

# Morfología de Plantas Vasculares

## Tema 8: Citoplasma

### Tema 8.1: Citoplasma

En las células eucarióticas o eucitos el citoplasma es la porción de protoplasma que rodea al núcleo.

Está separado de la pared celular por la **membrana plasmática** y de las **vacuolas** por el **tonoplasto**. Contiene numerosos orgánulos y sistemas de membranas. (Fig. 8.1).

Fig. 8.1. Estructura de una célula vegetal

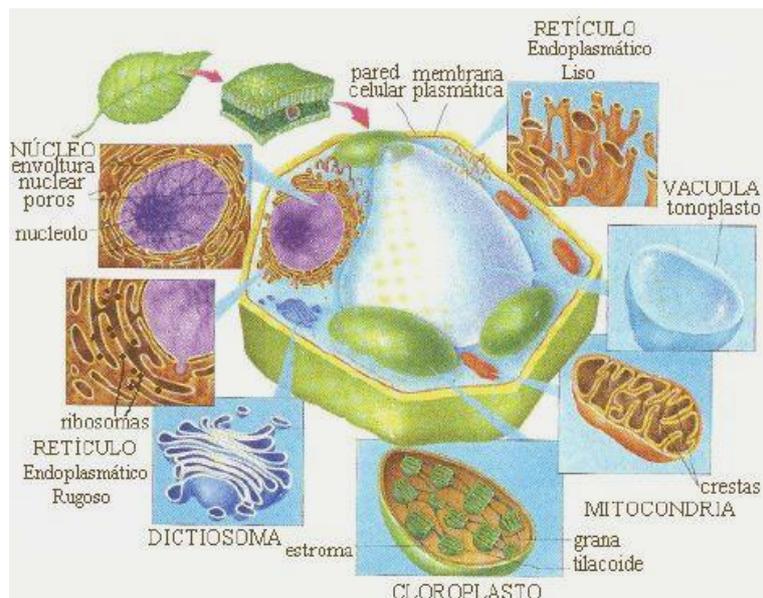


Imagen tomada de Berg. (1997)

La **matriz citoplasmática o citosol** es una masa coloidal químicamente muy compleja: contiene proteínas, lípidos, ácidos nucleicos, hidratos de carbono, sales minerales y otras sustancias solubles en agua que es el componente básico. Puede presentar aspecto homogéneo o tener granulaciones. En él se sintetizan compuestos primarios importantes (aminoácidos, sacarosa, lípidos) y compuestos secundarios como alcaloides. Incluye todos los elementos necesarios para la síntesis de proteínas (ribosomas, ARN mensajero, ARN soluble y enzimas vinculadas con este proceso).

### CITOESQUELETO

Técnicas modernas como la fluorescencia y los microscopios electrónicos de alto voltaje, han permitido ver la complejidad del citoplasma de la célula eucariótica. La sustancia base o matriz protoplasmática está atravesada por un **citoesqueleto** flexible (Fig. 8.2), involucrado en la orientación espacial y coordinación de la mayoría de los procesos celulares.

El citoesqueleto está formado por una compleja red de **microfilamentos de actina**, proteína arrollada en doble hélice. Los **microtúbulos** también intervienen como componentes del citoesqueleto para determinados procesos (Cavalier-Smith, 1988).

Otros elementos son los **filamentos intermedios**, llamados así por su diámetro, compuestos por proteínas fibrosas; son elementos relativamente estáticos que soportan tensiones, a diferencia de los microfilamentos y microtúbulos, que pueden organizarse y desarmarse rápidamente (Fig. 8.3).

Fig. 8.2. Citoesqueleto, con microscopio de fluorescencia

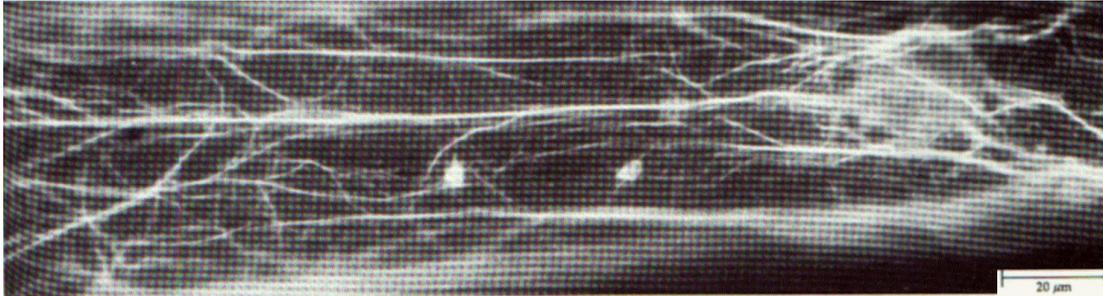


Imagen tomada de Raven et al.

(1992)

En el plasma fundamental se encuentra otra proteína: la **miosina**, que colabora con la actina en la producción de fuerzas y movimiento.

En ciertas células vivas puede observarse con microscopio óptico un movimiento o corriente citoplasmática llamada **ciclosis**, que se evidencia cuando los plástidos son arrastrados por ella. El citoesqueleto produce la ciclosis y está vinculado con otros procesos como división celular, crecimiento y diferenciación.

Los componentes del citoesqueleto se ligan a la membrana plasmática y a otras estructuras membranosas mediante proteínas específicas. El complejo membranas-citoesqueleto es un sistema dinámico cuyas funciones principales son mantener y modificar la forma y distribución de los componentes celulares (Medvedev & Markova, 1998).

Fig. 8.3. Elementos del citoesqueleto

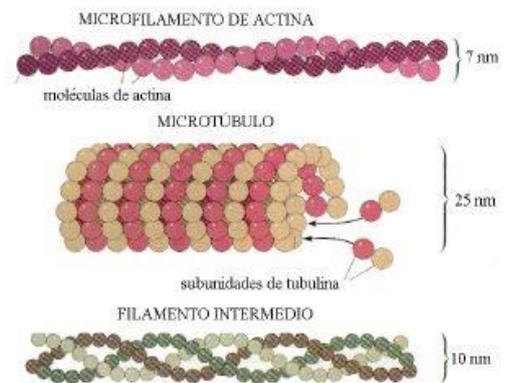


Imagen tomada de Moore et al. (1995)

## MICROTÚBULOS

Se los conoce desde 1957. Se encuentran en células eucarióticas, carecen de membrana limitante, y son tubos rectos, huecos, de 240 Å de diámetro, sólo visibles con microscopio electrónico (excepto en la división celular). Están formadas por 2 subunidades de proteínas llamadas **tubulina  $\alpha$**  y  **$\beta$**  ensambladas helicoidalmente en 13 filas y por proteínas asociadas a los microtúbulos [**MAPS**: "microtubule associated proteins"]

### Funciones:

1. **Morfogénesis**: la forma de algunas prolongaciones o protuberancias celulares se correlaciona con la orientación y distribución de los microtúbulos.
2. **Motilidad intracelular**: con los otros elementos del citoesqueleto participan en la ubicación y movimiento de orgánulos citoplasmáticos como los dictiosomas.
3. **Transporte intracelular**: actúan como soporte o carril sobre el cual las proteínas motoras transportan vesículas y moléculas grandes.

La distribución de los microtúbulos en las células es dinámica. Muchas células en división muestran cinco diferentes disposiciones sucesivas: la cortical, la banda preprofásica, el huso mitótico, el fragmoplasto y la disposición radial (Fig.8.12).

Fig. 8.12. Cambios en la disposición de los microtúbulos

La disposición cortical se encuentra en el citoplasma periférico de células en crecimiento: los microtúbulos se ubican muy cerca de la membrana plasmática, disponiéndose en forma helicada, con orientación predominante en ángulos rectos a la dirección de elongación celular. Se cree que su función es dirigir la deposición de las microfibrillas de celulosa en las paredes celulares.

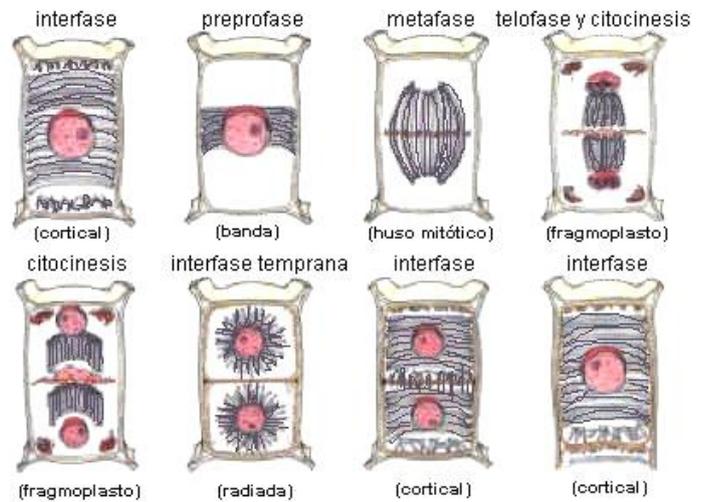


Imagen tomada de Raven. et al (1992)

En la división celular constituyen el **huso acromático**, y se encargan del desplazamiento de los cromosomas por un proceso de polimerización y despolimerización de las unidades de tubulina que los componen. La disposición radial de microtúbulos es transitoria, se halla en células con núcleo central, ya sea cuando se están preparando para la división o después de la citocinesis (Fig. 8.12). Dicha disposición es duradera en los gametos masculinos que son células sin pared celular.

## FLAGELOS Y CILIOS

Son apéndices móviles de las células. En el reino Eukaryota, las rodofíceas y las angiospermas se destacan por la ausencia de flagelos y cilios. Los vegetales más evolucionados que los poseen son *Ginkgo* y *Cycadales* (gimnospermas), en sus gametos ciliados (Fig. 8.13).

Los **cilios** son cortos y los flagelos son largos, pero todos tienen la misma estructura en todos los eucariontes: están limitados por una membrana que es continuación de la membrana plasmática, y contiene, dentro del citoplasma, un anillo constituido por **9 dobletes o pares de microtúbulos** más **2 microtúbulos centrales** (estructura 9 + 2).

Fig. 8.13. Diagrama de transcorte de flagelo con MET. Fig.8.14. Diagrama de cuerpo basal.

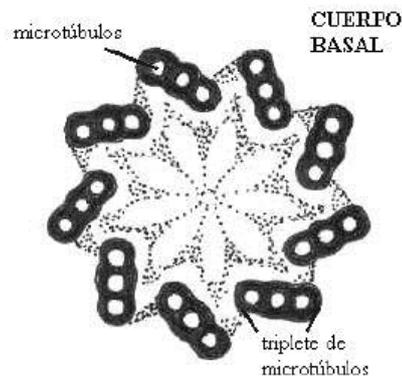
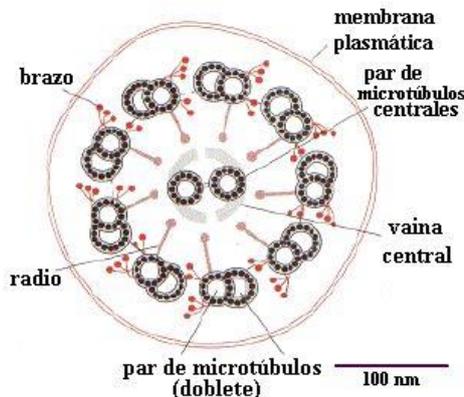


Imagen tomada de Sheeler & Bianchi (1980)

El **cuerpo basal** compuesto por **9 tripletes de microtúbulos** es el centro organizador de los microtúbulos y controla el movimiento de cilios y flagelos (Fig. 8.14). En el momento de la división celular actúa como **centríolo**, organizando la formación del huso acromático.

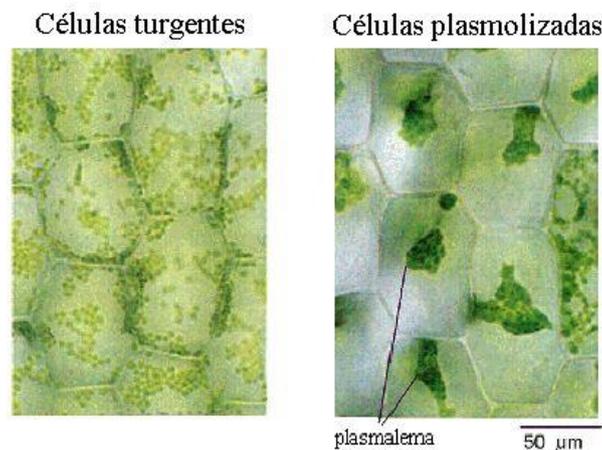
## Tema 8.2: Membranas

### MEMBRANA PLASMÁTICA

También llamada **plasmalema**, es la que limita al protoplasto, es diferencialmente permeable y es capaz de realizar transporte activo, impidiendo la salida de algunas sustancias o permitiendo la entrada de otras aún en contra de un gradiente de concentración. En la membrana plasmática se realiza la síntesis de la celulosa y de la calosa. Es muy delgada y flexible (75Å de espesor), en condiciones normales no puede verse al microscopio óptico, porque el contenido celular ejerce presión contra las paredes celulares. Esta presión, llamada **presión de turgencia**, es responsable en gran parte del sostén del cuerpo de la planta.

Cuando el citoplasma se contrae por pérdida de agua la célula sufre **plasmólisis**. Este fenómeno tiene lugar naturalmente cuando la planta se marchita, y puede provocarse colocando las células en un medio de concentración salina mayor que la del citoplasma (como la membrana plasmática es permeable, el agua difunde hacia el exterior). Solamente en esa circunstancia se visualiza la membrana plasmática, con microscopio electrónico, porque ésta se separa de la pared celular (Fig. 8.4).

Fig. 8.4



Imágenes tomadas de Raven et al. (1991)

### RETÍCULO ENDOPLASMÁTICO: RE

Es un complejo sistema de membranas plegadas exclusivo del citoplasma de células eucarióticas, visible sólo con microscopio electrónico. Determina un notable aumento de las superficies de reacción intracelulares en las que se realizan los procesos bioquímicos de intercambio y síntesis (Fig. 8.5) y participa en el transporte intracelular de compuestos.

Posee una región especializada que es la envoltura nuclear o carioteca. Está compuesto de **vesículas o sacos aplanados** y **canales o túbulos** limitados por una unidad de membrana. El contenido del RE se denomina **enquilema**. Cuando presenta ribosomas adheridos a su superficie el RE se denomina **rugoso o granular**, está relacionado con la síntesis de **proteínas** y **polipéptidos**. Cuando no tiene ribosomas se denomina **RE liso** o **agranular**, y está relacionado con la síntesis de **fosfolípidos** y por ende con el crecimiento de biomembranas de otros orgánulos como dictiosomas, microsomas y vacuolas (Fig. 8.6).

Fig. 8.5. Diagrama del RE liso en una porción de célula

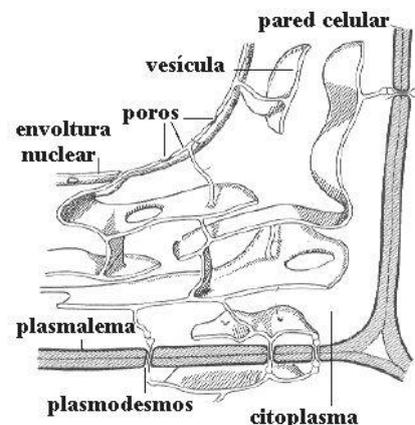


Imagen tomada de Strasburger et al. (1994)

En el retículo endoplasmático se sintetizan **lípidos** y **flavonoides**. También los sillares moleculares de la suberina y la cera que se excretan écrinamente, por transporte activo. Está bien desarrollado en células glandulares, polen y semillas de oleaginosas .

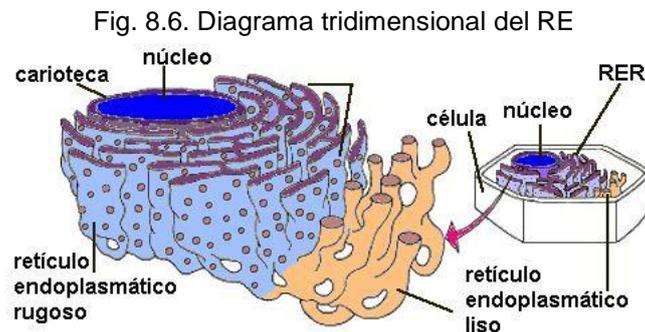


Imagen tomada de Moore et al. (1995)

## RIBOSOMAS

Son partículas de 170-230 Å de diámetro, visibles solamente con microscopio electrónico, en las cuales ocurre la síntesis de proteínas a partir de aminoácidos.

Los ribosomas de las células procarióticas son de menor tamaño y densidad (valor de sedimentación 70S) que los de las células eucarióticas (valor de sedimentación 80S). Están formados por dos porciones o subunidades, una pequeña y una grande, que al acoplarse dejan entre ambas un canal por el que se desliza el ARN mensajero. Contienen cantidades más o menos equivalentes de proteínas y ARN. (Fig. 8.7).

Fig. 8.7. Ribosomas

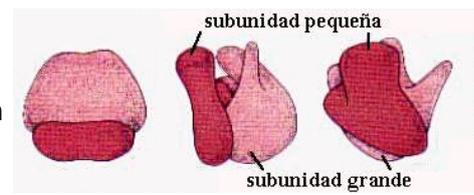


Imagen tomada de Raven. et al. (1992)

La información necesaria para la síntesis de proteínas está en el ADN, que tiene la capacidad de duplicarse (Fig.8.8, 1) y de actuar como matriz para síntesis del ARN (**transcripción** - Fig.8.8, 2). El ARN formado pasa al citoplasma (Fig.8.8, 3) y se asocia a los ribosomas (Fig.8.8, 4) donde se sintetizan las proteínas. Muchas de ellas son enzimas que regulan el metabolismo celular (Fig.8.8, 5) y otras ingresan al núcleo (Fig. 8.8, 6) donde intervienen en procesos vinculados con el ADN. Los ribosomas pueden estar libres en el citoplasma (Fig.8.8, 4) o sobre membranas del RE (Fig.8.8, 7), en cuyo caso los polipéptidos o proteínas se acumulan en el enquelema (Fig.8.8, 7 y Fig. 8.8a).

Fig. 8.8. Etapas de la síntesis de proteínas

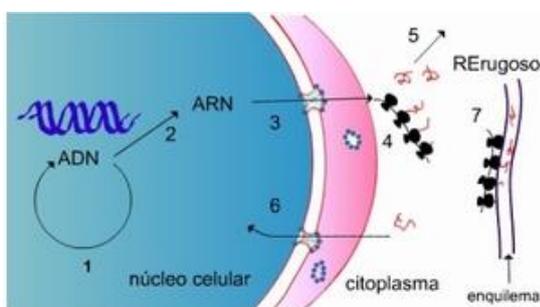


Imagen modificada a partir de Strasburger. Et al. (1994)

Fig. 8.8. a. Esquema tridimensional del retículo endoplasmático rugoso, mostrando la síntesis de proteínas.

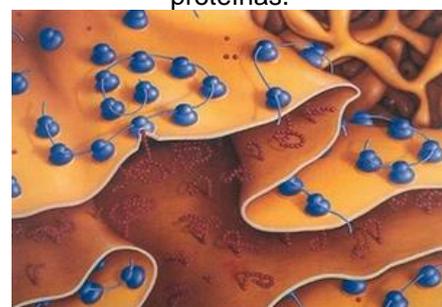


Imagen tomada de Leroy, (1991).

## DICTIOSOMAS

Son orgánulos compuestos por 2-8 cisternas circulares aplanadas de 0,5-4  $\mu\text{m}$  de diámetro, cada una limitada por una membrana simple. No hay continuidad entre ellas pero sin embargo conservan una distancia mínima entre sí. Su estructura es visible solamente con microscopio electrónico. Los **dictiosomas** muestran una polaridad en su funcionamiento. Tienen una **cara distal** o **secretora** o **trans** donde constantemente se producen vesículas hasta la fragmentación total de la cisterna; en la **cara proximal** o **formativa** o **cis** se produce la adición de nuevas cisternas generalmente a partir del RE. (Fig. 8.9).



Imagen tomada de Moore et al.

El margen de cada cisterna a menudo aparece perforado por el desprendimiento de vesículas. Cuando la perforación es extensiva, la porción correspondiente de la cisterna aparece como una red, lo que se refleja en el nombre del orgánulo (*diction* = red). Las vesículas dictiosómicas sintetizan en parte productos del metabolismo y los transportan a los lugares de excreción o acumulación. Por ejemplo: en los dictiosomas se ligan las proteínas sintetizadas en el RE rugoso con azúcares, transformándose en glucoproteínas que se excretan e incorporan a la fase amorfa de la pared celular. Los dictiosomas aportan todo el material que forma la fase amorfa o matriz de la pared celular (compuestos pécticos, polisacáridos no celulósicos, lignina), es por eso que se observan en abundancia en células en división o en células donde el crecimiento es muy activo: tubo polínico, células de la caliptra en la raíz. Los productos se acumulan en las vesículas dictiosómicas, y cuando éstas llegan a la membrana plasmática, su contenido es liberado al exterior por **exocitosis**, y su membrana se fusiona con la membrana plasmática. De la misma forma se excretan al exterior otros productos como mucílagos en los ápices radiculares, o las secreciones de las células glandulares y el néctar. El conjunto de dictiosomas de una célula es llamado **aparato de Golgi**, y los dictiosomas suelen denominarse como **cuerpos de Golgi**.

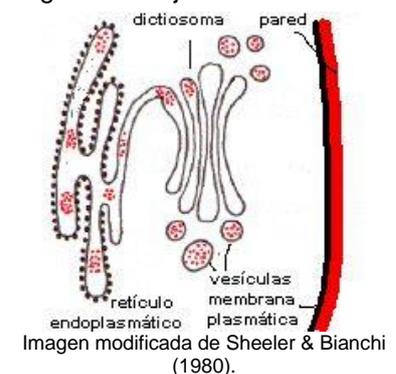
## VESÍCULAS RECUBIERTAS O ACANTOSOMAS

Tienen un diámetro de alrededor de 100 nanómetros, son de los compartimentos más pequeños de la célula. Aparentemente constituyen un sistema para reciclar el exceso de membrana plasmática que se produce por el agregado de vesículas secretoras durante la formación de paredes engrosadas. Ciertas regiones de la membrana plasmática se condensan y forman las **vesículas recubiertas** o **acantosomas**, que se separan de la misma e ingresan al citoplasma. Se forman rápidamente y desaparecen enseguida (Fig. 7.3).

## SISTEMA DE ENDOMEMBRANAS

Es el conjunto de membranas citoplasmáticas internas: fundamentalmente **RE**, **dictiosomas**, **membrana plasmática** y **vacuolas**, y constituye una unidad funcional. Son estructuras móviles, continuamente cambiantes, con el RE como fuente de crecimiento de las mismas. No participan en él los plástidos ni las mitocondrias, probablemente tampoco los microsomas (Fig. 8.10).

Fig. 8.10. Flujo de membranas



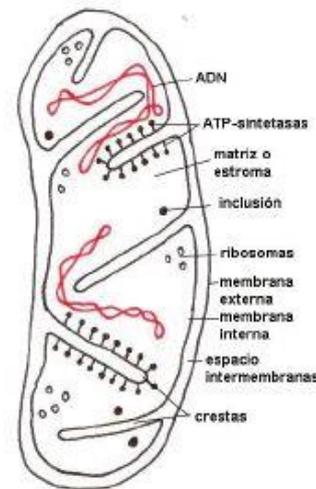
## Tema 8.3: Mitocondrias

### MITOCONDRIAS

Miden 0,5-4  $\mu\text{m}$ . Están en todas las células vegetales. Con los mayores aumentos del microscopio óptico se ven apenas como esferitas o bastoncitos. Con el microscopio electrónico se ven como cuerpos esféricos, alargados, a veces lobulados (Fig. 8.15).

Tienen doble membrana, la externa es lisa y la interna presenta estructuras membranosas llamadas **crestas** que son repliegues en forma de dobleces o dedos de guante. El espacio interno se denomina **matriz** o **estroma mitocondrial**; allí se encuentran dos o más moléculas circulares de **ADN** y **ribosomas**.

Fig. 8.15. Diagrama de la estructura de una mitocondria con MET



Su función es descomponer compuestos orgánicos fijando una parte esencial de la energía liberada en forma de ATP (adenosíntrifosfato), con enlaces químicos rico-energéticos. Las ATP-sintasas se localizan sobre las crestas, en los oxisomas. Esta energía se consume en las reacciones celulares: síntesis, transporte activo de membrana, desplazamiento, etc.

### TEORÍA ENDOSIMBIÓNTICA

La estructura de las mitocondrias y cloroplastos es muy similar a la de las células procarióticas (Fig. 8.16). Según la teoría endosimbiótica las mitocondrias y los plástidos se originaron filogenéticamente como procariotas autónomos, las mitocondrias a partir de eubacterios (procariotas aerobios heterotróficos) y los plástidos de cianobacterios (procariotas fotosintéticos). Estos procariotas habrían sido fagocitados por células huésped ancestrales iniciando una simbiosis permanente (Fig. 8.17).

Fig 8.16. Estructura comparada de procariotas, cloroplastos y mitocondrias

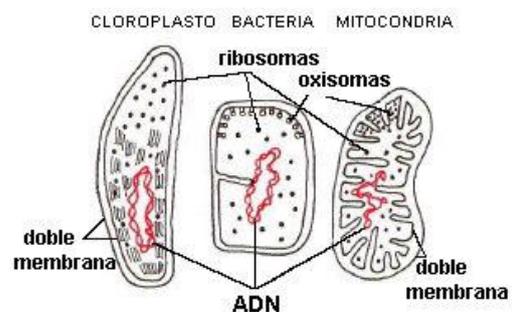


Imagen tomada de Dyson (1977)

Cada vez hay más pruebas estructurales que corroboran esta teoría (ribosomas 70S, ADN circular sin histonas, características del ARN; sólo una ARN-polimerasa sensible al antibiótico rifamicina). Esta teoría no ofrece explicación para el origen del núcleo eucariótico.

Fig. 8.17. Teoría endosimbiótica

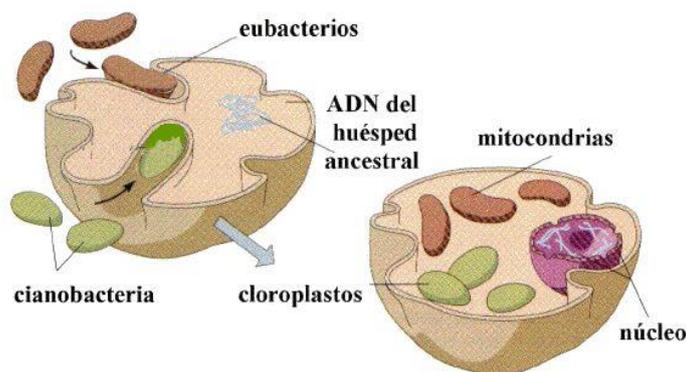
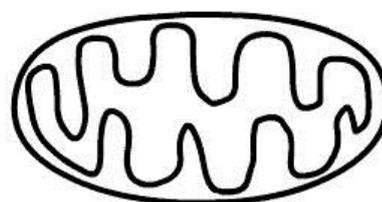


Imagen ligeramente modificada de Moore et al. (1995)

Fig. 8.18. División de una mitocondria

Estos orgánulos se originan únicamente a partir de otras mitocondrias o plástidos, por fisión (alargamiento y división por estrangulación), en forma semejante a la división de los procariontes (Fig. 8.18).



## Tema 8.4: Plástidos

Son orgánulos característicos de las células eucarióticas vegetales. Tienen forma y tamaño variados, están envueltos por una doble membrana y tienen ribosomas semejantes a los de los procariontes.

Se forman a partir de proplastos, que son los plástidos de células jóvenes.

En ciertas especies hay pocos proplastos en las células meristemáticas, y entonces sucede que algunas células hijas no reciben proplastos en la división celular y la progenie de estas células no tiene cloroplastos.

Cuando esto ocurre en hojas en desarrollo, las hojas tienen parches blancos, sin cloroplastos, y se las denomina hojas variegadas.

Los plástidos se clasifican de diferentes maneras.

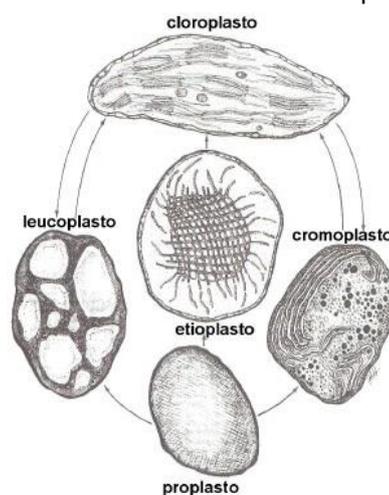
Los tipos principales son:

■ **con pigmentos:** cloroplastos, gerontoplastos y cromoplastos.

■ **sin pigmentos:** leucoplastos.

Cada uno puede tener características de dos grupos o transformarse uno en otro (Fig.8.19), con excepción de los gerontoplastos, que son los cloroplastos envejecidos, senescentes.

Fig. 8.19. Transformaciones de los plástidos



Ver Imagen de Rost et al (1979)

## Clasificación de los plástidos

		■ cloroplastos y gerontoplastos	
		■ etioplastos	
Plástidos	■ con pigmentos	■ cromoplastos	■ globulosos
			■ fibrilares o tubulosos
			■ cristalinos
			■ membranosos
			■ proplastos
			■ amiloplastos
	■ sin pigmentos	■ leucoplastos	■ proteinoplastos
			■ oleoplastos o elaioplastos

■ **Cloroplastos.** En las plantas vasculares miden 4-8 micras, y observados con microscopio óptico generalmente tienen forma de gránulos. Están especialmente bien desarrollados en las hojas.

Estudiándolos con microscopio electrónico se puede apreciar que están limitados exteriormente por una doble membrana e internamente están diferenciados en 2 componentes principales: un **sistema de membranas** y una **matriz o estroma**. El estroma está compuesto por proteínas, contiene ARN y ADN concentrado en nucleoides. Cada cloroplasto presenta varios nucleoides con 2-5 moléculas circulares de ADN, fijadas a la membrana. En el estroma se produce la elaboración de hidratos de carbono, así como la síntesis de algunos ácidos grasos y proteínas (Fig. 8.20).

Fig. 8.20, a. Diagrama de la estructura de cloroplasto vista con MET

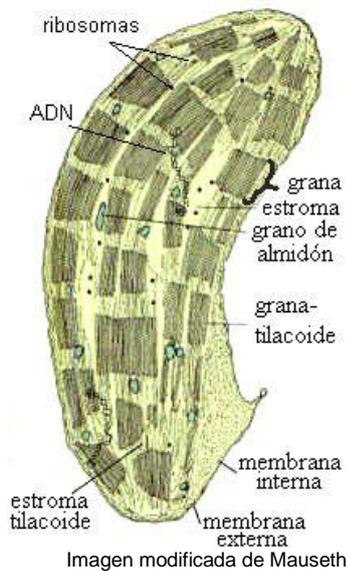


Fig. 8.21. Diagrama de un grupo de tilacoides

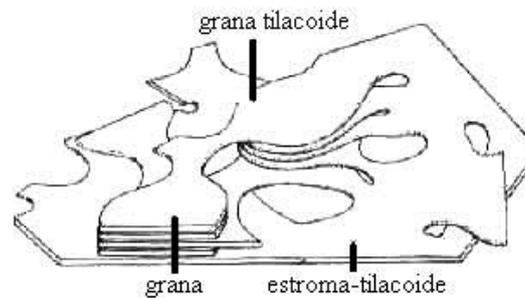
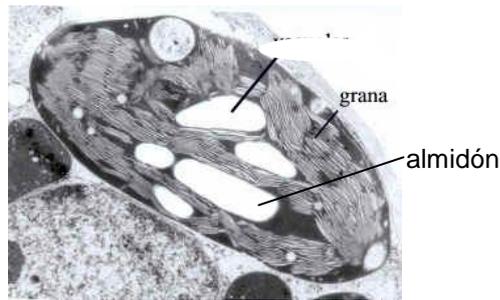


Imagen tomada de Strasburger, et al (1994)

El sistema de membranas consiste de bolsas aplanadas llamadas **tilacoides**, que se originan de la membrana interna de la envoltura.

Su grado de desarrollo varía, en plantas superiores están diferenciados en **grana-tilacoide**: pilas de tilacoides en forma de discos, y **estroma-tilacoide** que atraviesan el estroma entre los grana interconectándolos (Fig.8.21).

Fig 8.20, b. Fotografía de un cloroplasto de soja con microscopio electrónico de transmisión (MET)



Gentileza de Marisa Otegui

No hay cloroplastos sin grana en plantas superiores: aún los cloroplastos de la vaina fascicular de plantas con fotosíntesis  $C_4$  tienen granas pequeños y escasos. La **clorofila**, pigmento fotosintéticamente activo generalmente asociado con pigmentos carotenoides, está localizada en las membranas tilacoides. En los grana se distinguen con microscopio electrónico de transmisión (MET) unos gránulos que se denominan **quantosomas**, considerados como las unidades morfológicas de la fotosíntesis.

Los cloroplastos senescentes, amarillos por la presencia de carotenoides, que aparecen en las hojas otoñales, se llaman **gerontoplastos**. Son la etapa final, irreversible, del desarrollo.

Los **etioplastos** se forman a partir de los proplastos en plantas cultivadas en la oscuridad. En ellos, los tilacoides se disponen formando un cuerpo prolamelar, semicristalino. Al ser expuestas las plantas a la luz, los etioplastos se transforman en cloroplastos (Fig. 8.19).

**Cromoplastos.** Las plantas terrestres no angiospérmicas son básicamente verdes; en las Angiospermas aparece un cambio evolutivo llamativo, la aparición de los cromoplastos, con la propiedad de almacenar grandes cantidades de pigmentos carotenoides. Contienen pigmentos como **carotina** (amarillo o anaranjado), **licopina** (rojo), **xantofila** (amarillento). Se encuentran en pétalos (*Tropaeolum*) u otras partes coloreadas como frutos (tomate, pimiento) y raíces (zanahoria). Tienen forma muy variada: redonda, ovalada, de huso, ameboides. La transformación se produce por síntesis y localización de pigmentos carotenoides acompañada de modificación o desaparición del sistema de tilacoides. Ocurre normalmente con la maduración de frutos como el tomate y la naranja. La diferenciación de un cromoplasto no es un fenómeno irreversible, en la parte superior de raíces de zanahoria, expuestas a la luz, los cromoplastos pueden diferenciarse en cloroplastos perdiendo los pigmentos y desarrollando tilacoides.

Fig. 8.22. Estructura de los cromoplastos

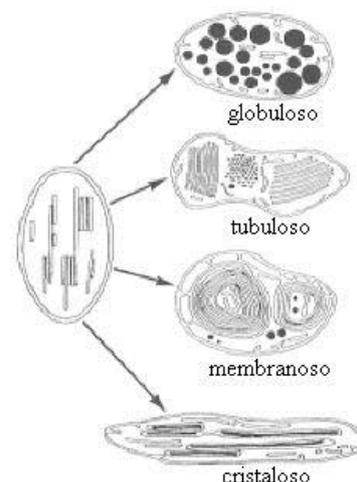


Imagen tomada de Strasburger. et al (1994)

Hay cuatro categorías de cromoplastos según su estructura (Fig. 8.22):

- **globulosos:** los pigmentos se acumulan en gotas junto con lípidos: *Citrus*, *Tulipa*.
- **fibrilares o tubulosos:** los pigmentos se asocian con fibrillas proteicas: *Rosa*, *Capsicum annum*.
- **cristalosos:** los pigmentos se depositan como cristaloides asociados con las membranas tilacoides: tomate, zanahoria.
- **membranosos:** membranas arrolladas helicoidalmente: *Narcissus*

■ **Leucoplastos.** Son plástidos no coloreados que muchas veces almacenan ciertos productos vegetales: **almidón** (amiloplastos), **proteínas** (proteinoplastos) y **grasas** (elaioplastos u

oleoplastos). Se hallan en órganos incoloros o no expuestos a la luz. También se suelen incluir aquí los proplastos.

■ **Amiloplastos.** El almidón se forma en los cloroplastos durante la fotosíntesis. Después es hidrolizado y se resintetiza como almidón de reserva en los **amiloplastos** o **granos de almidón**. Estos tienen forma muy variada, esféricos, ovales, alargados (en forma de fémur), y normalmente muestran una deposición en capas alrededor de un punto, el **hilo**, que puede ser **céntrico** (gramíneas y leguminosas) o **excéntrico** (*Solanum*) (Fig. 8.23). Cuando hay más de un hilo se forman **granos compuestos** (*Avena*, *Oryza*) (Fig. 8.24). El grano de almidón es un esferocristal que con luz polarizada muestra la figura de la cruz de Malta; se tiñe de azul-negro con compuestos iodados.

■ **Proteinoplastos.** Son frecuentes en los elementos cribosos del floema. Pueden presentar las proteínas en forma de cristales o filamentos (Behnke 1981 y 1991).

Fig. 8.23. Estructura de los amiloplastos

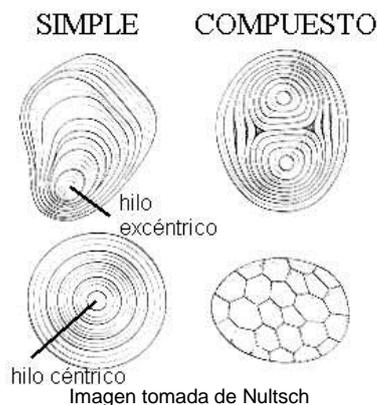
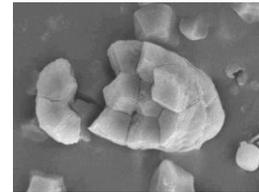
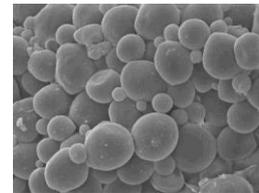


Fig. 8.24. Granos de almidón fotografiados con MEB



Granos de almidón en arroz, *Oryza sativa*



Granos de almidón en maíz, *Zea mays*

## Tema 8.5: Vacuolas y Sustancias Ergásticas

### VACUOLAS

Son un componente típico del protoplasto vegetal. En una célula adulta las vacuolas ocupan casi todo el interior de la célula limitando el protoplasma a una delgada capa parietal (Fig. 7.7). A veces hay varias vacuolas y el citoplasma se presenta como una red de finos cordones conectados a la delgada capa de citoplasma que rodea al núcleo (Fig. 8.25). Las únicas células vegetales conocidas que carecen de vacuolas son las células del tapete en las anteras.

La membrana que limita la vacuola, el **tonoplasto** es selectivamente permeable, e interviene especialmente en el mantenimiento de la turgencia celular y en el crecimiento. La habilidad de las vacuolas de captar y almacenar agua permite crecer a las plantas, con muy poca gasto de material.

Los animales, en cambio, deben elaborar protoplasma, con toda su complejidad, para crecer. Se piensa que la vacuolización permitió a los vegetales ocupar tierra firme al poder contar las células con un generoso depósito de agua.

El contenido de la vacuola es el **jugó celular** y está constituido por agua y una variedad de compuestos orgánicos e inorgánicos:

- de reserva** como azúcares y proteínas;
- de desecho** como cristales y taninos;
- venenos** (alcaloides y determinados glucósidos) que sirven a la planta de defensa contra los herbívoros;

d) **ácido málico** en plantas CAM;  
 e) **pigmentos hidrosolubles** como antocianos (rojo, violeta, azul) (Fig. 8.25), que dan su color característico a muchos órganos: coloración otoñal del follaje, pétalos de malvón, rosa, petunia, frutas como uvas, ciruelas, cerezas, hojas pardo-rojizas como repollos, raíces como la de la remolacha azucarera. Las betacianinas dan colores rojizos a las flores de Bougainvillea, Portulacaceae y Cactaceae. Sirven para atraer a los insectos polinizadores y también como protectores frente a la radiación.

Fig. 8.25. Célula con antocianos en el jugo celular

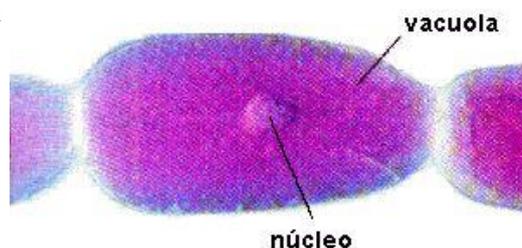


Imagen tomada de Berg (1997)

Fig.8.26. Origen y función de vacuolas autofágicas

Las vacuolas actúan también como **lisosomas**, orgánulos digestivos capaces de descomponer y reciclar los componentes de orgánulos innecesarios.

Pequeñas vacuolas se fusionan con los orgánulos que deben desaparecer, y los digieren por medio de las enzimas proteolíticas e hidrolíticas que contienen.

Este proceso se llama **endocitosis**. Las vacuolas autofágicas se originan a partir de vesículas desprendidas del RE. También participan los dictiosomas. (Fig. 8.26).

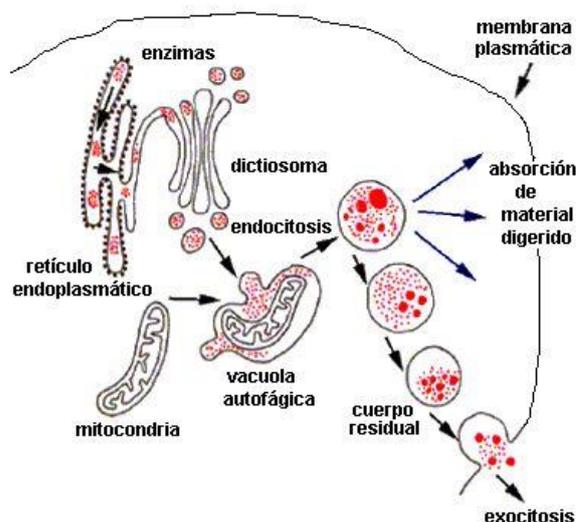


Imagen modificada a partir de Sheeler & Bianchi. (1980)

## SUSTANCIAS ERGÁSTICAS

Su nombre proviene del griego "*ergon*", trabajo, es decir que son productos del metabolismo celular, de reserva o de desecho, que se acumulan en la pared celular, en las vacuolas o en plástidos.

■ **Carbohidratos.** La hemicelulosa se acumula en la fase amorfa de la pared celular. El almidón es el carbohidrato de reserva de las plantas superiores, es el más abundante en el mundo vegetal después de la celulosa; se acumula en los amiloplastos. Es el alimento básico más importante de la humanidad. El almidón se encuentra en células parenquimáticas de corteza, médula y tejidos vasculares de tallos y raíces; en el parénquima de frutos, hojas, rizomas, tubérculos o cotiledones carnosos y en el endosperma de las semillas. Se obtiene almidón comercial de *Manihot esculenta* (mandioca), *Solanum tuberosum* (papa), y del tronco de la palmera sago, *Metroxylon sagu*.

■ **Cristales.** Se forman generalmente en las vacuolas, y se los considera como productos de excreción, aunque se ha comprobado que en ciertos casos el calcio es reutilizado.

**Oxalato de Ca** es el componente más común de los cristales vegetales, y resulta de la acumulación intracelular de Calcio. Los cristales tienen forma de **arena cristalina**, de agujas en los **rafidios**, columnas en los **estiloides** (*Eichhornia crassipes*), prismática en los cristales **prismáticos** simples o compuestos: las **drusas** (Fig. 8.27).

El aspecto y la localización de los cristales puede tener importancia taxonómica. En *Nymphaea* las astroesclereidas foliares presentan cristales prismáticos entre las paredes primarias y secundarias (Franceschi & Horner Jr., 1980). En las cámaras de aire del tallo de *Myriophyllum* hay cristales

que aparentemente son extracelulares, pero con MEB se ve que inicialmente están rodeados por la pared celular (Fig. 8.28).

Fig. 8.27. Cristales de oxalato de calcio

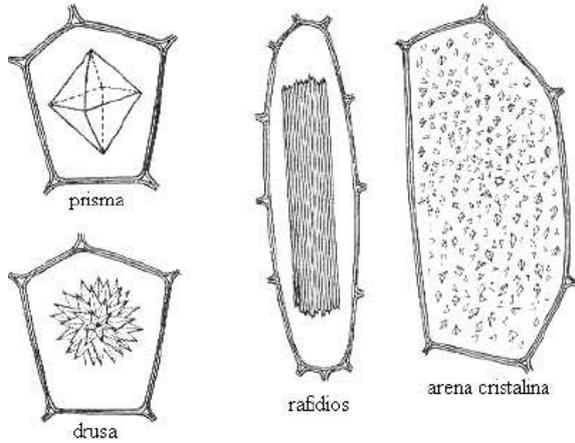
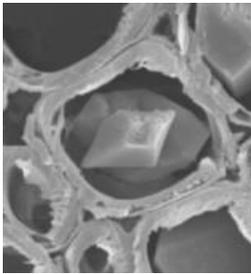


Imagen tomada de Nultsch (1966)

Cristal prismático en *Turnera*



Rafidios en *Eichhornia*

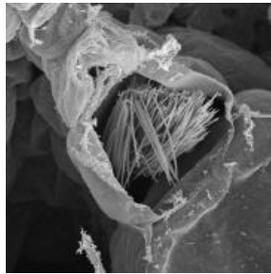
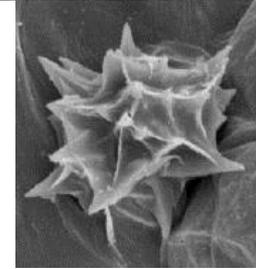
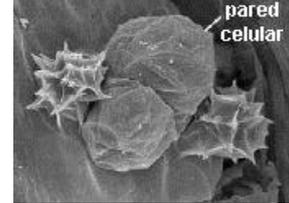
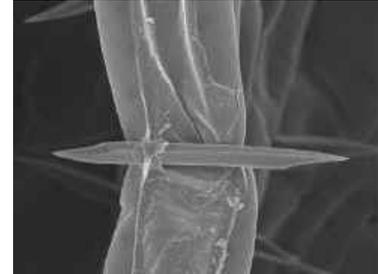


Fig. 8.28. Cristales con MEB  
Drusas en aerénquima de *Myriophyllum*



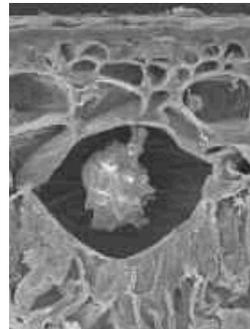
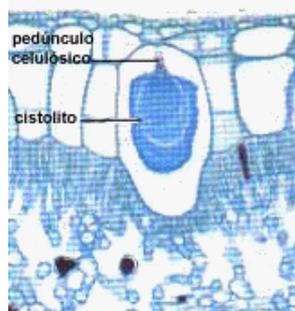
Estiloide en *Eichhornia*



La formación de cristales está controlada por las células, frecuentemente con núcleos poliploides, citoplasma rico en vesículas, plástidos pequeños. La cristalización está asociada con algún tipo de sistema de membranas: se forman complejos membranosos en el interior de la vacuola, que luego originan las cámaras en las que se desarrollan los cristales. También pueden formarse en vesículas derivadas de los dictiosomas o del RE o producidas por invaginación de la membrana plasmática (Franceschi & Horner Jr., 1980).

Los cristales de **carbonato de Ca** no son comunes en las plantas superiores. Generalmente están asociados con las paredes celulares formando cistolitos, sobre un pedúnculo celulósico (Fig.8.29).

Fig.8.29, Cistolitos en transcorte de hoja de *Ficus*  
Microscopía óptica    Micr. electrónica de barrido (MEB)



En ciertas células de la epidermis de monocotiledóneas llamadas células silíceas, se forman cuerpos de **silíce** de forma característica: en las gramíneas son amorfos, generalmente no angulares.

**Proteínas:** Las proteínas de reserva de las semillas, generalmente se almacenan en vacuolas. Son sintetizadas en el RE rugoso, de donde pasan a los dictiosomas. Estos después confluyen en grandes vacuolas de proteína de reserva. Las vacuolas se convierten en un cuerpo proteico sólido o **grano de aleurona** a la madurez del tejido de reserva, por ejemplo en los cotiledones de semillas de Leguminosas y en la capa de aleurona del cariopse de las Gramíneas. Cada grano de aleurona está limitado por el tonoplasto, y puede tener una matriz amorfa, o una matriz que incluye un cristaloides proteico y un globoide amorfo no proteico (Fig.8.30).

**Grasas, aceites y ceras.** Son sustancias ergásticas comercialmente importantes. Las grasas y aceites son formas de almacenamiento de lípidos; se forman gotas en el citoplasma (glóbulos lipídicos) o se almacenan en los elaioplastos. Son frecuentes en la pulpa de la aceituna, en los cotiledones del girasol y del maní. Las células del endosperma del ricino presentan una vacuola central cargada de aceite (Fig.8.30).

Las ceras se encuentran generalmente como capas protectoras de la epidermis .

Fig.8.30. Células de endosperma de ricino, *Ricinus communis*

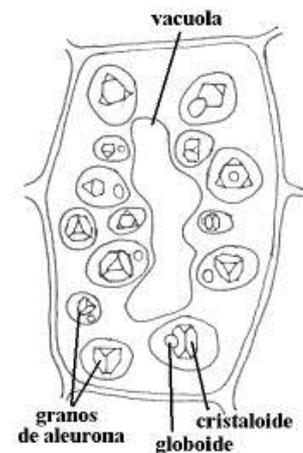


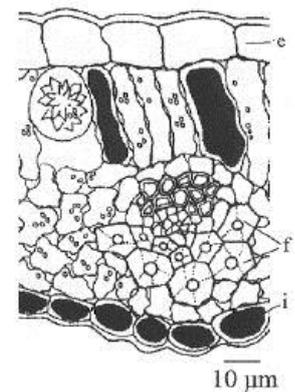
Imagen modificada a partir de Strasburger.

**Taninos:** Son un grupo heterogéneo de derivados fenólicos, muy frecuentes en el cuerpo vegetal, aparecen en las vacuolas como gránulos finos o gruesos, o cuerpos de formas variadas, de color amarillo, rojo o marrón, o pueden impregnar las paredes. Abundan en hojas, tejidos vasculares, peridermis, frutos inmaduros, cubiertas seminales y tejidos patológicos. Impiden el crecimiento de hongos y microorganismos cuando ocurren lesiones en el duramen y el ritidoma.

Tienen importancia comercial en la industria de la curtiembre.

Pueden estar en células especiales, **idioblastos tánicos** o en las células epidérmicas (Fig.8.31).

Fig.8.31. idioblastos tánicos



## Glosario

**Antociano:** compuesto orgánico de origen vegetal, forma pigmentos rojos, violetas y azules que dan color a las flores y frutos.

**Betacianina:** compuesto orgánico de origen vegetal que forma pigmentos de colores rojizos.

**Coloidal:** sistema formado por partículas finas en suspensión.

**Duramen:** madera oscura, formada por células muertas, que ya no cumplen funciones de transporte.

**Écrina:** mecanismo de secreción en el cual el producto secretado atraviesa el plasmalema.

**Elongación:** aumento de la longitud.

**Enzima hidrolítica:** cataliza la escisión o desdoblamiento de un enlace mediante hidrólisis.

**Enzima proteolítica:** toda enzima que hidroliza, con distinto grado de especificidad, las proteínas nativas o fragmentos peptídicos.

- Fluorescencia:** propiedad que tienen ciertos cuerpos de transformar la luz que reciben en radiaciones de mayor longitud de onda.
- Hidrolizado:** que ha sufrido hidrólisis, proceso por el cual un compuesto químico es desdoblado por la acción del agua.
- Homogéneo:** de aspecto uniforme; que se halla en una sola fase.
- Oxisoma:** partícula elemental ubicada sobre la membrana interna de las mitocondrias.
- Ritidoma:** conjunto de tejidos muertos que recubren el tronco y las ramas de un árbol.
- Selectivamente permeable:** membrana permeable al agua y a algunos solutos pero no a otros. También denominada membrana semipermeable.
- Senescente:** que envejece.
- Tapete:** tejido que rodea a los sacos polínicos en la antera.
- Transporte activo:** mecanismo específico de permeabilidad celular que implica consumo de energía.
- Turgencia:** una célula viva está turgente cuando a causa de la presión interna del protoplasma tiene la membrana plasmática tensa.

## Bibliografía

- Behnke, H.-D.** 1981. Sieve elements characters. *Nordic J.Bot.* 1: 381-400.
- Behnke, H.-D.** 1991. Distribution and evolution of forms and types of sieve element plastids in the Dicotyledons. *Aliso* 13:167-182
- Berg, L. R.** 1997. *Introductory Botany, Plants, People and The Environment.* Saunders College Publishing.
- Cavalier-Smith.** 1988. Eukaryote cell evolution. *Proc. XIV International Bot. Congress:* 203-223.
- De Robertis, E. M. F. (h.), J. Hib & R. Ponzio.** 1996. *Biología Celular y Molecular.* Ed. El Ateneo.
- Dyson, R. D.** 1977. *Principios de Biología Celular.* Fondo Educativo Interamericano, S. A.
- Esau, K.** 1982. *Anatomía de las plantas con semilla.* Editorial Hemisferio Sur.
- Franceschi, V. R. & H.T. Horner Jr.** 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Bot. Rev.* 46 (4): 361- 427.
- Leroy, F.** 1991. *Mikrokosmos. Einblicke in die Welt der Zellen.* Verlag Waldemar Kramer.
- Mauseth, J. D.** 1991. *Botany. An Introduction to Plant Biology.* Saunders College Publishing.
- Medvedev, S. S. & I. V. Markova.** 1998. The Cytoskeleton and Plant Polarity. *Russian J. Pl. Physiol.* 45(2): 154-164.
- Moore, R., W. Dennis Clark & K. R. Stern.** 1995. *Botany.* Wm. C. Brown Publishers.
- Nultsch, W.** 1966. *Botánica General.* Editorial Norma.
- Raven, P.H., R. F. Evert & S. E. Eichhorn.** 1992. *Biology of Plants,* 5th ed. Worth Publishers.
- Rost, T. L., M. G. Barbour, R. M. Thornton, T. E. Weier & C. R. Stocking.** 1979. *Botany. A Brief Introduction To Plant Biology.* John Wiley & Sons.
- Sheeler, P. & D. E. Bianchi.** 1980. *Cell Biology: Structure, Biochemistry, and Function.* John Wiley & Sons.
- Strasburger, E. y col.** 1994. *Tratado de Botánica.* 8ª ed. castellana. Ediciones Omega S.A.