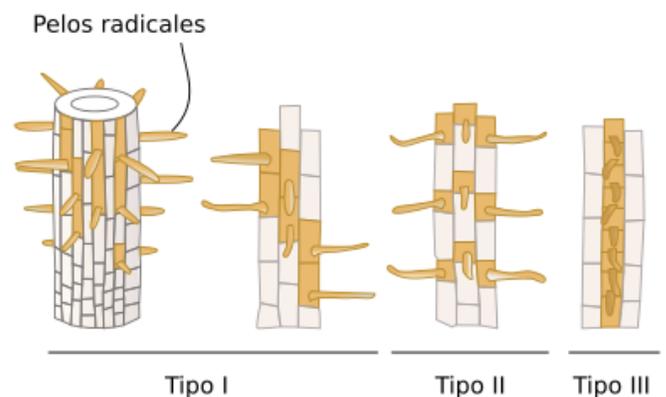


Figura 8: Tipos de distribución de los pelos radicales (modificado de Salazar-Henao et al., 2016).

aerífero. Las células parenquimáticas de la corteza dejan numerosos espacios intercelulares por los que circula el agua absorbida por los pelos y por la epidermis (vía apoplasto). Además, las células parenquimáticas se relacionan entre sí mediante plasmodesmos que permiten el paso de las sales minerales a través de sus citoplasmas (vía simplasto). En la corteza puede haber esclerénquima y colénquima, sobre todo en la periferia.

Un rasgo distintivo de las raíces en crecimiento primario es la presencia de la endodermis en la capa más interna de la corteza (Figura 9). Aunque es característica de las raíces, también aparece en algunas hojas y tallos. La endodermis es una estructura conservada evolutivamente desde los helechos hasta las plantas con flores. Se diferencia pronto en la raíz y es funcional en el zona de los pelos radicales. La endodermis está formada por una sola capa de células compactas con paredes primarias parcialmente impregnadas con suberina, las cuales forman una cinta denominada banda de Caspary. La fuerte compactación de las células y la impermeabilidad de la banda de Caspary hace que el agua, y sustancias disueltas, que quieran llegar hasta los haces vasculares tengan que hacerlo a través del citoplasma de las células de la endodermis (es decir, por vía simplástica). La membrana plasmática se encuentra fuertemente adherida a la pared celular en las zonas de la banda de Caspary. Por tanto, la endodermis es una barrera a la difusión que controla qué sustancias llegan desde el exterior a los haces vasculares, y desde ahí a toda la planta. En las zonas de la raíz con crecimiento secundario tanto corteza como endodermis suelen desprenderse (ver siguiente página).

Las bandas de Caspary son impregnaciones de la pared primaria que rodean a las células endodérmicas como un cinturón en la dirección longitudinal. No es una pared secundaria. Las impregnaciones se continúan entre células vecinas a través de la lámina media. Tridimensionalmente es como una red de pesca formando un cilindro, donde la cuerda es la banda de Caspary y los huecos son las células. La banda de Caspary está lignificada. Las células de la endodermis que se encuentran cerca de los polos del xilema no suberizan y se denominan células de pasaje. En coníferas no se han encontrado plasmodesmos en las

células de la endodermis, luego la entrada de agua debe ser por las células de pasaje. La ultraestructura de la pared celular de las células de endodermis es similar en todas las especies y sólo se diferencian en el grosor de las láminas de suberina que se depositan sobre la pared de las células tras la formación de la banda de Caspary. En algunas especies la endodermis sufre una tercera fase de desarrollo en la que sus paredes se engruesan y lignifican más. Es cuando las bandas de Caspary adoptan una forma de U, cuando se observan en cortes transversales. Las células de pasaje siguen sin embargo con paredes celulares finas. El crecimiento de las raíces lleva a la muerte de las células de la endodermis y a su desaparición. En las pteridófitas, plantas sin semillas, y en algunas especies de cereales, la endodermis puede funcionar como tejido meristemático y producir raíces laterales.

Debajo de la endodermis nos encontramos con una o dos capas de células parenquimáticas de paredes muy delgadas que constituyen el periciclo, las cuales conservan su capacidad meristemática. A partir de ellas se forman los primordios radicales, que se desarrollan y dan lugar a las raíces laterales de las plantas con semillas. En las partes más viejas de la raíz el periciclo está esclerificado. En las plantas con crecimiento secundario el periciclo contribuye a la formación del cámbium vascular y al cámbium suberoso.

En el centro de la raíz nos encontramos los tejidos vasculares que se organizan de forma radial, es decir, el xilema y el floema primarios se disponen en cordones separados y alternos. Según el número de cordones de xilema y floema podemos encontrarnos con raíces diarcas (2), triarcas (3), tetrarcas (4), estas últimas típicas de dicotiledóneas y gimnospermas (Figura 10). Por el contrario, las raíces adventicias de las monocotiledóneas son poliarcas, con numerosos cordones de xilema y floema que se disponen de manera circular. El número de cordones suele ser característico de especie, aunque no siempre es así. Por tanto, el centro de la raíz está ocupada por xilema primario en la mayoría de los casos, pero en algunas especies hay una medula. En la raíz primaria el protoxilema se dispone en el extremo de las costillas del metaxilema. En las raíces es más difícil distinguir el protofloema del metafloema.

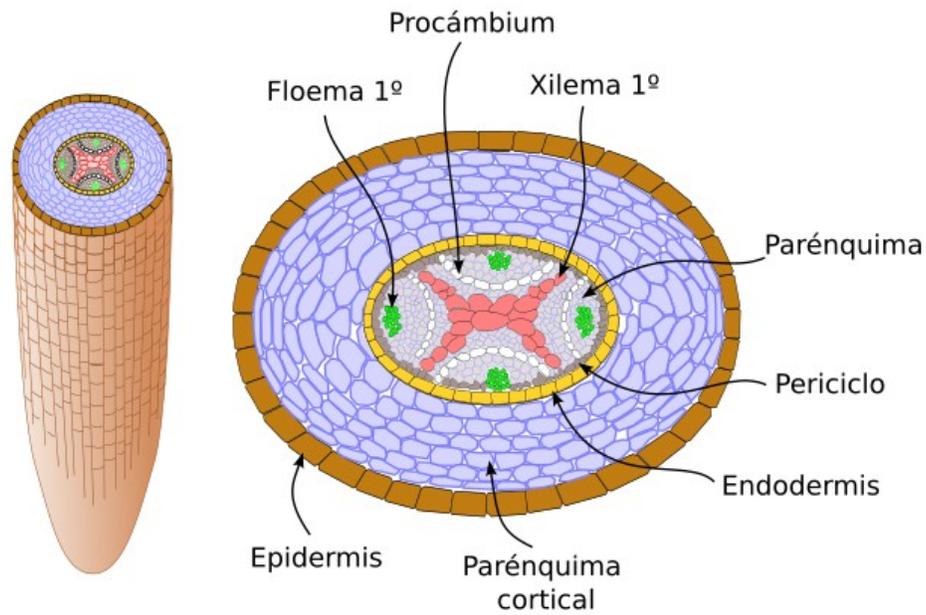


Figura 9: Organización de una raíz primaria típica de dicotiledónea.

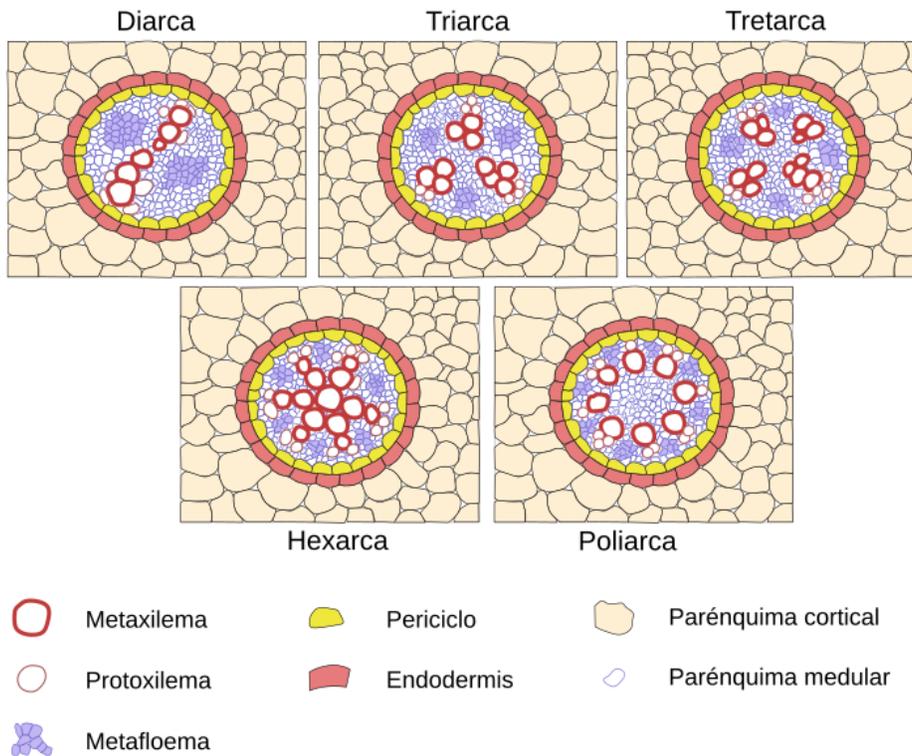


Figura 10: Tipos de raíces en función del número de cordones de haces vasculares.

Las raíces laterales se originan después del periodo embrionario y determinan la organización radicular de la planta. El proceso comienza internamente en el periciclo y a corta distancia del extremo apical, en una región denominada zona de diferenciación. Esto es diferente a cómo se originan las ramas y las hojas, las cuales se forman a partir de meristemos superficiales del tallo, de una manera denominada exógena. Las raíces laterales no se forman en cualquier parte del periciclo sino que tienen un patrón de formación condicionado por la disposición de los haces vasculares. Los primordios de las raíces laterales suelen iniciarse en lugares opuestos a los polos del protoxilema en dicotiledóneas o a los polos del floema en algunas monocotiledóneas. En algunas especies, la endodermis también participa en la formación de las raíces laterales.

Las raíces adventicias se generan también postembrionariamente y surgen de células próximas a los haces vasculares, bien de forma natural o de forma inducida. Esto puede ocurrir en tallos u hojas, o en las propias raíces.

Las micorrizas. La zona de absorción de agua por la raíz ocurre en la zona de los pelos radicales, que en general y comparada con el porte de la planta es relativamente pequeña. Por ello, muchas plantas han buscado ayuda en los hongos. Las micorrizas son asociaciones simbióticas entre raíces y hongos (ascomicetes y basidiomicetes). Aparentemente, esta asociación se da en el 95 % de las plantas terrestres. El hongo proporciona agua y sales minerales, mientras que desde las células de la raíz se transfieren al hongo productos de la fotosíntesis. Hay dos tipos: la ectomicorrizas y las endomicorrizas. Las ectomicorrizas forman un entramado denso de hifas en torno a la punta de la raíz. Algunas de estas penetran la epidermis y el córtex radicular entre los espacios intercelulares formando una red denominada red de Harting. La mayor parte de las especies, sin embargo, tienen una asociación de tipo endomicorriza. En este caso las hifas no forman una vaina en torno a la punta de la raíz, sino que las hifas penetran en la raíz y proliferan en el parénquima cortical. Las hifas atraviesan las paredes celulares de las células parenquimáticas y se disponen entre la pared celular y la membrana plasmática. Aquí se ramifican y forman estructuras

conocidas como arbuscúlos.

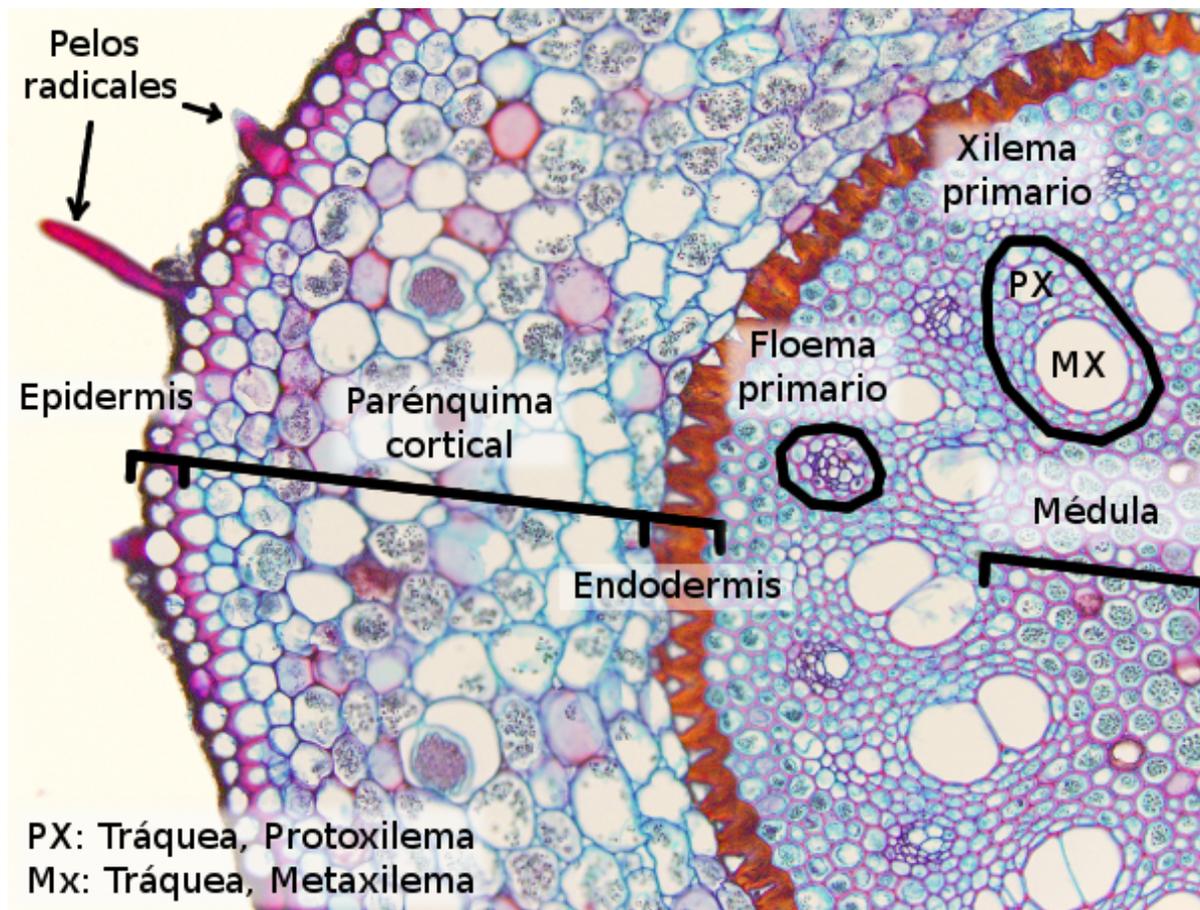
Bibliografía

Furuta KM, Hellmann E, Helariutta Y. 2014. Molecular control of cell specification and cell differentiation during procambial development. Annual review of plant biology. 65:607-638.

Peret B, De Rybel B, Casimiro I, Benkova E, Swarup R, Laplaze L, Beeckman T, Bennett MJ. 2009. Arabidopsis lateral root development: an emerging story. Trend in plant science. 14: 399-408.

Salazar-Henao J, Vélez-Bermúdez IC, Schmidh W. 2016. The regulation and plasticity of root hair patterning and morphogenesis. Development. 143: 1848-1858. 282:27557-27561.

4 Raíz primaria. Monocotiledónea.



Órgano: raíz, crecimiento primario. Monocotiledónea.

Especie: zarza (*Smilax* sp.).

Técnica: Safranina-azul alcian en cortes de parafina.

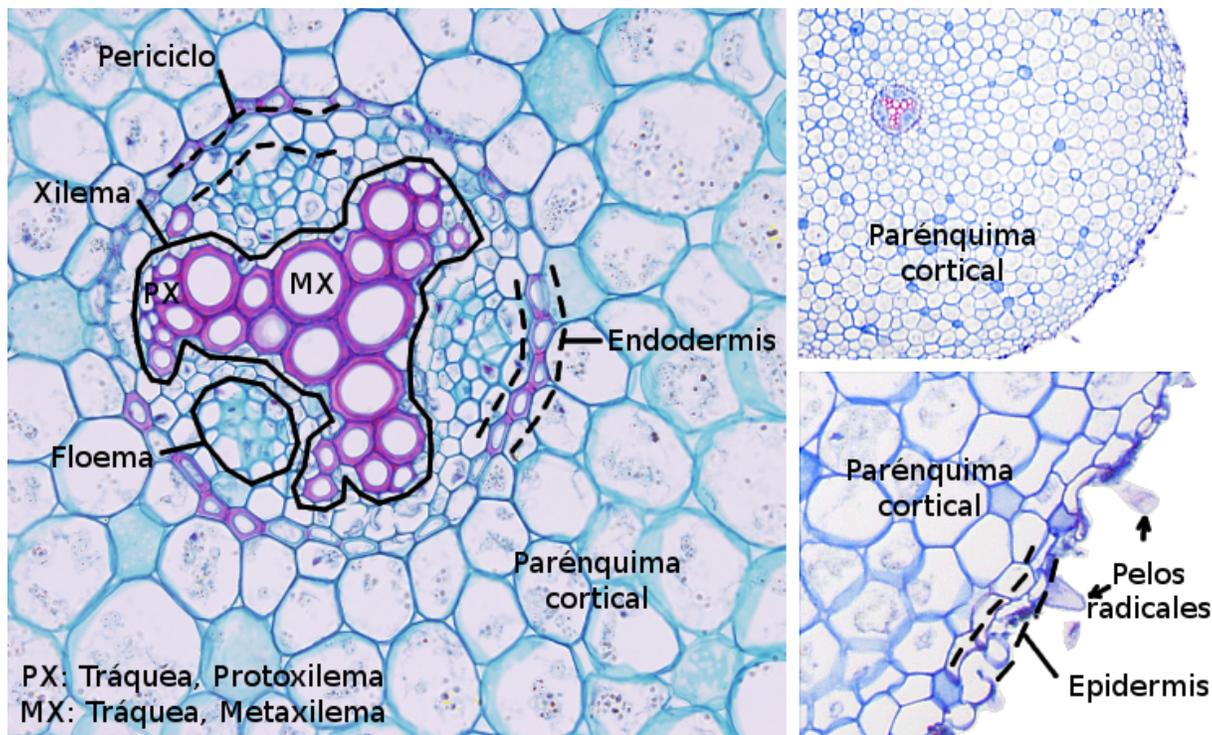
Esta imagen corresponde a una raíz poliarca de una monocotiledónea. La epidermis uniseriada presenta un cutícula un poco más gruesa que en dicotiledóneas. Entre las células epidérmicas podemos observar pelos radicales más o menos largos. La corteza es ancha y presenta como particularidad en este grupo de plantas la presencia, además de parénquima, de un esclerénquima más o menos desarrollado que, en esta imagen, se sitúa justo debajo de la epidermis. La endodermis, con su patente banda de Caspary, no da paso a un periciclo, sino que en su lugar se encuentran

dos o tres filas de células de paredes gruesas y, por tanto, incapaces de realizar su actividad meristemática. Esta observación nos indica que las células del periciclo se han esclerificado y que este corte transversal corresponde a la parte más madura de la raíz. La mayoría de las raíces adventicias carecen de crecimiento secundario, por lo que no es extraño que las partes más maduras presenten una estructura primaria.

Un elevado número de cordones de xilema primario caracterizados por los grandes vasos o tráqueas se disponen en círculo dejando en el centro de la raíz una zona medular más o menos desarrollada formada por células de esclerénquima de paredes gruesas. La presencia de médula es una característica que diferencia a las monocotiledóneas de los otros grupos de plantas. Pequeños grupos de células apretadas se disponen

entre los cordones de xilema y la endodermis constituyendo el floema primario.

5 Raíz primaria. Dicotiledónea.



Órgano: raíz con crecimiento primario, dicotiledónea.

Especie: botón de oro (*Ranunculus repens*).

Técnica: corte de parafina, safranina-azul alcian.

Esta foto muestra una típica raíz primaria triarca de dicotiledónea. En la superficie la epidermis está formada por una única capa de células de pequeño tamaño con una cutícula muy fina y una cantidad reducida de pelos radicales. Debajo de la epidermis se desarrolla una amplia corteza (característica de las raíces) formada por parénquima de almacenamiento cuyas células dejan entre ellas espacios intercelulares por donde circula el agua. En el centro de la raíz se encuentra el cilindro central vascular rodeado por la endodermis, estructura característica de todas las raíces en crecimiento primario. Sus células presentan la banda de Caspary (aunque en esta imagen no se distingue). Las células endodérmicas que se observan en la imagen parecen estar rodeadas totalmente por

una capa de suberina, pero en realidad sólo es una banda a modo de cinta que rodea parcialmente a las células. La fila de células situadas debajo de la endodermis con aspecto de células parenquimáticas constituyen el periciclo y conservan su capacidad meristemática ya que forman los primordios de las raíces laterales.

Los tres haces de xilema primario se disponen como radios que se extienden hasta el centro de la raíz, lo que hace que este tipo de raíces carezcan de zona medular. El xilema está formado casi exclusivamente por tráqueas. Las de pequeño diámetro corresponden a las de protoxilema (hacia el exterior del cilindro central) y las de mayor calibre a las de metaxilema (hacia el interior del cilindro central). Alternando con el xilema primario se encuentran pequeños grupos de células apretadas que constituyen el floema primario, donde no es posible distinguir entre los distintos tipos celulares que lo componen. Entre ambos tejidos vasculares se sitúa el meristemo que los originó.

6 Raíz secundaria

El crecimiento secundario provoca el crecimiento en grosor de las raíces y causa la pérdida de los tejidos primarios como la epidermis, el córtex, incluyendo la hipodermis y la endodermis. Se desarrolla además una corteza suberizada que impide la entrada de agua, aunque aún podría entrar si existen lenticelas.

El crecimiento secundario es importante en los tallos para numerosas industrias relacionadas con la madera. El crecimiento secundario en las raíces y como afecta al resto de la planta es importante para la propia planta y su productividad. La mayoría de las plantas monocotiledóneas no tienen capacidad para el crecimiento secundario. Probablemente porque pierden el procámbium cuando éste desaparece de los haces vasculares. El crecimiento secundario de las raíces se ve favorecido por las hormonas auxina, citoquininas y giberelinas y por las estrilactonas.

Sólo la raíz principal y las laterales más grandes de gimnospermas y dicotiledóneas tienen crecimiento secundario típico, el cual produce el crecimiento en grosor. El crecimiento secundario se inicia cuando el procámbium que existe entre el floema y xilema primarios se convierte en cámbium vascular. Inicialmente, según el número de haces de floema, se formará un número variable de zonas de cámbium vascular (Figura 11). Al mismo tiempo, las porciones del periciclo opuestas a los polos del xilema primario se dividen periclinalmente y las células que quedan internamente se convierten en cámbium vascular. Más tarde el cámbium vascular originado entre los haces conductores y el originado desde el periciclo se unen para formar una estructura continua, que es en realidad la pared de un cilindro hueco que se extiende a lo largo de la raíz. Poco después de su cierre comienza a producir floema secundario hacia el exterior y xilema secundario hacia el interior. A medida que origina xilema secundario, éste se va acumulando en el interior y empuja a todos los tejidos externos, incluido el cámbium vascular, hacia el exterior. Este empuje es el responsable del crecimiento en grosor. Por tanto, el incremento en grosor de la raíz se debe sobre todo a la acumulación de xilema secundario.

De este modo la raíz secundaria adopta una estruc-

tura similar a la del tallo secundario. De hecho hay una continuidad tanto en los haces vasculares como en el cámbium vascular entre la raíz y el tallo secundarios, y no existe zona de transición para estas estructuras entre raíz y tallo, la cual sí existe durante el crecimiento primario. La mayor proporción de líber (floema) frente al leño (xilema) y unos anillos de crecimiento menos precisos en la raíz son diferencias que pueden distinguirla del tallo. En la raíz, al igual que en el tallo, el cámbium vascular está formado por dos tipos de células: las iniciales fusiformes y las iniciales radiales. Las primeras originan grupos de células dispuestas de manera axial o vertical y las segundas células dispuestas de manera horizontal.

La formación de la peridermis, la zona más periférica de la raíz, ocurre a partir del meristemo felógeno después de que haya comenzado la formación del tejido vascular. En las raíces leñosas, el felógeno se origina en el periciclo, y produce tejido protector hacia afuera llamado súber o vulgarmente llamado corteza. Así, se eliminan todos los tejidos que queden externamente como el parénquima cortical y la epidermis. Ahora, el xilema secundario, que es bastante parenquimatoso, se convierte en el principal centro de almacén de la raíz.

Las estructuras que nos encontramos en una raíz secundaria desde la superficie hasta el interior son las siguientes:

Epidermis/córtex/peridermis. Puede haber raíces con crecimiento secundario más o menos desarrollado. Las menos desarrolladas poseen epidermis y un córtex superficial formado principalmente por tejido parenquimático, denominado parénquima cortical. En las raíces con crecimiento secundario avanzado la epidermis y el córtex se sustituyen por la corteza o peridermis, que es un tejido de protección producido por el meristemo denominado felógeno. Como hemos mencionado, éste es un meristemo lateral que procede enteramente del periciclo.

Floema secundario. Se forma a partir del cámbium vascular, hacia la parte exterior. Su formación provoca que el floema primario se convierta en tejido residual.

Cámbium vascular. Es el meristemo lateral princi-

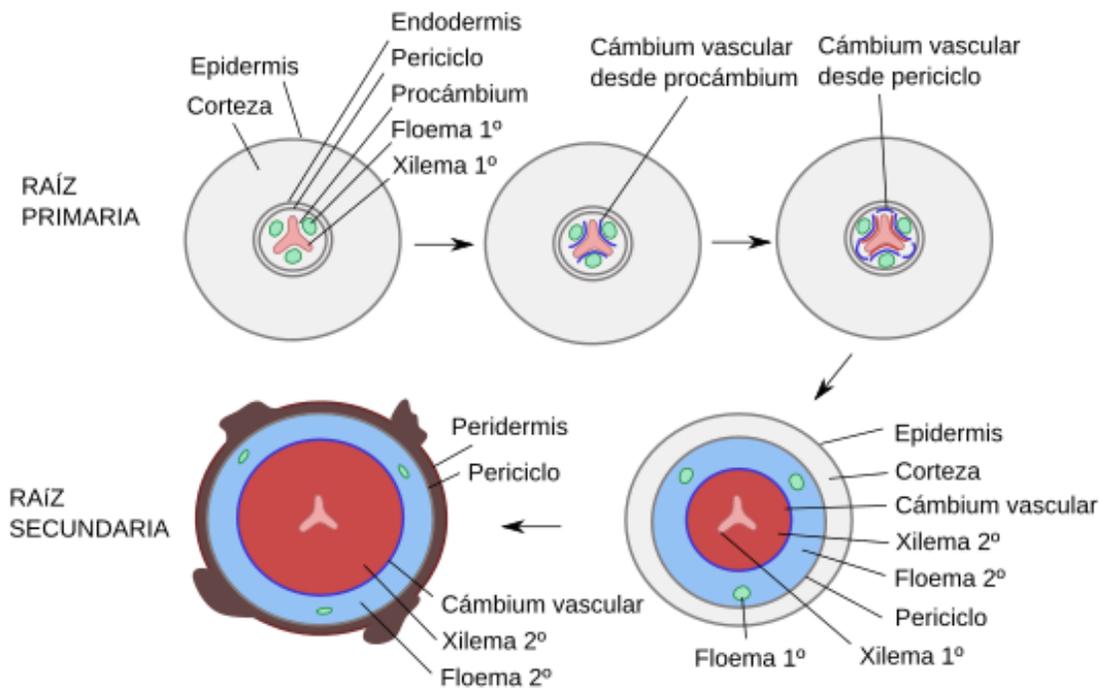


Figura 11: Raíz secundaria.

pal responsable del crecimiento en grosor de la raíz. Produce floema secundario hacia el exterior y xilema secundario hacia el interior. Conforme la raíz va creciendo en grosor el cambium vascular se va alejando del eje central.

Xilema secundario. Producido por el cambium vascular. Forma la madera y en las raíces gruesas es tejido muerto. El xilema secundario más reciente es el más superficial. La proliferación de las células iniciales radiales producen los radios vasculares, claramente visibles en secciones transversales.

Xilema primario. Se encuentra en la parte más interna de la raíz y se produjo durante el crecimiento primario. Es tejido muerto.

El crecimiento secundario de la raíz depende tanto de factores internos, la especie de planta, como de factores externos como humedad, minerales, y otros nutrientes. En general el crecimiento secundario de las raíces proporciona a esos segmentos de raíz una mayor conducción de agua y minerales, mayor soporte mecánico, y una mayor resistencia a patógenos y herbívoros. Por el contrario aumentan el coste

metabólico para la planta. Así, las plantas tienen que decidir entre tener raíces más grandes, mejor conducción hídrica y, por tanto, captar más recursos del suelo (agua y minerales), cuando los hay, y la cantidad de energía que usan para generar y mantener tal desarrollo de dicha raíz. Si hay pocos recursos podría no compensar tal desarrollo radicular. Una mayor o menor tasa de crecimiento secundario se consigue variando la actividad del cambium vascular.

Algunas especies disminuyen el crecimiento secundario como una adaptación a suelos pobres en recursos, por ejemplo agua. En estos casos las plantas incrementan la longitud de sus raíces para explorar mayor volumen de suelo, aunque tengan menos conductividad hidráulica. Sin embargo, hay especies que pueden mantener la actividad del cambium vascular en ambientes áridos porque están especialmente adaptadas a dichos ambientes. También existe una dicotomía para la planta entre protección frente a patógenos y asociación con bacterias y hongos. Mientras que el crecimiento secundario crea una capa protectora que le protege frente a herbívoros presentes sobre todo en las capas superiores, también le impide asociarse con microorganismos para formar nódulos o

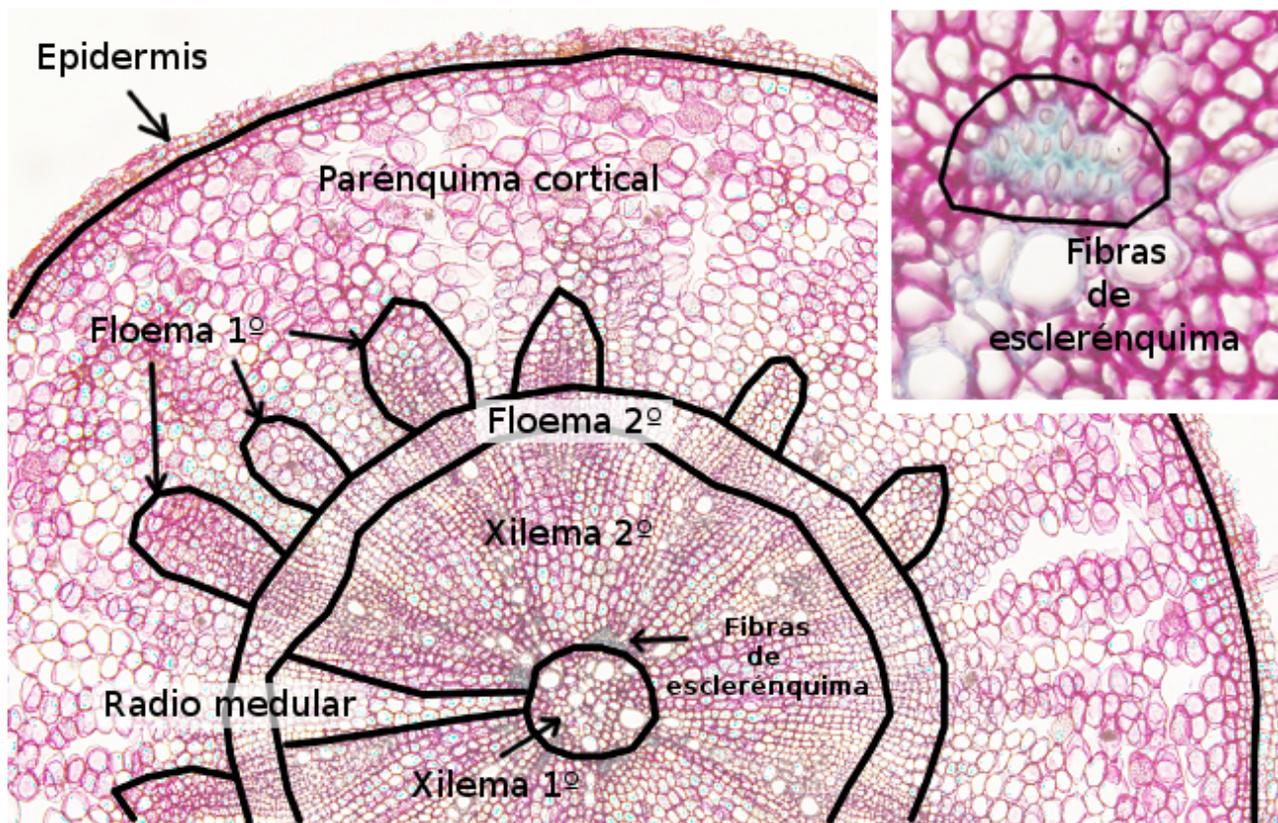
micorrizas. Por ejemplo, la carencia de fósforo es capaz de enlentecer el crecimiento secundario y extender en el tiempo la asociación con micorrizas.

Antes de que la semilla entre en dormancia, el embrión consta de un epicótilo que tiene un meristemo apical y dos cotiledones, el hipocótilo y una radícula (raíz inmadura). En este estado el suspensor se ha desintegrado.

Bibliografía

Strock CF, Lynch JP. 2020. Root secondary growth: an unexplored component of soil resource acquisition. 126: 205–218.

7 Raíz secundaria. Dicotiledónea.



Raíz: raíz con crecimiento primario, dicotiledónea.

Especie: botón de oro (*Ranunculus repens*).

Técnica: corte de parafina, safranina-azul alcian.

Sección transversal de la raíz en crecimiento secundario de una dicotiledónea. Se aprecia en la superficie el comienzo de la formación de la peridermis con células aún poco suberificadas. Debajo, la corteza está formada por parénquima que deja grandes espacios intercelulares. El cámbium vascular, no señalado en la imagen, se dispone en forma de cilindro continuo

entre el floema secundario y el xilema secundario. Este meristemo origina el floema secundario hacia el exterior, del que sobresale el floema primario a modo de conos dispuestos hacia la corteza, y hacia el interior un xilema secundario que empuja al xilema primario hacia la zona medular. En el xilema secundario podemos observar pequeños grupos de tráqueas que se disponen de manera radial dejando entre ellos unos radios parenquimáticos medulares anchos. Pequeños grupos de células de esclerenquima se localizan en círculos delimitando el xilema primario.