

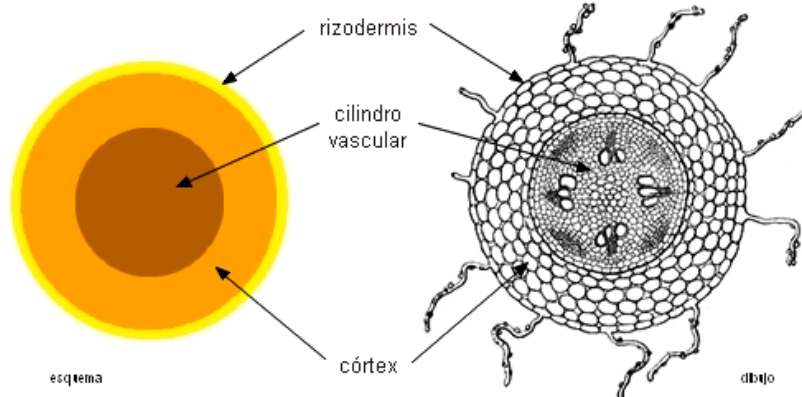
Morfología de Plantas Vasculares

Tema 20: ANATOMÍA DE RAÍZ

20.1. Estructura primaria

En el corte transversal de una raíz primaria se pueden distinguir tres zonas, que se corresponden con los tres sistemas de tejidos observados en el vástago: la rizodermis (sistema dérmico), el córtex (sistema fundamental) y el cilindro vascular (sistema vascular).

Estructura de una raíz primaria: esquema y dibujo



RIZODERMIS

La epidermis de la raíz, la rizodermis, típicamente es uniestratificada. Está formada por células alargadas, muy apretadas entre sí, de paredes delgadas, normalmente sin cutícula. En algunos casos se describió una cutícula, pero actualmente se cree que los compuestos detectados serían precursores de suberina (Mauseth, 1988).

En la región adyacente a la caliptra las células de la rizodermis son pequeñas y con citoplasma denso, sin vacuolas. En raíces que conservan su epidermis por largo tiempo, reemplazándola tardíamente por peridermis, las paredes celulares pueden engrosarse: suberificarse o lignificarse.

Radícula en plántula de rabanito

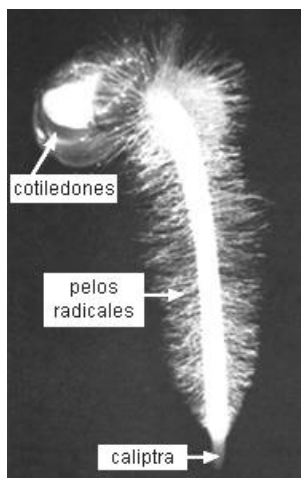
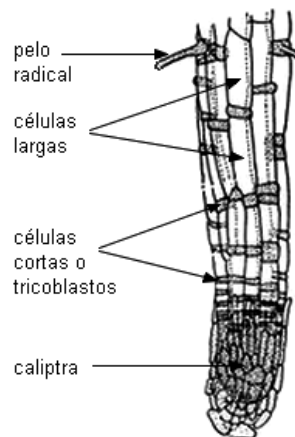


Foto de www.ghs.gresham.k12.or.us

Esquema de la porción apical mostrando la composición de la epidermis



Dibujo de Esau 1972

Los **pelos radicales** se encuentran en la **zona pilífera**; pueden originarse en todas las células epidérmicas, en algunas llamadas tricoblastos, o en la capa subepidérmica. Son tubulosos,

raramente ramificados, con una vacuola central gigantesca, con citoplasma parietal, el núcleo poliploide va en el extremo que se alarga. Viven pocos días, su función es aumentar la superficie de absorción de la raíz.

Raphanus, rabanito, pelos radicales con MEB

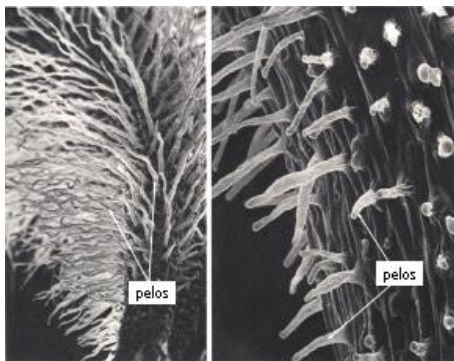


Foto de <http://www.instruct1.cit.cornell.edu>

Pelos radicales en esquema de corte longitudinal

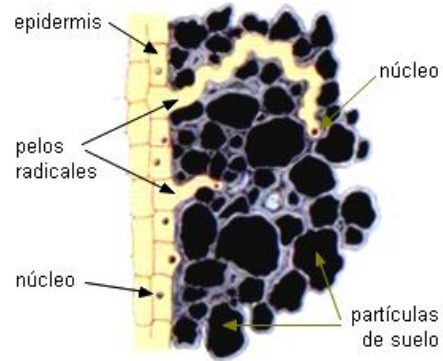


Imagen de Raven 2003

En Gramíneas los pelos absorbentes son a menudo muy largos y persistentes (Metcalf, 1960). En *Nardus stricta* y en especies de Compuestas pueden durar 3-4 años (Lindorf, 1991). En *Kalanchoe fedtschenkoi* son multicelulares (Mauseth, 1988). Los pelos radicales no se desarrollan en las raíces de hidrófitas, que pueden absorber agua en toda su superficie.

VELAMEN

Las raíces aéreas de Orquídeas y Aráceas epífitas presentan una rizodermis pluriestratificada denominada **velamen**, que también se puede encontrar en especies de otras familias como Cyperaceae y Velloziaceae. Algunas orquídeas terrestres también la tienen.

Constituye una vaina formada por células muertas de pared engrosada; los engrosamientos pueden ser espiralados, reticulados o punteados. Si el tiempo está seco, están llenas de aire; cuando llueve se llenan de agua.

Según algunos autores el velamen es un tejido que absorbe agua, según otros nunca se ha observado el paso de agua del velamen al córtex. Su función principal parece ser la de protección mecánica, además de impedir la excesiva pérdida de agua del córtex. Porembski & Barthlott (1988) reconocen 10 tipos de velamen en orquídeas según el número de capas y las características de las células.

Raíces aéreas de orquídeas epífitas



Foto de <http://www.botgard.ucla.edu>

Oncidium, patito, transcorte de raíz aérea

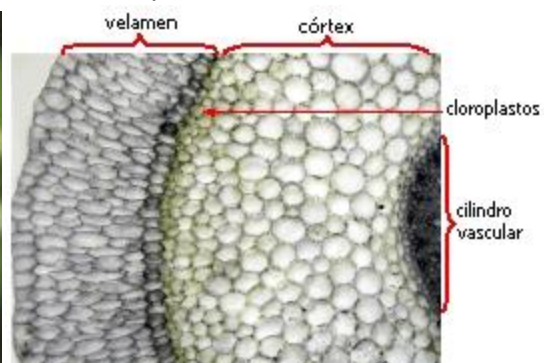


Foto de <http://www.sci.muni.cz>

Tipos de velamen observados con MEB

Dendrobium sp. (Orchidaceae)

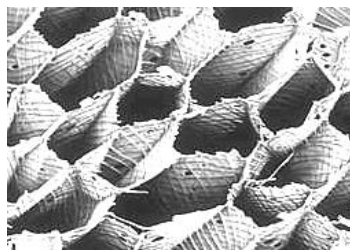


Foto de Porembski & Barthlott (1988)

Microdracoides (Cyperaceae)

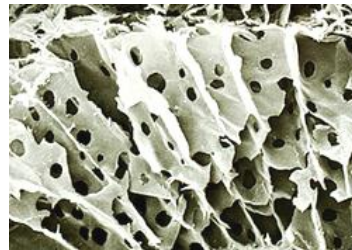


Foto de <http://www.biologie.uni-rostock.de>

CÓRTEX

El córtex es la región comprendida entre la rizodermis y el cilindro central. Las capas más externas, debajo de la epidermis, pueden diferenciarse como un tejido especializado, la **exodermis**.

La capa cortical más interna del córtex forma la **endodermis** en las plantas con semilla (Espermatófitas).

El córtex propiamente dicho (la zona comprendida entre exodermis y endodermis) tiene estructura homogénea o está formado por varios tipos de células.

Ubicación del córtex en transcorte de raíz

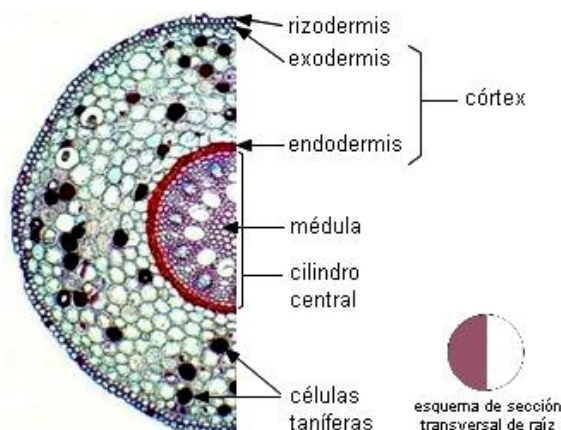


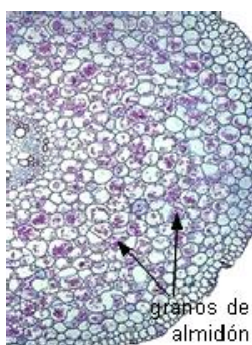
Foto modificada de www.dipbot.unict.it/tavole.html

Las raíces normalmente no presentan clorofila en el córtex, pero frecuentemente las células contienen almidón; pueden encontrarse idioblastos diversos, como por ejemplo células taníferas o cristalíferas; puede presentar estructuras secretoras como espacios intercelulares lisígenos o esquizógenos. En las raíces con crecimiento secundario de Gimnospermas y Eudicotiledóneas que desprenden pronto su córtex, éste es parenquimático. En las Monocotiledóneas, donde se conserva largo tiempo, hay esclerénquima en abundancia. El esclerénquima puede tener disposición cilíndrica dentro de la exodermis o junto a la endodermis. Puede encontrarse colénquima.

El córtex en las plantas acuáticas y palustres está constituido por aerénquima, también en gramíneas de hábitats relativamente secos.

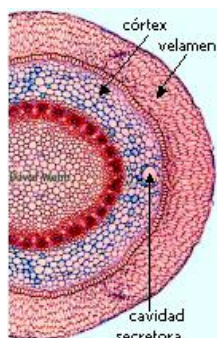
Tipos de córtex en transcortes de raíz

Ipomoea batatas: parénquima reservante



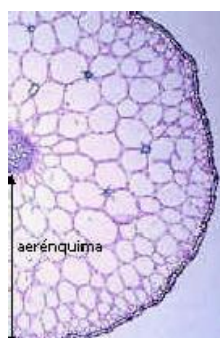
granos de almidón

Orquídea, con cavidades secretoras



biologie.uni-hamburg.de

Nymphaea, planta acuática



www.dipbot.unict.it/tavole

Monocotiledónea: esclerénquima periférico

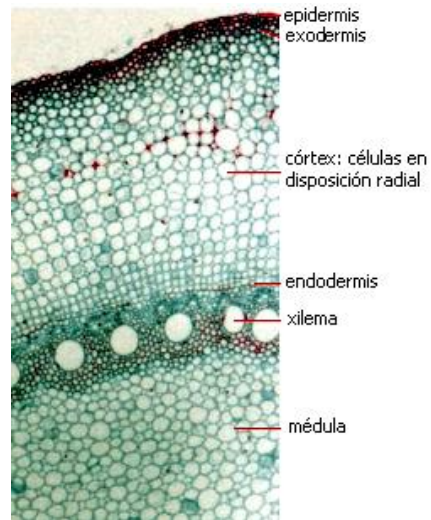


esclerénquima

En las Gramíneas Panicoideas, entre las cuales está *Zea mays*, el maíz, las células corticales internas están radialmente dispuestas con espacios intercelulares tetragonales; la estela es de mayor diámetro, y la médula presenta espacios intercelulares.

En cambio en Gramíneas Pooideas las células corticales están regularmente dispuestas, con espacios intercelulares triangulares. La estela es pequeña y la médula no presenta espacios intercelulares (Clark, 1986).

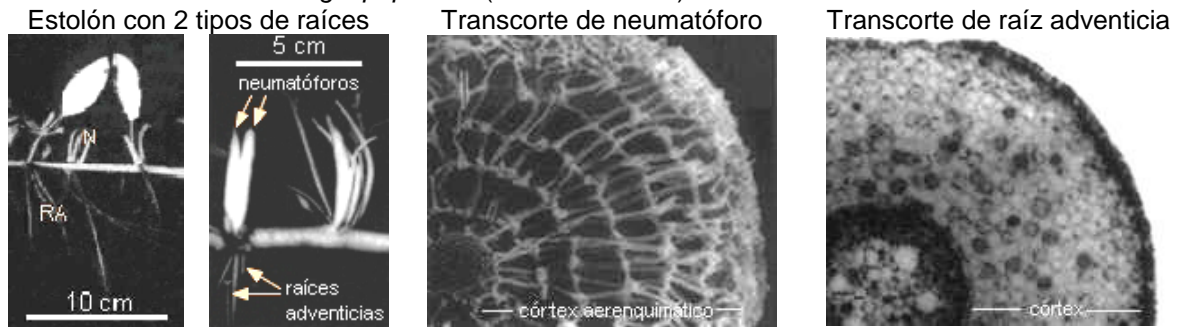
Transcorte de raíz en *Zea mays*



<http://facstaff.bloomu.edu/chamuris/222/images.html>

Algunas plantas palustres presentan neumatóforos. Son raíces especializadas con geotropismo negativo. En el caso de *Ludwigia peploides* (Oenotheraceae) sobre los estolones se originan 2 tipos de raíces: los neumatóforos y otras raíces adventicias, con geotropismo positivo. Los neumatóforos presentan la superficie rugosa, la estela es muy pequeña, y el córtex está formado por un aerénquima particular, formado por células alargadas dispuestas en capas concéntricas.

Ludwigia peploides (Oenotheraceae): dimorfismo radicular



Fotos de Ellmore 1981

Las raíces aéreas de Orchidaceae y Araceae presentan cloroplastos en las células periféricas del córtex. Las orquídeas con velamen tipo *Cymbidium*, presentan además, en el córtex, idioblastos traqueoidales; en el género *Grammangis*, todas las células del córtex están transformadas en un pseudovelamen formado por células traqueoidales vivas, con núcleo.

Grammangis (Orchidaceae): córtex con pseudovelamen



Foto de Burr & Barthlott 1991

El pseudovelamen aparentemente no está relacionado con la absorción rápida de agua. Falta frente a las células endodérmicas de pasaje, frente a las raíces secundarias, en lugares donde se forman pelos absorbentes, y no se diferencia en células infectadas con micorrizas. (Burr & Barthlott, 1991)

EXODERMIS

Las capas más externas del córtex pueden diferenciarse formando la exodermis. Esta zona generalmente no está presente en Pteridofitas. La exodermis está formada por una a varias capas de células vivas, a veces incluyen esclerénquima. Sus células pueden ser todas alargadas y suberificadas o lignificadas o algunas ser cortas y no estar lignificadas. Las células de la exodermis de las raíces de muchas Angiospermas tienen bandas de Caspary y desarrollan muy rápidamente suberina y en algunas especies celulosa por dentro. Su función sería evitar la pérdida de agua de la raíz al suelo. Estructural y químicamente se parece a la endodermis, y los factores causales de su desarrollo son iguales.

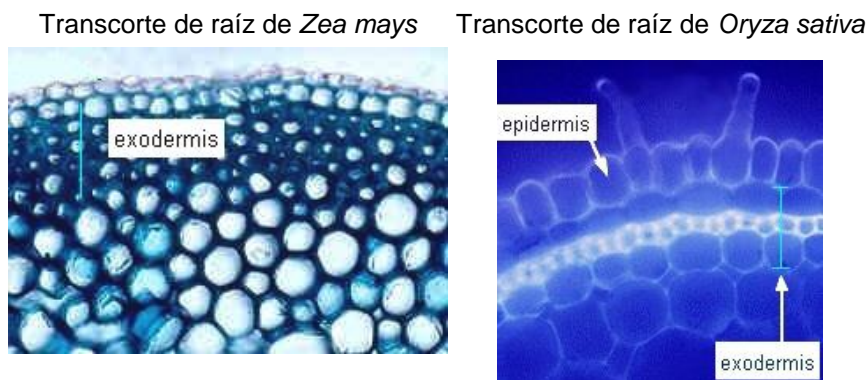


Foto de <http://www.botany.hawaii.edu>

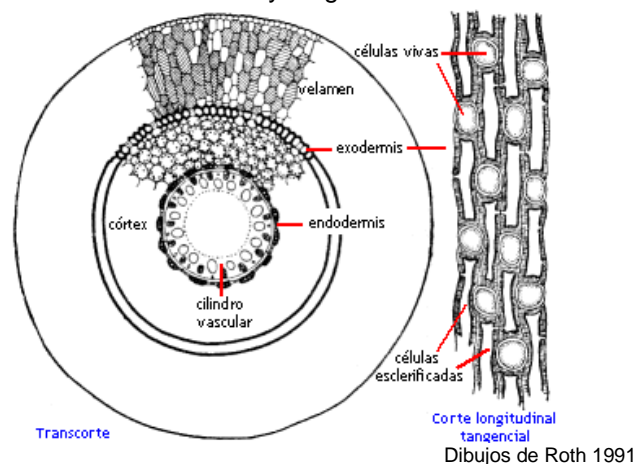
La exodermis de raíces aéreas de Orchidaceae está formada por dos tipos de células, que en corte tangencial alternan regularmente:

- 1) células muertas, alargadas en sentido longitudinal, con paredes lignificadas, engrosadas y
- 2) células cortas con paredes delgadas y protoplasto vivo.

Vanda teres, planta y esquema de corte transversal y longitudinal



Foto de <http://www.ganeshvilla.com>



ENDODERMIS

La **endodermis** está presente en prácticamente todas las raíces, sólo se conocen tres especies que no la presentan: *Canarium commune* (Burseraceae), *Tinospora crispa* (Menispermaceae) y *Nyssa silvatica* (Cornaceae) (Mauseth, 1988).

Es una capa de células dispuestas de modo compacto, de aspecto parenquimático. Casi siempre

están provistas de Banda de Caspary sobre las paredes anticlinales (radiales), cerca de la pared tangencial interna; su anchura varía, presenta lignina o suberina o ambas sustancias.

Endodermis y banda de Caspary en transcorte de raíz de *Ranunculus*

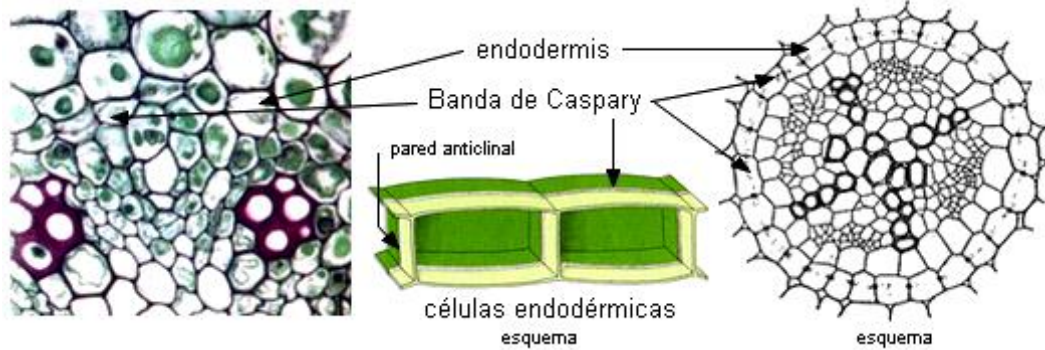


Foto de Raven 2003, esquemas de Rost 1979 y Esau 1972.

La banda de Caspary se inicia con:

- 1) la deposición de películas de sustancias fenólicas y grasas en la laminilla media entre las paredes radiales de las células.
- 2) La pared primaria queda incrustada.
- 3) El grosor de la pared aumenta por la deposición de sustancias sobre la cara interna.
- 4) La membrana plasmática está fuertemente unida a la banda, constituyendo una barrera que impide a la solución del suelo pasar por apoplasto, forzándola a través del citoplasma que es selectivamente permeable (simplasto).

Detalle del sector de la pared radial entre dos células endodérmicas plasmolizadas

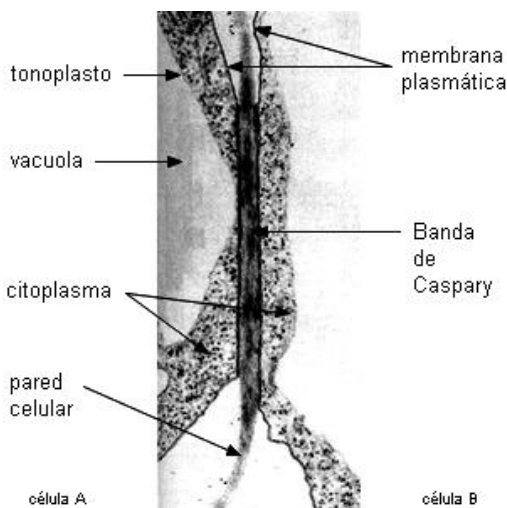
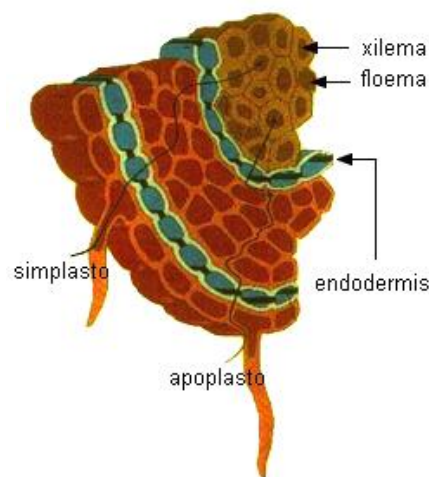


Foto de Raven, 2003

Transporte selectivo de solutos a través de la endodermis



Esquema de Moore, 1995

La endodermis divide el apoplasto de la raíz en dos compartimentos, lo que resulta muy conveniente para el desplazamiento selectivo de minerales y agua. Los iones presentes en la solución del suelo pueden difundir libremente en todo el córtex, pero no pueden atravesar la banda de Caspary. Para entrar al cilindro vascular, es decir a la corriente transpiratoria, deben cruzar la membrana plasmática de una célula endodérmica, y así la planta controla qué iones pasan y qué iones son excluidos (Mauseth, 1988).

Las paredes de las células endodérmicas sufren modificaciones.

El 1º estadio es la formación de la banda de Caspary.

Desarrollo de la pared de la célula endodérmica - Estado primario



Esquema de Nultsch, 1966, foto de <http://www.botany.org>

En el 2º estadio, la suberina cubre el lado interno de toda la pared celular, especialmente en Coníferas. En las plantas vasculares inferiores la diferenciación de la endodermis termina aquí.

Desarrollo de la pared de la célula endodérmica - Estado secundario



Esquema de Nultsch, 1966; foto de www.botany.hawaii.edu

En el 3º estadio, sobre la suberina se deposita una gruesa capa de celulosa, y ésta y la pared primaria pueden lignificarse, formando una pared secundaria, a veces incluso con puntuaciones.

Desarrollo de la pared de la célula endodérmica - Estado terciario



Esquema de Nultsch, 1966; foto de www.humboldt.edu/

Las bandas de Caspary y los estadios sucesivos de desarrollo de la pared no se depositan simultáneamente en todas las células endodérmicas. Aparecen primero frente a los cordones de floema (ver corte de raíz en estado secundario), desde allí van hacia las células que están frente al xilema, por eso en esa zona frecuentemente las células endodérmicas tienen sólo banda de Caspary.

Algunas células endodérmicas permanecen inalteradas, se las denomina **células de paso**, porque se cree que permiten el paso de sustancias.

Pared radial de célula endodérmica en el tercer estadio en *Cucurbita*

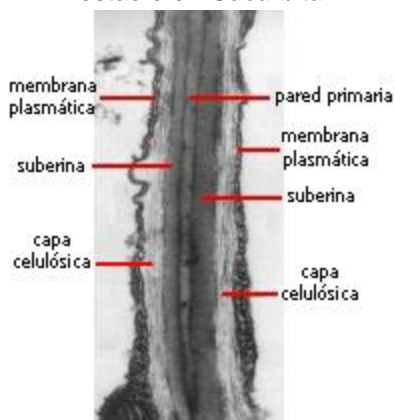
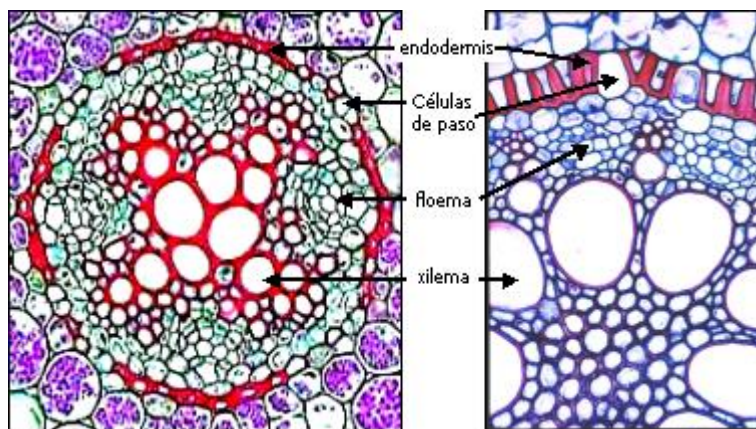


Foto MET de Raven 2003

Células de paso en transcortes de raíz de Eudicotiledónea y Monocotiledónea



Fotos de <http://www.emc.maricopa.edu> y <http://anubis.ru.ac.za/virtualplant>

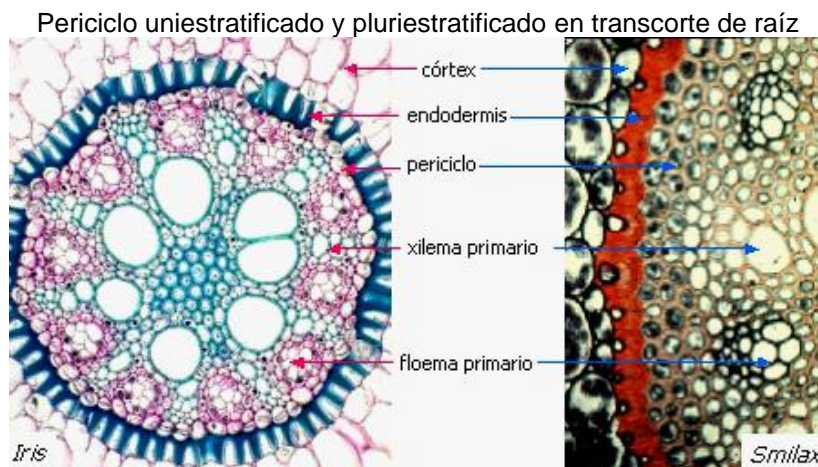
Cuando se produce el crecimiento secundario, con la formación profunda de peridermis, la endodermis es separada de la raíz con el córtex. Cuando la peridermis se forma superficialmente,

la endodermis es estirada y aplastada o se acomoda a la expansión del cilindro vascular por divisiones anticlinales.

CILINDRO VASCULAR

Comprende el sistema vascular y el parénquima asociado. Está delimitado por un tejido llamado **periciclo**, uni a pluriestratificado (Gimnospermas y algunas Angiospermas, entre ellas algunas gramíneas). Puede faltar en plantas acuáticas y parásitas. Sus células son parenquimáticas, de paredes delgadas, alargadas, rectangulares en sección longitudinal. Puede contener laticíferos y conductos secretores. A veces queda interrumpido por la diferenciación de elementos del xilema y floema.

En Angiospermas y Gimnospermas el periciclo tiene actividad meristemática: origina parte del cámbium, el felógeno y las raíces laterales. A menudo se esclerifica en raíces viejas de Monocotiledóneas sin crecimiento secundario. En *Smilax* es pluriestratificado y esclerenquimatoso.

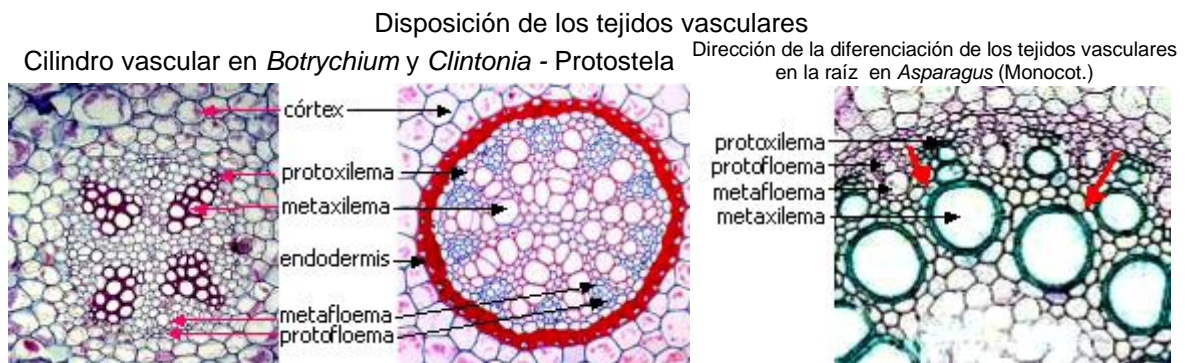


Fotos de www.dipbot.unict.it/tavole y <http://www.humboldt.edu>

Sistema vascular

El floema forma cordones por debajo del periciclo, tiene diferenciación centrípeta, el protofloema está en la periferia. En Angiospermas está formado por tubos cribosos y células acompañantes; en Gimnospermas está formado por células cribosas, raramente hay fibras.

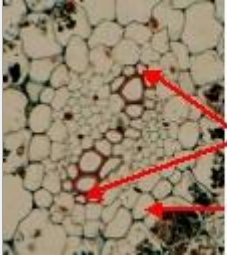
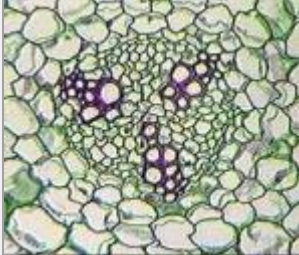
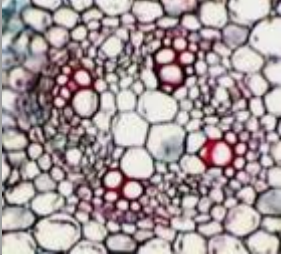
El xilema está dispuesto en cordones que alternan con los de floema. El protoxilema es exarco, o sea que el desarrollo es centrípeto. El metaxilema puede tener vasos y traqueidas; a veces no ocupa el centro del cilindro (por ejemplo en *Botrychium* (Pteridofita), *Iris* y *Asparagus*); cuando lo hace, los elementos de mayor diámetro están en el centro. En ese caso, el cilindro vascular se describe como **actinostela** como sucede por ejemplo en *Clintonia*, o **protostela**.



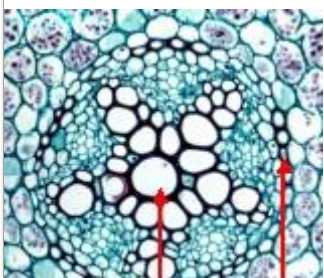
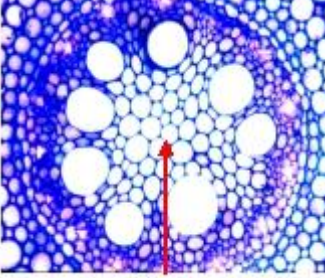
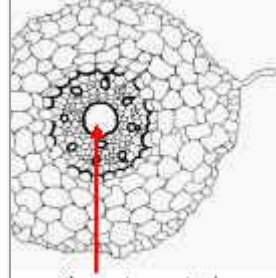
Fotos: www.dipbot.unict.it/tavole y www.botany.hawaii.edu/faculty

Foto de <http://www.dipbot.unict.it/tavole>

Según el número de "polos" (cordones) de protoxilema se reconocen diferentes tipos de raíz. Con un polo se denomina monarca (*Trapa natans*, planta acuática); con dos, diarca (Pteridofitas, Eudicotiledóneas: *Daucus*, *Lycopersicon*, *Linum*); con tres, triarca (*Pisum*); con cuatro, tetarca (*Vicia*, *Ranunculus*); con cinco, pentarca, y poliarca con varios polos. Las raíces de Gimnospermas son diarcas o poliarcas.

Tipos de raíces primarias		
Diarca en <i>Actaea</i> (Eudicotiledónea)	Triarca en <i>Botrychium</i> (Pteridofita)	Tetarca en <i>Ranunculus</i> (Eudicotiledónea)
		
student.lakeareatech.edu	www.uleth.ca	Raíz

En las Monocotiledóneas y en algunas Gimnospermas las raíces poliarcas presentan un número elevado de polos de xilema, en las palmeras más de 100. En algunas Monocotiledóneas el centro del cilindro puede estar ocupado por un solo vaso separado de los cordones periféricos por elementos parenquimáticos, como sucede en el trigo, *Triticum*; en otras hay una médula parenquimática alrededor de la cual los grandes vasos forman un círculo, cada vaso relacionado con 1 o 2 cordones de protoxilema, como se observa en el género *Eichhornia*, el camalote.

Tipos de raíces primarias		
Pentarca en <i>Ranunculus</i>	Poliarca en <i>Eichhornia</i>	Poliarca en <i>Triticum</i>
		
metaxilema endodermis	Médula	Elemento central
	www.biologie.uni-hamburg.de/	Dibujo de Fahn 1990

Los cordones xilemáticos están intercomunicados por anastomosis laterales en la mayoría de las plantas. El parénquima está asociado a las células conductoras. Pueden haber conductos resiníferos en floema primario, polos de protoxilema y en el centro de la raíz puede haber un canal central. En raíces viejas sin crecimiento secundario puede lignificarse.

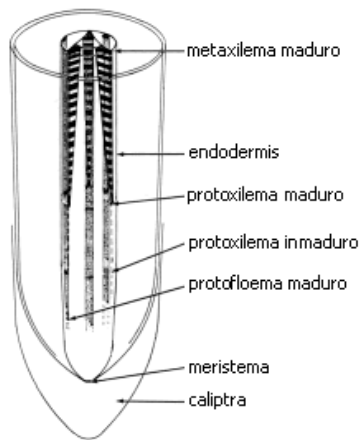
DIFERENCIACION LONGITUDINAL DE LA RAÍZ

En el tallo la diferenciación longitudinal es compleja por la presencia de las hojas. En cambio en la raíz es simple, el sistema vascular se diferencia como una estructura axial.

El procámbium se diferencia en sentido acrópeto: en él se delimita primero el periciclo, luego las partes correspondientes al floema y luego las del xilema (células de mayor tamaño, más vacuolizadas), ambos en sentido acrópeto. El protoxilema madura cuando el proceso de

elongación se ha completado. Las bandas de Caspary se desarrollan antes de la maduración de los elementos del protoxilema.

Diferenciación vascular longitudinal en raíz de *Pisum sativum*



Esquema de Esau, 1977

Transcorte de raíz en diferenciación, sólo el protofloema está maduro

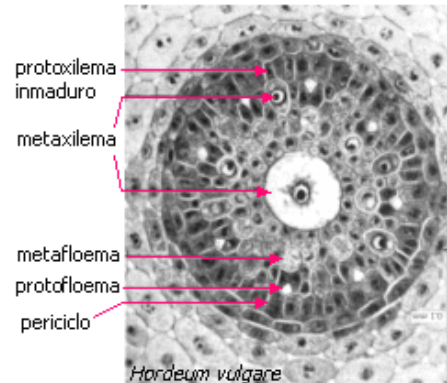


Foto de Esau, 1977

CALIPTRA

La caliptra se origina de la célula apical en las Pteridofitas, del caliptro-dermatógeno en eudicotiledóneas y del caliptrógeno en Monocotiledóneas.

Caliptra en corte longitudinal radial

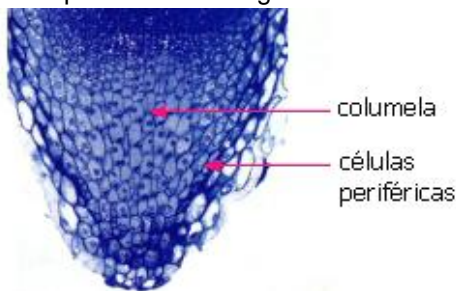


Foto de Moore, 1995

Está formada por células parenquimáticas vivas que a menudo contienen almidón. Las células se disponen en hileras radiales, las células centrales forman un eje llamado columela. Las células apicales se diferencian en células periféricas que junto con las células epidérmicas secretan el mucigel, sustancia viscosa compuesta principalmente por polisacáridos elaborados en los dictiosomas. Las células periféricas se desprenden a medida que la raíz se abre paso en el suelo.

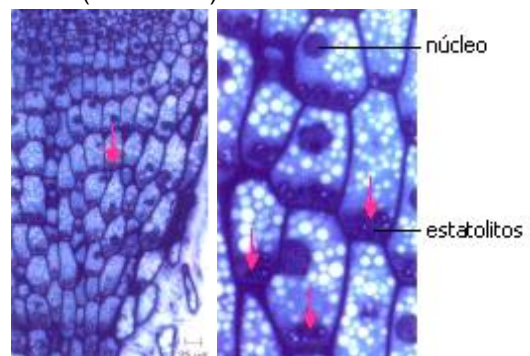
Desde hace mucho tiempo se sabe que la caliptra es el órgano que controla la geo-reacción de la raíz.

Las células de la columela (caliptra) y de los nudos de muchos tallos presentan amiloplastos numerosos y grandes. Se creía que dichos amiloplastos ofician de estatolitos, es decir que transmiten estímulos gravitacionales a la membrana plasmática de las células que los contienen.

Radícula en posición vertical



Células de la caliptra con amiloplastos (estatolitos) ubicados en la base



Fotos de Moore, 1995

Esta creencia se funda en que los amiloplastos se acumulan en la cara inferior de las células, desplazando otros orgánulos a la parte superior.

Si se cambia la posición de la raíz, los amiloplastos se desplazan, depositándose nuevamente sobre la cara inferior. Otros componentes citoplasmáticos como el RE y los dictiosomas también participan en la respuesta geotrópica.

Radícula horizontal y curvándose hacia el suelo



Células de la caliptra en posición horizontal: amiloplastos (estatólitos) sobre la cara inferior

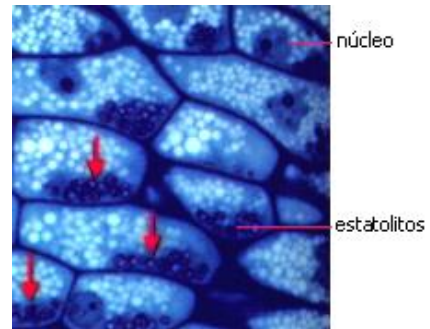


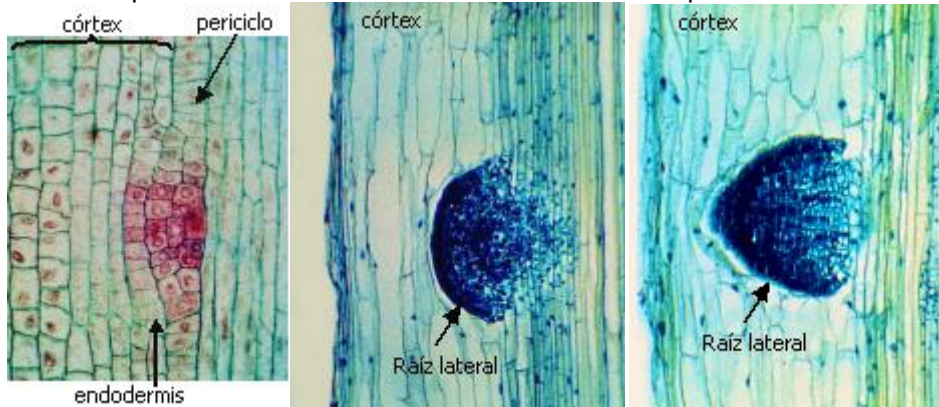
Foto de Moore, 1995

Por medio de la ingeniería genética se obtuvieron plantas sin almidón y por lo tanto sin amiloplastos, y se constató que las raíces de esas plantas también responden al estímulo gravitacional. Por esa razón, ahora se cree que las células perciben la presión ejercida por el protoplasto en las proteínas de la interfase membrana plasmática/pared celular. Aún no se sabe cómo se percibe la gravedad, pero se comienza a entender la respuesta al estímulo. Dicha respuesta está controlada por los iones Ca^{++} y la hormona Acido Indol Acético (AIA) que se acumulan en la cara inferior de la célula. El AIA inhibe el crecimiento, por lo tanto la cara inferior de las células crece menos, y el lado opuesto crece más, provocando la curvatura de la raíz hacia el suelo (Moore, 1995).

RAICES LATERALES

Las ramificaciones del vástago son exógenas, se originan en las yemas, en cambio las raíces laterales son endógenas. En Pteridofitas se forman a partir de la endodermis, en Angiospermas y Gimnospermas se forman en el periciclo. Se inician por divisiones anticlinales y periclinales en un grupo de células que forman el primordio de la raíz lateral, que crece y penetra en el córtex. Puede digerir parcialmente el tejido cortical, o realiza una penetración mecánica.

Zea mays, maíz, formación de raíz lateral en cortes longitudinales
 Inicio de las divisiones en el periciclo Primordio de raíz lateral Raíz lateral abriéndose paso en el córtex



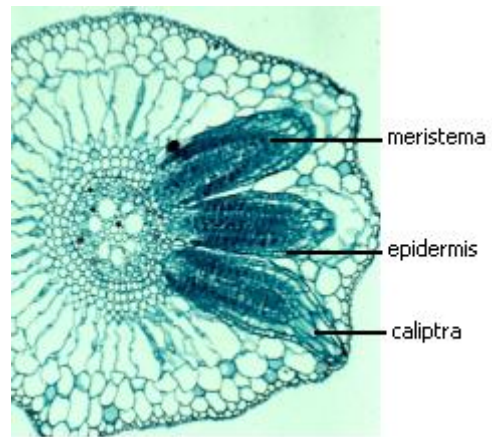
Fotos de Marsh Sundberg, <http://www.botany.org>

Antes de que la raíz lateral emerja a la superficie

Raíces laterales en *Eichhornia*

quedan delimitadas todas las regiones: meristema apical, caliptra, tejidos primarios.

En algunos casos la endodermis también toma parte en la formación de las raíces laterales (*Daucus*), especialmente cuando el primordio está cerca del ápice radical, donde la endodermis es aún meristemática. Puede formar una o varias capas de células, según que las divisiones sean anticlinales o periclinales, y éstas mueren o se desprenden al emerger la raíz. En Gramíneas la endodermis origina usualmente la epidermis y la caliptra.



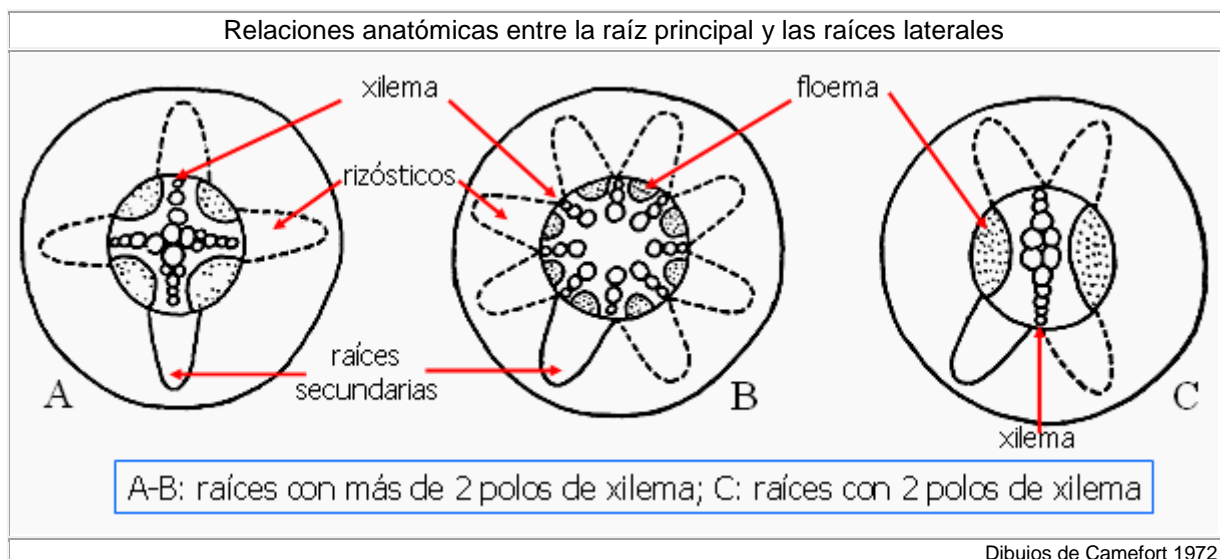
En algunas plantas acuáticas las células derivadas de la endodermis (y de otras capas corticales) forman el "pocket", estructura similar a la caliptra. En *Pistia*, Araceae, la rizodermis deriva de la capa más interna del "pocket".

El sistema vascular es independiente del de la raíz principal, se forma a partir del meristema apical de la raíz lateral, pero la relación entre ambos se establece a través de células intermedias (traqueidas y elementos cribosos) que se originan en el periciclo.

Cada raíz tiene un número definido de filas de raíces laterales (rizósticos). Hay dos tipos:

1) Las raíces con más de 2 polos de xilema, forman tantas filas de raíces como polos hay. En varias familias de Monocotiledóneas con raíces poliarcas: Gramíneas, Juncaceas y Cyperaceas, las raíces laterales se forman frente a los polos de floema, mientras en Eudicotiledóneas se forman frente a los polos de xilema. Las Bromeliaceae (Monocotiledóneas) son una excepción, sus raíces laterales se forman frente a los polos de xilema.

2) En las raíces diarcas, las raíces laterales se originan entre los polos de xilema y floema, razón por la cual presentan cuatro filas de raíces laterales, es decir el doble que el número de polos. En algunas Pteridofitas puede presentarse ramificación dicotómica de raíces a partir del meristema apical bifurcado (Lindorf, 1991)



Las **raíces adventicias** comúnmente se originan endógenamente en la vecindad de los tejidos vasculares, lo que facilita la conexión vascular entre ambos órganos.

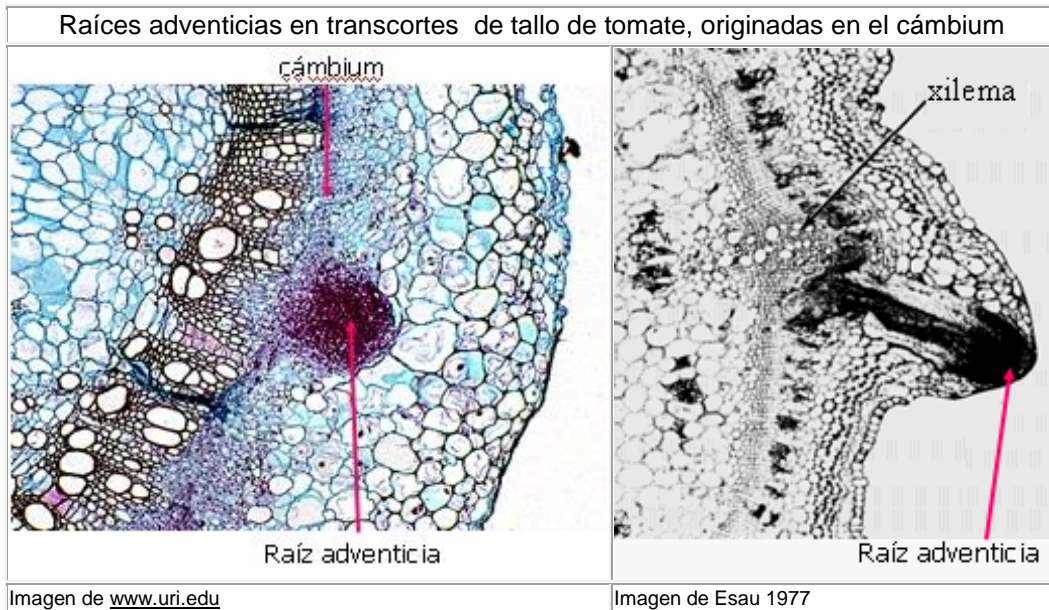
Pueden originarse en:

- 1) La periferia del tallo o cerca del cámbium, en el parénquima interfascicular o en los radios vasculares.
- 2) El periciclo del tallo.

3) La médula del tallo.

4) Intersticios foliares o rameales, como en *Salix*.

A veces tienen origen exógeno, en la epidermis y tejidos corticales o en los tejidos de márgenes foliares y pecíolos.

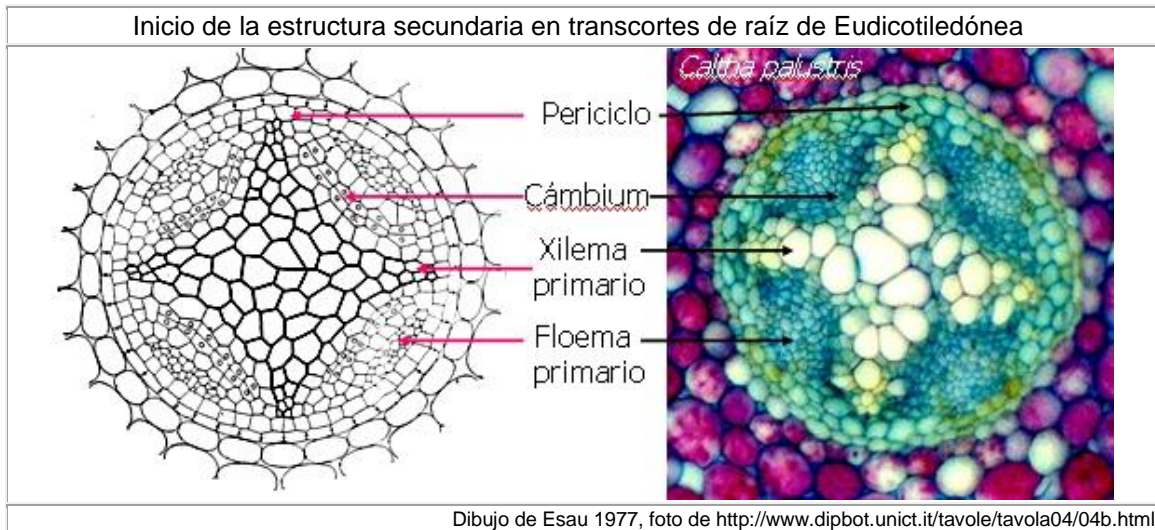


ESTRUCTURA SECUNDARIA

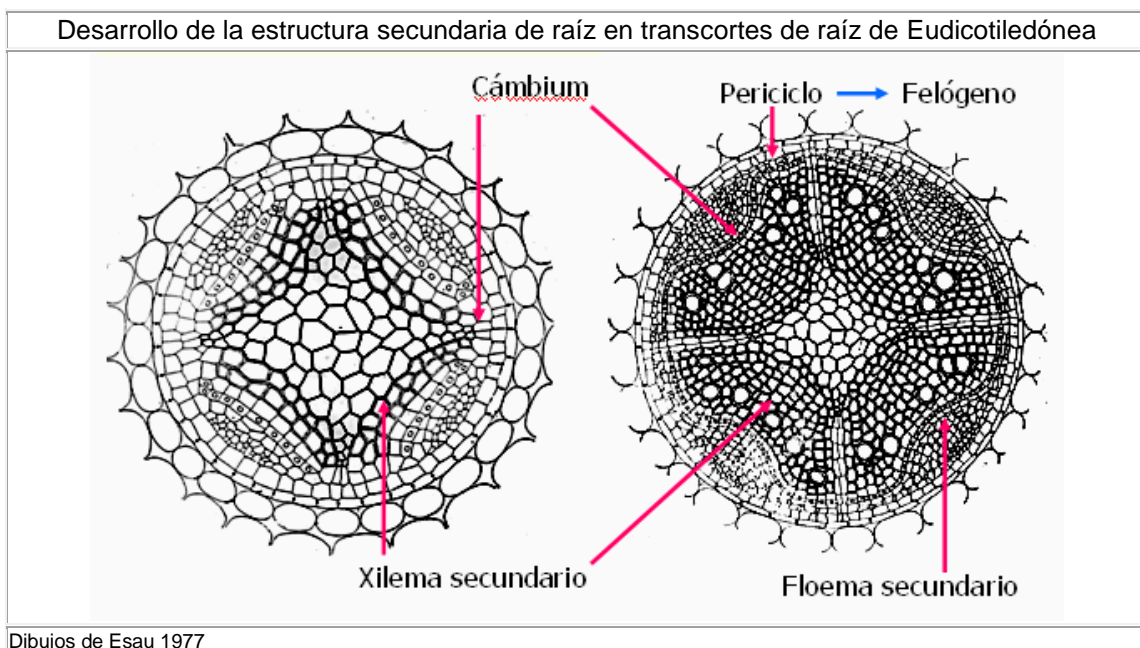
Típicamente la estructura secundaria se presenta en Gimnospermas y Eudicotiledóneas leñosas, sobre la raíz primaria y las raíces laterales principales, las ramificaciones de último orden carecen de crecimiento secundario.

Los tejidos secundarios de la raíz son iguales a los tejidos secundarios del tallo en la misma planta, aunque es diferente la aparición del cámbium, como consecuencia de la ordenación distinta de los tejidos vasculares primarios.

El **cámbium** se inicia en forma de arcos sobre el borde interno del floema a partir de células procambiales no diferenciadas.

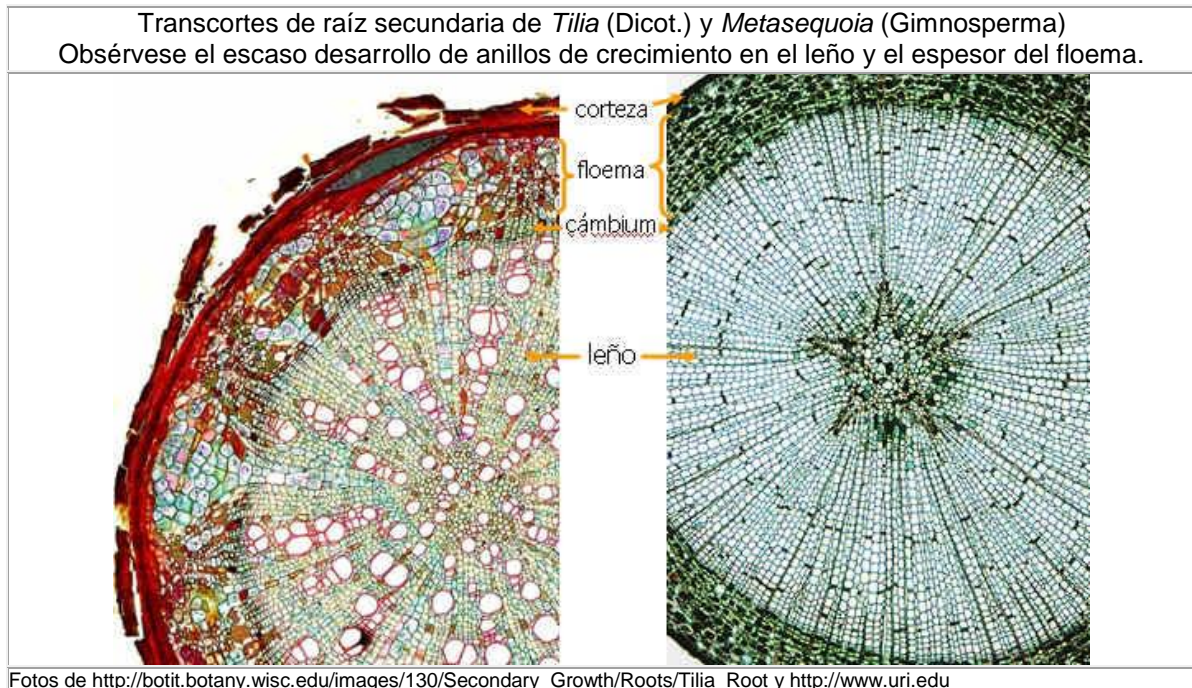


Luego se forman nuevos arcos por fuera de los polos de xilema, a partir de las células más internas del periciclo. Estos arcos se unen a los anteriores y forman una capa continua, que en sección transversal tiene aspecto sinuoso. Finalmente adquiere forma cilíndrica, debido a que el xilema secundario se deposita más pronto sobre el lado interno del floema que en el exterior del protoxilema.



El cámbium que se origina en el periciclo forma en algunas raíces radios medulares anchos. Los tejidos vasculares secundarios forman un cilindro continuo que incluye completamente al xilema primario. El floema primario es aplastado, algunas células se diferencian en fibras.

En comparación con el xilema secundario del tallo, el xilema secundario de raíz presenta menor cantidad de fibras, vasos de tamaño uniforme, escasa diferenciación de anillos de crecimiento, más elementos parenquimáticos vivos con función de reserva, más almidón y menos sustancias taníferas. Generalmente en la raíz hay más cantidad de floema secundario en relación con la cantidad de leño, que lo que se observa en el tallo.



En *Dahlia* la tuberización se produce por hipertrofia del xilema secundario, los vasos están dispersos en abundante parénquima leñoso que acumula inulina. *Daucus carota* almacena principalmente glucosa en las células del parénquima floemático secundario hipertrofiado.

Peridermis.

En la mayoría de las raíces el felógeno se origina en las células más externas del periciclo, y entonces la peridermis es profunda y el córtex se desprende.

Raíz secundaria de *Salix* con peridermis formada a partir del felógeno y córtex desprendiéndose

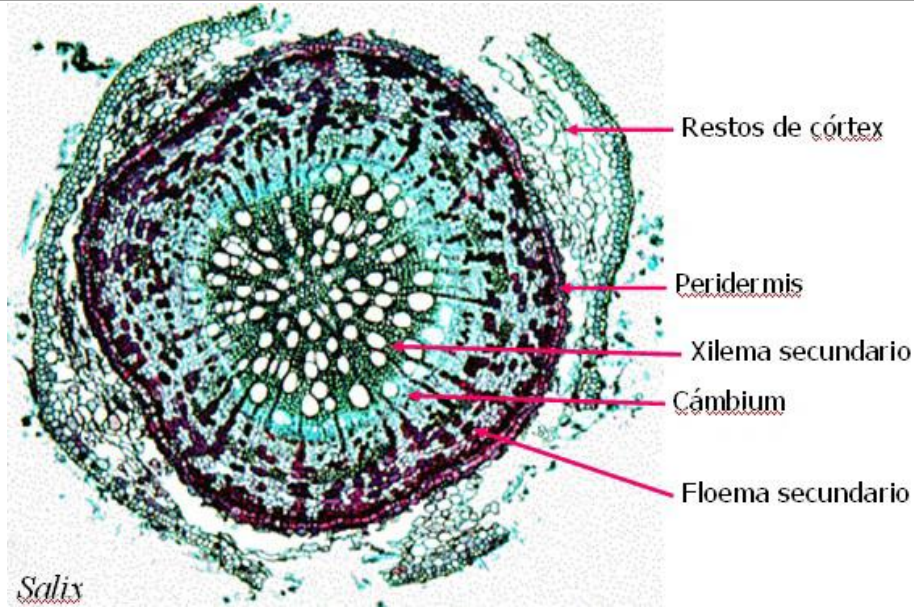


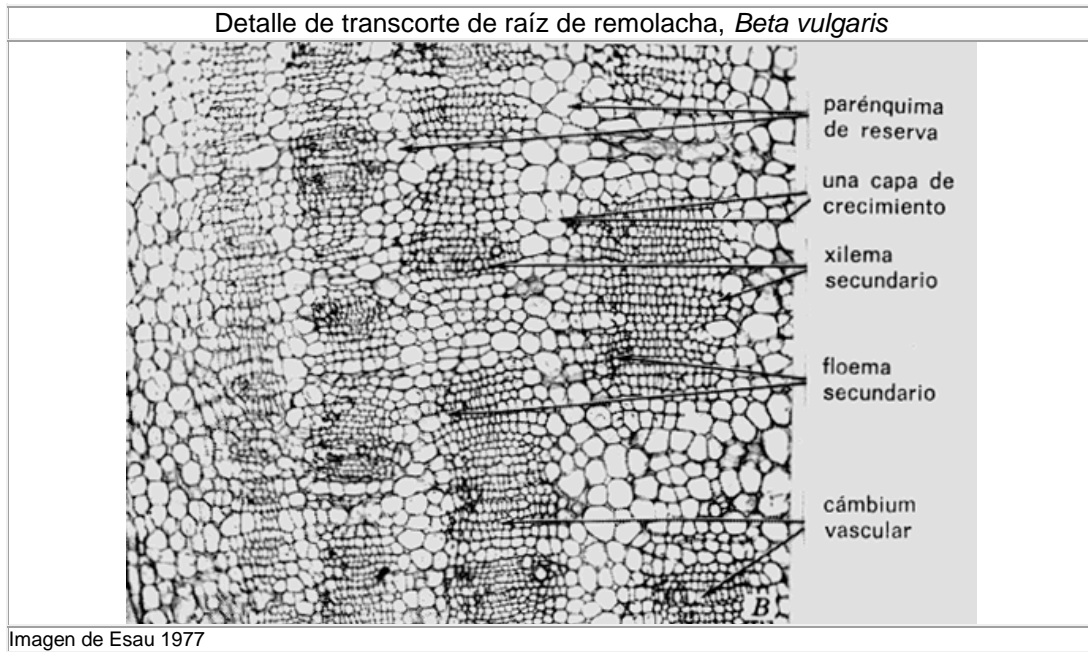
Imagen de www.uri.edu

El felógeno puede aparecer cerca de la superficie en algunos árboles y herbáceas perennes en las que el córtex cumple funciones de almacenamiento. En este caso la peridermis es superficial y el córtex se conserva. En la raíz de *Ipomoea batatas* surge inmediatamente por debajo de la exodermis (Mauseth, 1988). En *Citrus* la primera peridermis es subsuperficial y las siguientes son profundas.

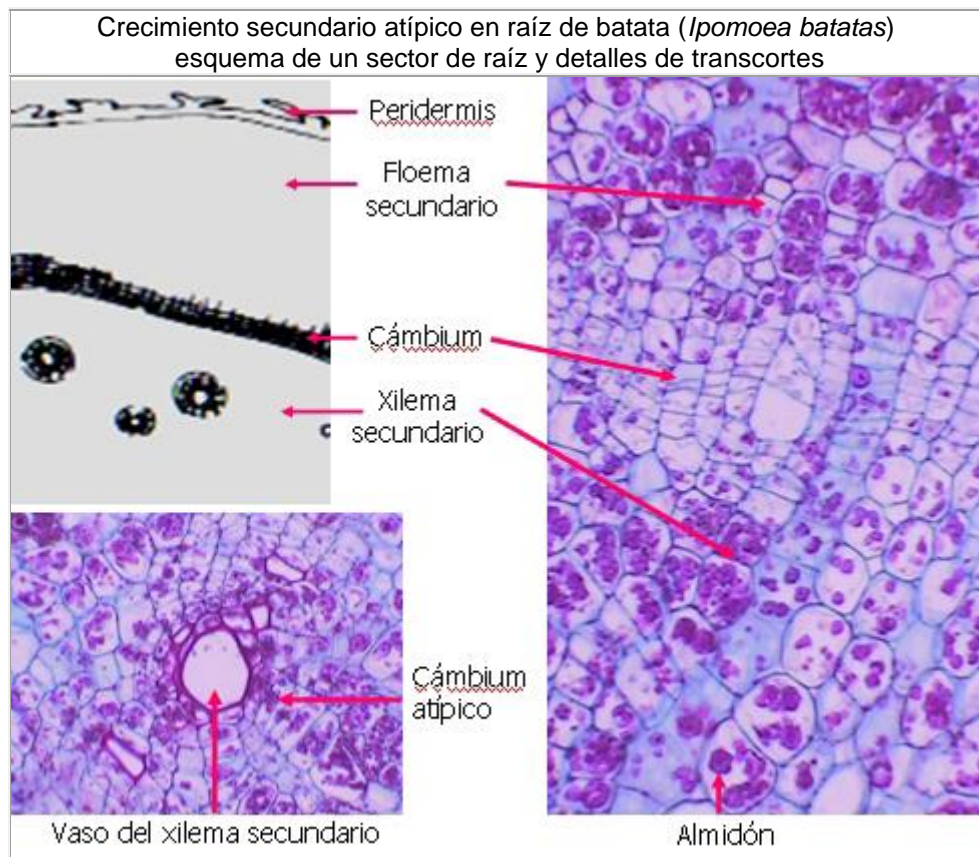
En las raíces de la palmera *Phoenix dactylifera* (Monocotiledónea) hay estructuras lenticelares que forman una especie de collar en torno a las raíces de menor orden.

CRECIMIENTO SECUNDARIO ATÍPICO.

Varias raíces almacenadoras presentan crecimiento secundario atípico. La remolacha, *Beta vulgaris* es un tubérculo radical o del hipocótilo según la variedad; el tubérculo se forma por crecimiento secundario anómalo: el cámbium es determinado, se consume totalmente, y se forman nuevos cámbiums a partir de células parenquimáticas del último floema formado; el tubérculo está constituido por anillos alternantes de xilema y floema; el enorme aumento de diámetro de la remolacha se debe a divisiones celulares y agrandamiento celular que ocurren simultáneamente en todos los anillos, gracias a la limitada formación de elementos xilemáticos lignificados y a la abundancia de células parenquimáticas (Zamski, 1981). La sustancia de reserva, acumulada en el parénquima, es la sacarosa.



En las raíces de batata, *Ipomoea batatas*, el crecimiento secundario se inicia normalmente, luego se forman cámbiums adicionales dentro del xilema secundario en torno a los vasos individuales o a grupos de vasos, a partir del parénquima paratraqueal. Estos cámbiums producen algunos vasos hacia adentro y algunos elementos cribosos hacia afuera, pero sobre todo producen abundantes células parenquimáticas de almacenamiento. El proceso se repite indefinidamente; en estas raíces no se forma una corteza. Presentan laticíferos articulados simples.



En el rabanito y otras Brassicáceas el primer cámbium es normal, luego prolifera el tejido parenquimático del xilema y allí surgen cámbiums anómalos que producen tejidos vasculares.

MICORRIZAS.

Las micorrizas constituyen una simbiosis especialmente importante, que ocurre en la mayoría de los grupos de plantas vasculares. Las micorrizas son capaces de absorber y transportar fósforo, zinc, manganeso y cobre, todos nutrientes esenciales. Los hongos se benefician obteniendo carbohidratos de la planta hospedante.

Solo unas pocas familias de angiospermas carecen de ellas: Brassicaceas y Cyperaceas. Las Proteaceas tienen raíces muy finas que parecen desempeñar un rol similar al de las micorrizas. Existen bacterias que favorecen el proceso de micorrización selectivamente, se las denominó bacterias ayudantes (Garbaye, 1994).

Hay dos tipos de micorrizas, las endomicorrizas y las ectomicorrizas.

Endomicorrizas.

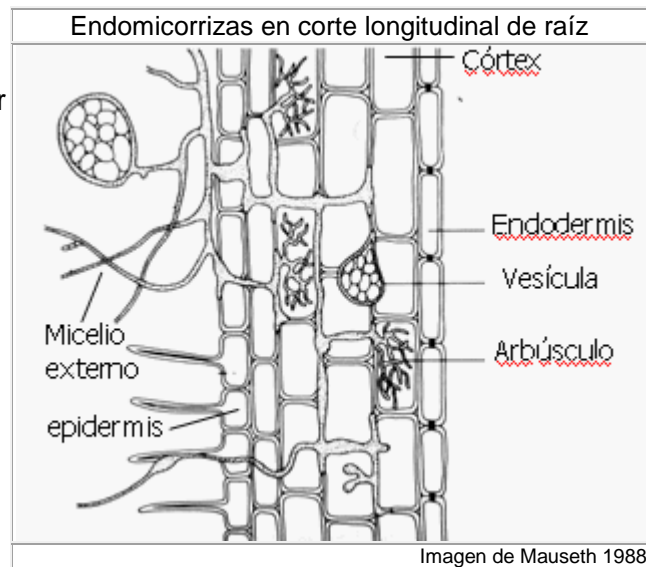
Son más frecuentes las endomicorrizas, ocurren aproximadamente en el 80% de las plantas vasculares. Entre las Gimnospermas sólo presentan endomicorrizas *Taxus baccata*, *Sequoia sempervirens*, *Sequoia gigantea* y *Ginkgo biloba* (Strasburger, 2004).

Los hongos más frecuentes en las endomicorrizas son generalmente Zygomycetes, con hifas no septadas y las asociaciones hongo/hospedante **no son muy específicas**. Muchas gramíneas las presentan: *Andropogon*, *Bromus*, *Festuca*, *Panicum*, *Poa*, *Saccharum*, *Sorghum*, *Sporobolus*, *Stipa* y *Zea mays*.

Las hifas de las endomicorrizas penetran las células del córtex de la raíz, sin romper el plasmalema o el tonoplasto.

Forman unas estructuras dendroides llamadas **arbúsculos** o protuberancias llamadas **vesículas**, que quedan revestidas por la membrana plasmática.

Las endomicorrizas se suelen llamar **micorrizas V/A** por la formación de estas estructuras. El hongo nunca penetra la endodermis, ni la estela, ni el meristema apical, ni la caliptra.



Arbúsculos de endomicorrizas



www.simbiotica.org/fungi.htm

Las hifas se extienden varios centímetros por fuera de la raíz, incrementando la cantidad de nutrientes absorbidos.

El intercambio entre hongo y hospedante tiene lugar en los arbúsculos, que se llenan de gránulos de fosfatos.

Las endomicorrizas son particularmente importantes en los trópicos donde los suelos tienden a retener los fosfatos. La comprensión de las relaciones micorrícicas puede ser la clave para disminuir la cantidad de fertilizantes (especialmente fosfatos) que deben aplicarse a los cultivos para obtener buenas cosechas (Raven, 1991).

En las micorrizas de orquídeas intervienen hongos basidiomicetes con hifas septadas. Las plántulas de orquídeas dependen de las micorrizas, mueren si no las tienen, porque las semillas no tienen reservas. Por esta razón se habla en este caso de "hongos nodriza".

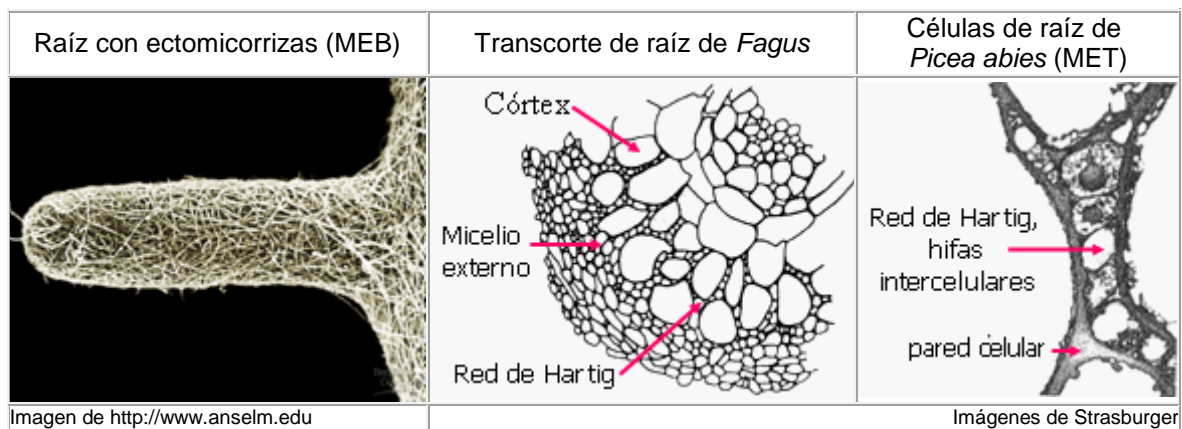
Se han estudiado varias especies de Leguminosae (*Lupinus*, *Astragalus*, *Trifolium*) en U.S.A. que presentan micorrizas V/A con hifas aseptadas, o micorrizas formadas por hifas septadas que a menudo forman esclerocios intracelulares (O'Dell & Trappe, 1992).

El estudio de los fósiles revela que las plantas más antiguas conocidas presentan endomicorrizas. Algunos investigadores postulan que el establecimiento de dichas asociaciones fue un paso decisivo en la colonización vegetal de la tierra firme. Los suelos disponibles debían ser muy pobres, o sea que el rol de las endomicorrizas puede haber tenido una importancia crucial, al extremo que los que invadieron la tierra pueden haber sido simbioses antes que organismos (Raven 1991)

Ectomicorrizas.

Las ectomicorrizas son características de ciertos grupos de árboles y arbustos de regiones templadas: Fagaceas (roble), Salicaceas (alamo, sauce), Pinaceas, y árboles como *Eucalyptus* y *Nothofagus* que habita en las zonas límites del crecimiento de árboles.

El hongo crece entre las células de la raíz, rodeándolas sin penetrarlas, formando una estructura característica, la "red de Hartig". Además las raíces están rodeadas por una vaina formada por el hongo, llamada manto fúngico; las hormonas que secreta el hongo provocan la ramificación de la raíz, que adopta un aspecto característico esponjoso y ramificado. El micelio se extiende mucho hacia el suelo. Los pelos absorbentes a menudo están ausentes, siendo reemplazados por las hifas fúngicas.

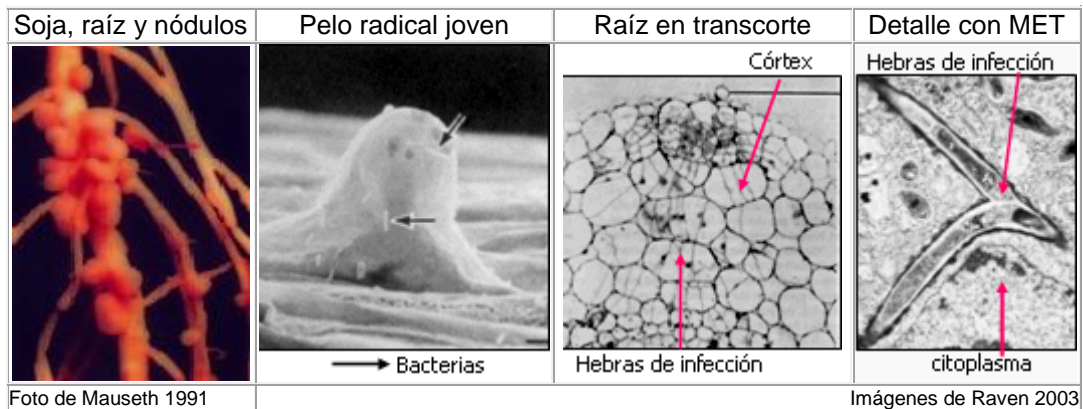


Los hongos que forman ectomicorrizas son basidiomicetes en su mayoría, pero hay también muchos ascomicetes. Las asociaciones son muy específicas, pero sin embargo *Pinus silvestris* puede formar ectomicorrizas con 25 especies de hongos (Strasburger).

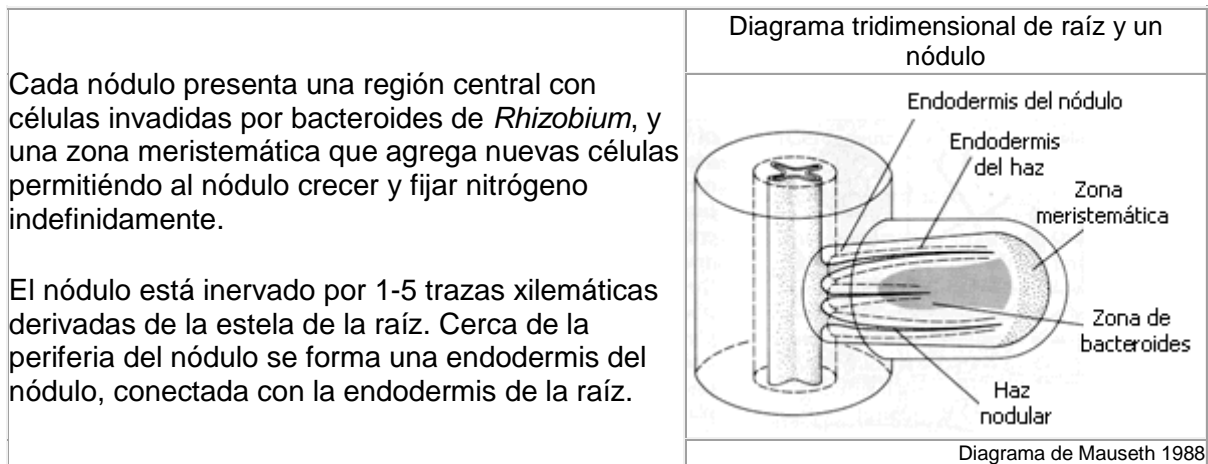
NODULOS RADICALES

Los nódulos radicales son asociaciones simbióticas entre bacterias y plantas superiores. La más conocida es la de *Rhizobium* con especies de Leguminosas. La planta proporciona a la bacteria compuestos carbonados como fuente de energía y un entorno protector, y recibe nitrógeno en una forma utilizable para la formación de proteínas. La simbiosis entre cada especie de leguminosa y de *Rhizobium* es específica. Por ejemplo, *Glycine max*, la soja, se asocia con la bacteria *Bradyrhizobium japonicum*

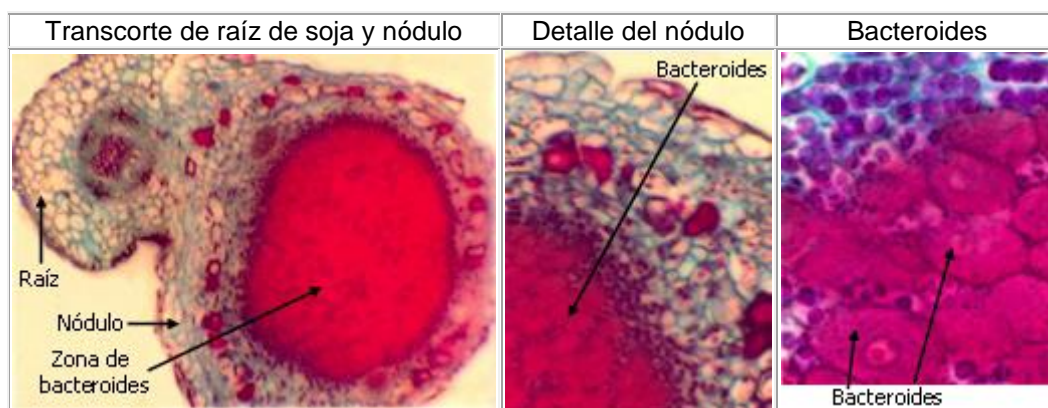
Los rizobios (bacterias) entran en los pelos radicales, que se deforman. La bacteria degrada la pared y la penetra; el crecimiento del pelo se altera, y se forma hacia adentro una estructura tubular llamada hebra de infección. La hebra se dirige a la base del pelo, y a través de las paredes celulares va al interior del córtex.



Las bacterias inducen la división celular en las células corticales, que se vuelven meristemáticas. Cuando los rizobios son liberados de las hebras de infección y penetran en las células radicales, quedan envueltos por invaginaciones de la membrana plasmática de los pelos radicales. Debido a la continua proliferación de bacteroides (rizobios desarrollados) y células corticales, se forman unos crecimientos tumorales que constituyen los nódulos (Raven, 2003).



Los nódulos están formados por células infectadas por *Rhizobium* que adquieren gran tamaño y por células más pequeñas, no infectadas, que son ricas en peroxisomas y RE tubular. Estas últimas tienen en la soja un papel muy importante en la producción de ureidos, compuestos derivados de la urea, a partir del nitrógeno molecular recién fijado por las células infectadas.



En los alisos (*Alnus*) y otros árboles (Betulaceae, Casuarinaceae, Rhamnaceae, Ulmaceae, Rosaceae, Myricaceae, Eleagnaceae) las raíces se asocian simbióticamente con bacterias actinomicetes del género *Frankia*, que fijan nitrógeno. Forman nódulos en los cuales las bacterias llenan las células. Probablemente la nitrogenasa, enzima fijadora de nitrógeno, se localiza en la periferia de esas células.

Glosario

Hifas: cada uno de los elementos filamentosos que constituyen su aparato vegetativo, el micelio.

Micorriza: unión íntima de la raíz de una planta con las hifas de determinados hongos.

Bibliografía

- Burr B. & Barthlott** 1991. On a velamen like tissue in the root cortex of orchids. *Flora* 185: 313-323.
- Camefort, M.** 1972. *Morphologie des Végétaux Vasculaires*. 2^{da} ed. Doin, Éditeurs.
- Ellmore G.S.** 1981. Root dimorphism in *Ludwigia peploides* (Onagraceae): structure and gas content of mature roots. *Amer.J.Bot.* 68: 557-568.
- Esau K.** 1972. *Anatomía vegetal*. Ed. Omega, S.A.
- Esau K.** 1977. *Anatomy of Seed Plants*. 2nd. Ed. John Wiley and Sons. New York.
- Fahn A.** 1990. *Plant Anatomy*. 4th Ed. Pergamon Press.
- Garbaye J.** 1994. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 128: 197-210
- Lindorf H., L.de Parisca & Rodriguez P.** 1991. *Botánica. Clasificación - Estructura - Reproducción*. Univ. Central Venezuela. Ediciones de la Biblioteca, Caracas. 584 pags.
- Nultsch W.** 1966. *Botánica General*. Ed. Norma. Cali, Colombia.
- Mauseth J.** 1988. *Plant Anatomy*. Benjamin/Cummings .
- Mauseth, J.** 1991. *Botany. An introduction to plant biology*. Saunders College Publishing. Philadelphia.
- Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern.** 1995. *Botany*. Wm. C. Brown Publishers.
- O'Dell T.E. & Trappe J.M.** 1992. Root endophytes of Lupin and some other legumes in North Western U.S.a. *New Phytologist* 122: 479-486.
- Porembski S. & Barthlott W.** 1988. Velamen radicum micromorphology and classification of Orchidaceae. *Nordic J.Bot.* 8: 117-137.
- Porembski S. & Barthlott W.** 1995. On the occurrence of a velamen radicum in Cyperaceae and Velloziaceae. *Nordic J.Bot.* 15: 625-629.
- Raven, Evert & Eichhorn.** 2003. *Biology of Plants*. 6th. ed. W.H.Freeman and Company. New York. .
- Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E. & Stocking C.R.** 1979. *Botany. A brief introduction to plant biology*. John Wiley & Sons. New York.
- Roth, I.** 1991. *Anatomía de las plantas superiores*. Ediciones de la Biblioteca. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Strasburger.** 2004. *Tratado de Botánica*. 35a. ed. Ed. Omega.
- Zamski E. & Azenkot A.** 1981. Sugarbeet vasculature I. Cambial development and the three-dimensional structure of the vascular system. *Bot. Gaz.* 142 (3): 334-343.