

Morfología de Plantas Vasculares

Tema 14: ESTRUCTURAS GLANDULARES

En los animales se distingue entre excreción (eliminación de productos de desecho, que no participan más en el metabolismo) y secreción (producción de sustancias que pueden tomar parte en procesos metabólicos). En las plantas no se puede hacer una distinción entre ambos procesos, por lo que se usa el término secreción en sentido amplio. Secreción es la síntesis y liberación de sustancias tanto intracelular, cuando los productos quedan en el citoplasma o en la vacuola como extracelular, cuando los productos salen de la célula, al exterior o hacia espacios internos.

Todas las células vegetales cumplen actividades secretoras intrínsecas:

- la formación de la pared celular,
- el transporte de sustancias específicas desde el citoplasma a las vacuolas,
- la movilización intercelular de enzimas y hormonas, compuestos inorgánicos, etc.

Las estructuras secretoras varían con relación al tipo de sustancia secretada, y al tipo de secreción. Pueden agruparse en dos categorías:

A) las involucradas con las necesidades metabólicas de la planta, cuyas funciones son:

- producción de compuestos, por ejemplo celulosa y calosa
- eliminación de excedentes, como por ejemplo glándulas para eliminar exceso de sal, o de agua.
- acumulación de sustancias, por ejemplo sales minerales en forma de cristales.

B) las que facilitan la interacción de la planta con su ambiente, encargadas de:

- atracción de polinizadores, por ejemplo los nectarios,
- defensa contra animales herbívoros, como los pelos defensivos.

Las sustancias secretadas pueden ser:

- iones excedentes que a veces se eliminan como sales o se acumulan como cristales varios.
- polisacáridos: azúcares, mucílagos o sustancias de la pared celular.
- compuestos grasos
- enzimas, hormonas, alcaloides, taninos, terpenos, resinas, etc.

MECANISMO DE SECRECIÓN

Puede ser:

I. Secreción pasiva

Por difusión, si el producto a secretar tiene una concentración muy alta en el citoplasma.

II. Secreción activa

Que puede ser de tres tipos:

A. **Secreción holocrina:** El producto es liberado por la ruptura y desintegración de la célula, lisis celular. En este caso el contenido entero de la célula forma parte de la secreción.

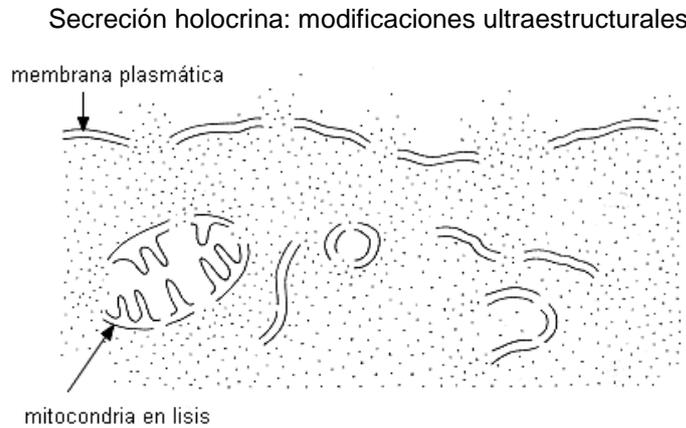


Imagen modificada de Mauseth, 1988

B. **Secreción granulocrina:** El producto secretado es acumulado en el interior de vesículas producidas por dictiosomas, RE o ambos. La acumulación en estas vesículas puede producirse por síntesis del producto en la vesícula, o por transporte del citoplasma al interior de la vesícula a través de bombas moleculares situadas en la membrana, con gasto de energía provista por el ATP. El producto es secretado por el movimiento de las vesículas hacia la membrana plasmática seguida de la fusión de ambas membranas, que produce la salida del contenido al exterior.

Secreción granulocrina: modificaciones ultraestructurales

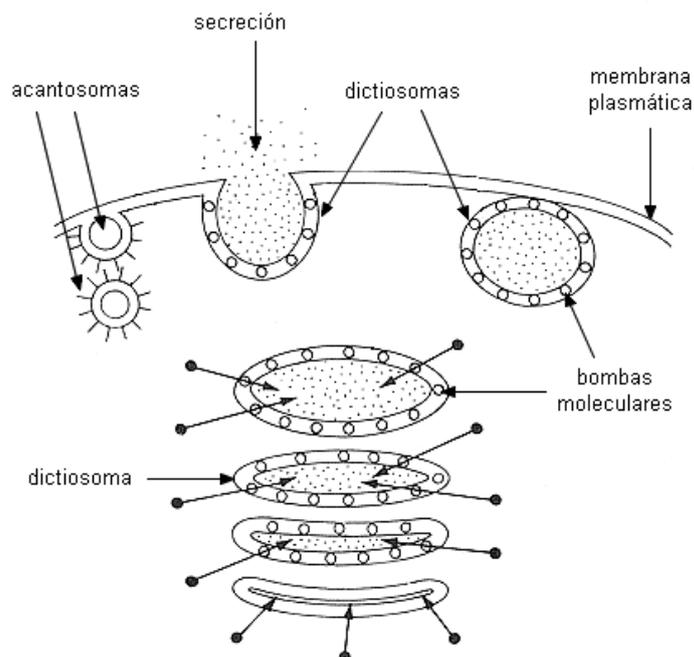


Imagen modificada de Mauseth, 1988

C. **Secreción ecrina:** el producto secretado pasa al exterior del citoplasma en forma de moléculas, por medio de bombas moleculares insertas en la membrana plasmática o en el tonoplasto. Estas bombas reconocen las moléculas a ser secretadas, se ligan a ellas, y las hacen cruzar la membrana plasmática o tonoplasto, por transporte activo, aún en contra de un gradiente de concentración. El ATP proporciona la energía necesaria.

Secreción ecrina: modificaciones ultraestructurales

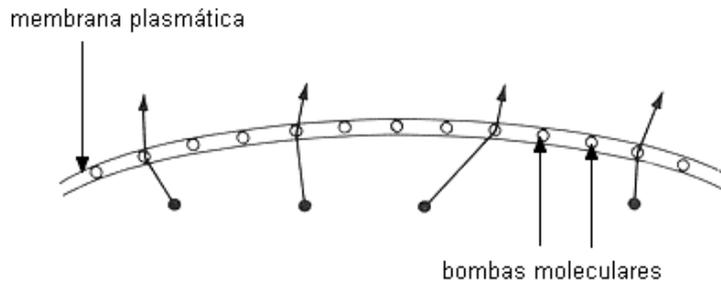


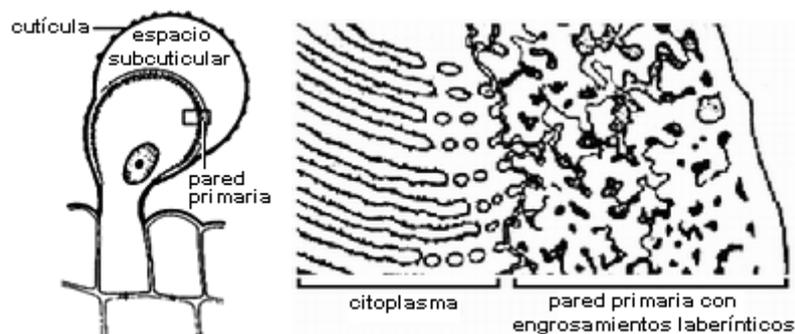
Imagen modificada de Mauseth, 1988

Fahn (1979) agrupa los dos tipos anteriores como **secreción merocrina**, caracterizada porque la célula secretora permanece viva durante la secreción.

MODIFICACIONES CELULARES

Para poder expulsar una gran cantidad de producto por vía ecrina resulta muy conveniente un aumento de superficie de las células glandulares. Por eso frecuentemente las células secretoras están diferenciadas en **células de transferencia**: la parte interna de la pared, comúnmente plana, presenta engrosamientos irregulares, que en corte tienen aspecto laberíntico. La membrana plasmática está adosada a la pared celular, de manera que su superficie está notablemente aumentada (más de 10 veces) por las excrecencias y en contacto estrecho con mayor proporción de citoplasma; presumiblemente presenta numerosas bombas moleculares que facilitan el transporte activo de sustancias.

Pelo nectarial de *Lonicera japonica* diferenciado en célula de transferencia y detalle ampliado.



Imágenes de Fahn 1979

Engrosamientos laberínticos de la pared primaria en corte,
con MET y en vista superficial con MEB

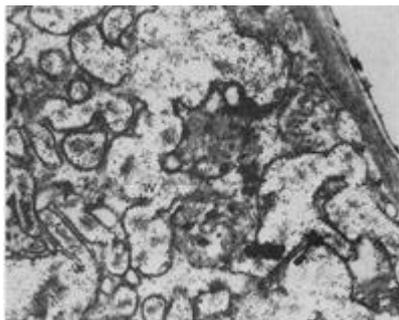


Imagen de Heslop-Harrison 1976

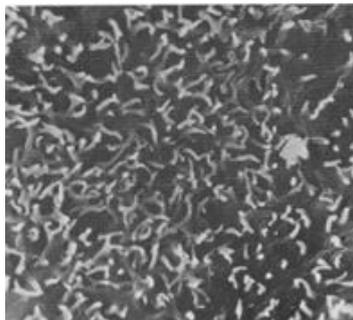


Imagen de Cutter, 1986

Esta modificación aparece también cuando a través de una pared son absorbidas grandes cantidades de productos, por ejemplo en las células parenquimáticas de los tejidos conductores, en las células epidérmicas de plantas sumergidas (*Elodea*), en los haustorios de plantas parásitas, células embrionales y células que suministran material como las células del tapete o las células del parénquima floemático.

Localización de las células de transferencia

Corte transversal de hoja (MO) y células de transferencia del floema (MET)

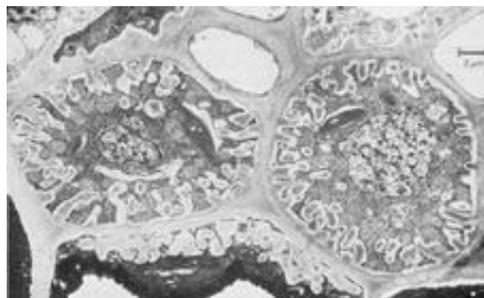
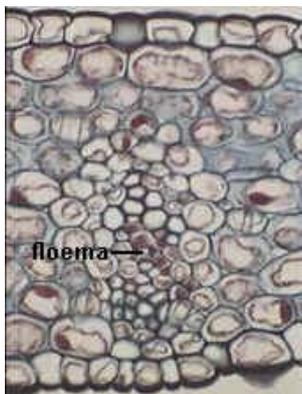
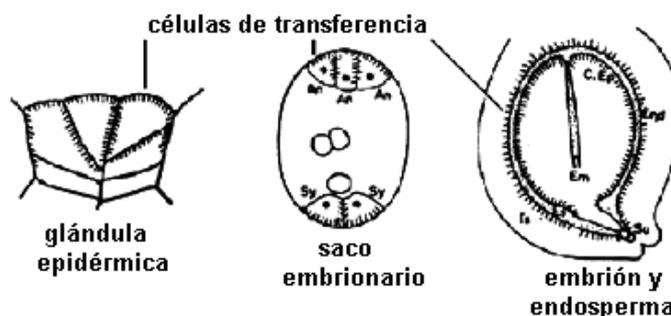


Imagen de Esau, 1982



Esquemas de Cutter, 1986

Como complemento, en muchas estructuras secretoras las células basales presentan paredes laterales con engrosamientos de la pared semejantes a los de la Banda de Caspary, impregnados de cutina y suberina. Estas **células de tipo endodérmico** pueden forzar a las soluciones

secretadas a moverse hacia afuera a través de las paredes no impermeabilizadas, impidiendo al mismo tiempo el reflujo de la solución secretada por vía apoplástica.

Célula de tipo endodérmico en pelo glandular de *Osmanthus*

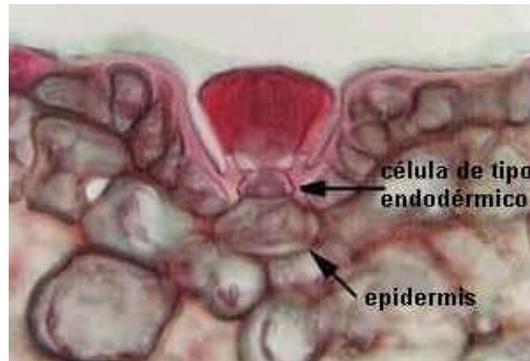


Imagen de <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/>

ESTRUCTURAS SECRETORAS INTERNAS

CELULAS SECRETORAS

La secreción puede ser realizada por células únicas o por grupos de células. Los **idioblastos secretores** son ejemplos de **secreción intracelular**. Contienen diversas sustancias: bálsamos, aceites, taninos, mucílagos, gomas y cristales. Su forma puede ser muy variable, desde isodiamétrica, alargada a ramificada. Se clasifican generalmente por su contenido, pero muchas veces éste es una mezcla de sustancias, o no ha sido estudiado químicamente. Se encuentran en todas las partes de la planta, vegetativas y reproductivas. Tienen importancia taxonómica por su valor diagnóstico.

Las **células oleíferas** están entre las más comunes, son frecuentes en Rutaceae. El aroma característico de la canela, *Cinnamomum zeylanicum* (Lauraceae), se debe a los aceites esenciales contenidos en células oleíferas de la corteza. El jengibre, *Zingiber officinale* (Zingiberaceae) presenta células oleoresinosas en el rizoma.

Células oleíferas en *Cinnamomum zeylanicum* (canela)



Corte transversal de hoja

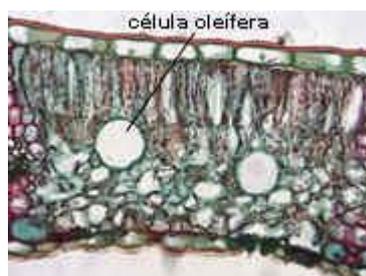


Imagen de www.cas.muohio.edu/



Imagen de <http://hort.purdue.edu>

En el endosperma de *Ricinus* y en los cotiledones del maní, *Arachis hypogaea*, las células oleíferas están distribuidas en todo el tejido.

Fruto y semillas de maní
en el fruto abierto



Embrión de maní sin
uno de los cotiledones



Aparentemente el RE liso participa en la secreción de los aceites. En algunos casos la acumulación de secreciones lipídicas se produce en los tilacoides de los plástidos, luego aparece como gotas en el citoplasma y finalmente la célula degenera, como sucede cuando la secreción es holocrina.

Células mucilaginosas. El mucílago se caracteriza por su elevado contenido en polisacáridos y su capacidad de absorber y retener agua. Las Cactaceae, plantas suculentas, tienen células mucilaginosas. La secreción es granulocrina a través de la membrana plasmática, y el mucílago se acumula debajo de la pared celular. Por último, el protoplasto degenera, dejando sólo mucílago.

Célula mucilaginosa en *Acanthocereus columbianus*



Imagen de <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/>

Células taníferas. Los taninos se acumulan en la vacuola. En Sterculiaceae hay células taníferas en médula y floema, en *Sambucus* en la médula, en Turneraceae en la epidermis. Probablemente la secreción es ecrina.

Célula tanífera en transcorte de hoja de *Hydrocotyle* (MO) Célula tanífera de *Mimosa* (MET)

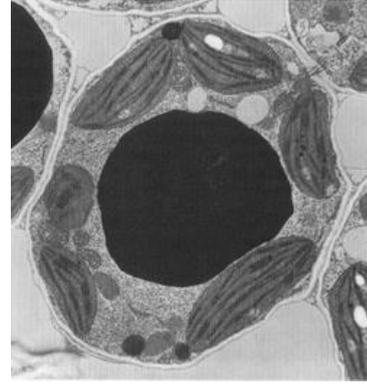
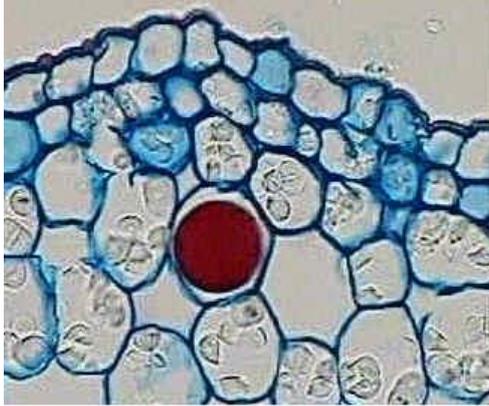


Imagen tomada de Raven 1999

CAVIDADES SECRETORAS

Los espacios secretores pueden encontrarse en cualquier lugar de la planta y las secreciones son variadas: terpenos volátiles en Mirtaceae, Umbelliferae; bálsamos y resinas en Coniferae; gomas o mucílagos en Sterculiaceae y Malvaceae.

Cavidad lisígena en transcorte de tallo de *Gossypium*, algodón (MO)



<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/>

Dibujo de cavidades lisígenas en *Mangifera indica* (mango)

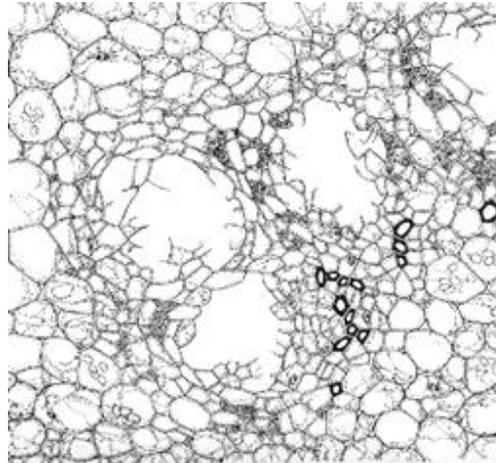


Imagen de Venning, 1948

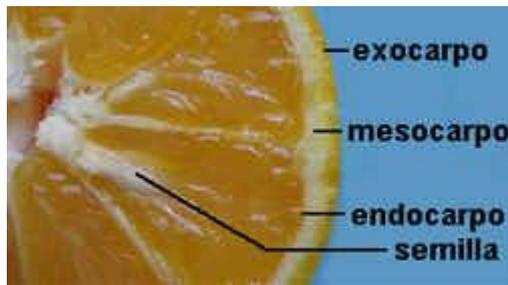
Pueden presentarse como cavidades más o menos esféricas o como canales o conductos. Su origen es esquizógeno o lisígeno, a veces mixto.

Los espacios **lisígenos** se forman por lisis de células enteras (holocrina), y quedan rodeados de células más o menos desintegradas. Las secreciones se originan en las células antes de que éstas se desintegren. La lisis comienza en unas cuantas células y luego se extiende a las vecinas. Estos espacios pueden formarse como respuesta a lesiones.

En el exocarpo de *Citrus* hay cavidades lisígenas, se pueden ver a simple vista como pequeñas masas translúcidas.

Cavidades lisígenas en *Citrus* (Rutaceae)

Fruto en corte



Corte transversal del exocarpo con cavidades lisígenas (MO)

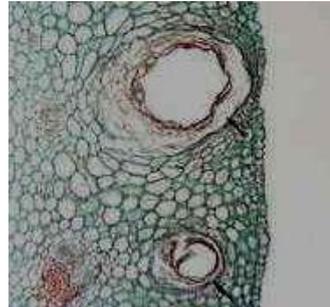
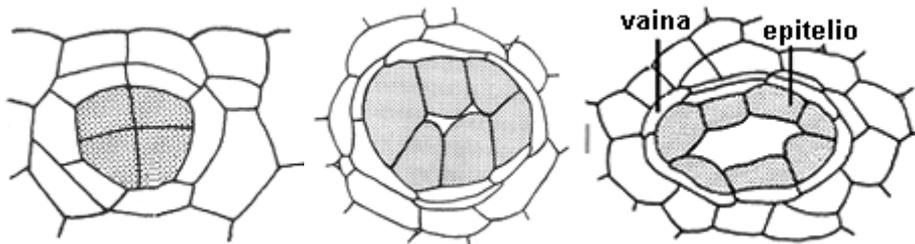


Imagen de www.sbs.utexas.edu/mauseth/

En los espacios o cavidades **esquizógenos** la cavidad se forma gracias a que las células se separan por disolución de la laminilla media y por dilatación de los espacios intercelulares. Las células que limitan los espacios se diferencian formando el epitelio secretor. La secreción es merocrina.

Ontogenia de una cavidad esquizógena



Imágenes de Esau, 1982

Eucalyptus tiene cavidades esquizógenas, de origen epidérmico, que contienen aceites. En las piezas florales de *Eugenia caryophyllata* hay cavidades esquizo-lisígenas que contienen un aceite esencial, llamado eugenol o aceite de clavo; los botones florales se cosechan, se secan y se comercializan con el nombre de "clavo de olor", se utilizan como aromatizante y saborizante.

Eugenia caryophyllata, "clavo de olor", rama y botones florales



imagen de www.larosaleda.com.mx

Canales o conductos secretores.

Son espacios alargados, tubuliformes y orientados en el sentido del eje del órgano. Pueden anastomosarse formando sistemas bidimensionales.

CANALES ESQUIZÓGENOS

En *Artemisia* (Compositae), se encuentran canales esquizógenos rodeados por células epiteliales de citoplasma denso, que se colorea intensamente, indicando su actividad secretora. En las Coniferae los conductos resiníferos son esquizógenos, pueden ser naturales o traumáticos, lo que se aprovecha para su explotación industrial. En *Pinus* el canal está rodeado por una capa de **células epiteliales** que están diferenciadas en células de transferencia; por fuera de estas células hay una o más capas de células con paredes relativamente gruesas y no lignificadas, ricas en sustancias pécticas, las **células de la vaina**. Entre éstas hay células muertas, con cristales, con suberina en su pared.

Canales esquizógenos en *Artemisia*, a la izquierda uno incipiente, a la derecha uno ya formado Canal resinífero esquizógeno en transcorte de hoja de pino

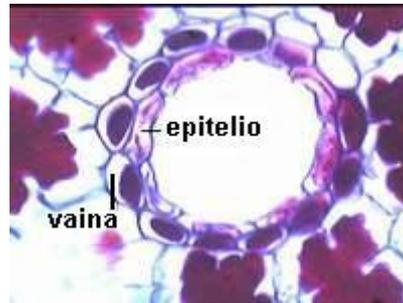
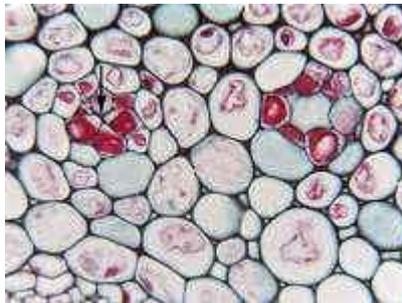


Imagen de <http://www.sbs.utexas.edu/mauseh/wlab/>

En el cuerpo primario de la planta de *Pinus* hay una marcada correlación entre los sistemas vascular y resinífero, estando ambos relacionados a su vez con la filotaxis. En la raíz de *Pinus* hay tantos conductos como polos de xilema. En el tallo secundario hay dos tipos de conductos: verticales y horizontales. Los verticales están en el sistema vertical del xilema y los horizontales en los radios medulares, de manera que se interconectan. Se originan en las células del cámbium: a partir de una célula se forma una roseta, y en medio de ella se forma la cavidad. La secreción de la resina se produce en el RE, es merocrina.

Para fines industriales la resina se obtiene sangrando los árboles. Mediante destilación proporciona aceite o espíritu de trementina y la colofonia, usadas en la fabricación de pinturas y barnices y como disolventes.

Extracción de resina por sangrado de los troncos en una plantación de pinos



Muchas plantas tienen canales resiníferos, pero sólo unas pocas tienen importancia comercial. El incienso es una resina suave producida por especies del género *Boswellia* (Burseraceae).

LATICÍFEROS

Son las estructuras que secretan el látex, jugo espeso, cremoso, de aspecto lechoso generalmente como en *Euphorbia*. Su nombre viene del latín "lac" que significa leche. También puede ser transparente como en *Allium*, amarillo como en *Argemone* o anaranjado.

La secreción es intracelular. La naturaleza del látex es muy variada, la matriz acuosa puede contener carbohidratos, ácidos, sales, alcaloides, lípidos, taninos, mucílagos, gomas, proteínas, vitaminas, granos de almidón, cristales, etc.

La función de los laticíferos no está aclarada, podría ser un sistema interno de excreción, o de defensa.

Hay laticíferos en un género de Pteridofitas: *Regnellidium* y en unas 12.500 especies de 900 géneros de eudicotiledóneas y monocotiledóneas. Son característicos de varias familias: Asclepiadaceae, Apocynaceae, Caricaceae, Euphorbiaceae, Papaveraceae.

Regnellidium diphyllum,
Pteridofita



Oxypetalum macrolepis,
Asclepiadaceae



Rhabdadenia ragonesei,
Apocynaceae



Carica papaya, Caricaceae



Euphorbia selloi,
Euphorbiaceae



Papaver somniferum,
Papaveraceae



Pueden estar asociados con el floema, o estar esparcidos en todos los tejidos de la planta.

Distribución de laticíferos en transcorte de tallo

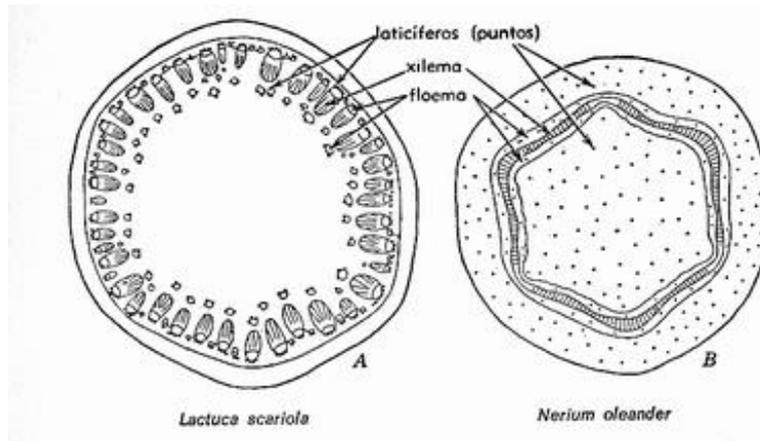


Imagen de Esau, 1972

CLASIFICACION

Son un grupo muy heterogéneo, no solo desde el punto de vista metabólico, sino también desde el punto de vista de su anatomía y ontogenia. Se clasifican en dos tipos: los que están hechos de una sola célula: **no articulados**, y los que están formados por muchas células: **articulados**.

LATICÍFEROS NO ARTICULADOS

Típicamente se trata de células extraordinariamente largas, extendidas desde la raíz hasta las hojas, generalmente en tejidos parenquimáticos, aunque pueden atravesar leño y floema. En *Ficus* pueden llegar hasta la cutícula.

Sus paredes son celulósicas, con hemicelulosas y sustancias pécticas. Frecuentemente son multinucleadas, y mantienen metabolismo activo en tanto los tejidos que las rodean permanezcan vivos. El citoplasma forma una delgada capa parietal, que puede contener granos de almidón de diversas formas. Necesitan permanecer vivas para poder crecer e invadir nuevos tejidos. El látex está en una gran vacuola central o en varias; la secreción es **ecrina**.

En algunas especies los laticíferos son **no ramificados**: *Cannabis* (Cannabaceae), *Urtica* (Urticaceae), *Vinca* (Apocynaceae). El ápice de las células llega hasta la vecindad de los meristemas, y continuamente invade los tejidos recién formados, por crecimiento intrusivo. Generalmente no presentan comunicaciones intercelulares. Una vez instaladas en los tejidos, su crecimiento es simplástico con el resto de las células.

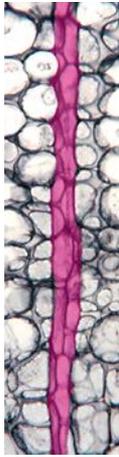
En otras especies los laticíferos **son ramificados**, formando una extensa red: Asclepiadaceae, *Ficus* (Moraceae), *Nerium* (Apocynaceae), *Euphorbia* y *Jatropha* (Euphorbiaceae). En *Asclepias syriaca* y *Nerium oleander* se comprobó que los laticíferos contienen pectinasa; se cree que esta enzima es excretada en los ápices de la célula, para ablandar la laminilla media en los tejidos que serán invadidos.

Las células iniciales de estos laticíferos se pueden ver ya en el embrión: *Cryptostegia*, *Nerium oleander*, *Euphorbia*. En algunas plantas se forman nuevas células iniciales en tejidos nuevos, así una planta adulta tendrá más laticíferos que una plántula.

LATICÍFEROS NO ARTICULADOS

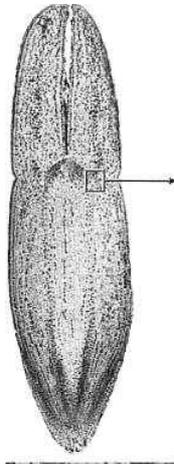
Laticíferos no articulados-ramificados en *Euphorbia*

Lat. no articulado - no ramificado en *Euphorbia tirucalli*



mauseth/weblab

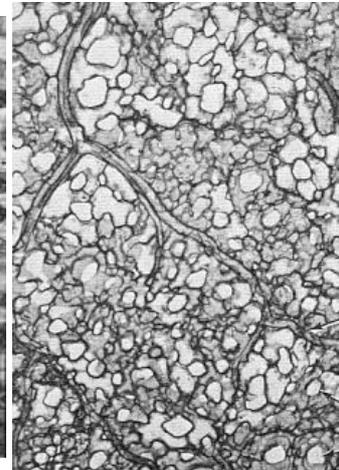
Embrión



Célula inicial



Laticíferos ramificados en corte paradermal de hoja



Imágenes de Esau, 1982

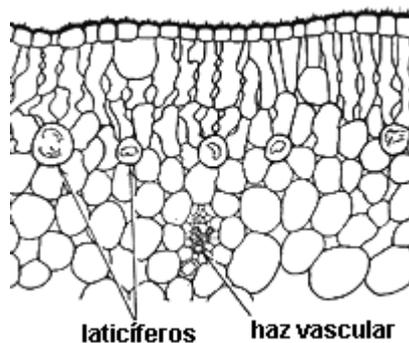
LATICÍFEROS ARTICULADOS

Son muy diferentes en su desarrollo y estructura: son cadenas de células laticíferas, conectadas entre sí. En *Allium* cada célula se conecta con las vecinas por plasmodesmos, en otros casos como en *Musa* hay verdaderas perforaciones en la pared común, de manera que el laticífero maduro se parece a un vaso del xilema. Cuando la pared terminal está completamente ocupada por la perforación se pueden confundir con laticíferos no articulados. En muchos laticíferos articulados, el protoplasma degenera en el estadio final del desarrollo, o sea que la secreción es **holocrina**.

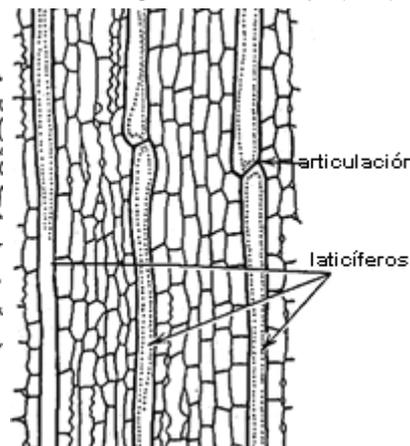
Laticíferos articulados-no anastomosados en *Allium*

Transcorte de hoja (MO)

Corte longitudinal de hoja (MO)



laticíferos haz vascular



articulación

laticíferos

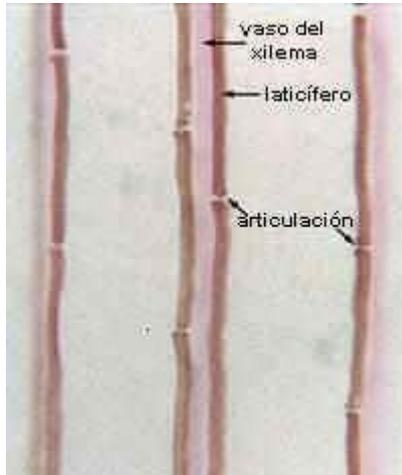
Imágenes modificadas de Esau, 1972

En algunas especies, los laticíferos son **articulados no anastomosados**, como en *Allium* (Liliaceae), *Musa* (Musaceae), *Manilkara zapota* (Sapotaceae), *Ipomoea* (Convolvulaceae). Su desarrollo tiene lugar por la continua desdiferenciación de células parenquimáticas en células laticíferas en los extremos. A medida que las nuevas células se diferencian en laticíferas se forman las perforaciones con las células más viejas. Primero, la pared transversal primaria

engruesa y se hincha, luego se disuelve la laminilla media, y por último se establece una verdadera perforación que comunica el citoplasma de las dos células vecinas.

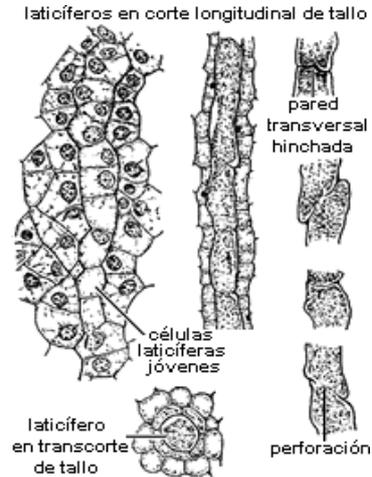
Laticíferos articulados-no anastomosados

Corte longitudinal de tallo de *Musa*, bananero



<http://www.sbs.utexas.edu/mauseh/>

Desarrollo de los laticíferos de *Manilkara zapota*, chicle



Esau, 1972

Extracción del látex de *Manilkara zapota*, chicle

Del látex de *Achras zapota* (árbol oriundo de Centroamérica) se extrae la goma de mascar, el chicle; el látex se extrae por incisiones en zig-zag sobre el tronco hasta una altura de 10 metros. Luego se hierva y se moldea en bloques para su exportación.

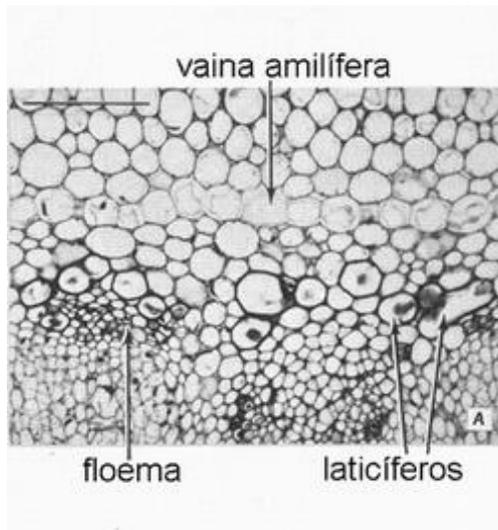


En otras especies los laticíferos son **articulados anastomosados**, porque los laticíferos se funden entre sí, formando una red tridimensional que atraviesa la planta entera: *Argemone*, *Papaver* (Papaveraceae), *Carica* (Caricaceae), *Cichorium*, *Lactuca*, *Taraxacum kok-saghyz* (Compositae), *Hevea*, *Manihot* (Euphorbiaceae). La fusión entre laticíferos vecinos ocurre también por diferenciación de células parenquimáticas en laticíferas, formando un puente.

Laticíferos articulados-anastomosados en *Lactuca scariola*, lechuga

Porción de transcorte de tallo

Corte longitudinal mostrando las anastomosis



Imágenes de Esau, 1982

En especies de *Jathropa* se han hallado los dos tipos de laticíferos articulados en la misma planta.

En *Papaver somniferum*, la amapola del opio, los laticíferos son muy desarrollados y abundantes en la cápsula. El látex es la fuente de opio y heroína. Su citoplasma contiene numerosas vesículas del RE que contienen morfina. Para cosechar el látex, se realizan incisiones transversales para drenar el látex, y cuándo éste se coagula y se seca, se raspa la superficie de la cápsula para recogerlo.

Papaver somniferum, amapola del opio

Flores y frutos

Drenado del látex

Cosecha de látex seco



www.waynesword.palomar.edu/

Imagen de www.rawa.org

En *Hevea brasiliensis* el árbol del cual se extrae el caucho, los más importantes están en floema y corteza. La extracción se realiza por sangrado con un cuchillo llamado "Jebong". Se hacen cortes oblicuos, en un ángulo de más o menos 30°, de izquierda a derecha.

El caucho está presente en el citoplasma, en glóbulos complejos llamados **lutoides**, de 1-5 μ de diámetro y rodeados por una membrana. Constituye hasta un 30% del látex de *Hevea*.

Diagrama tridimensional de un sector de corteza de *Hevea brasiliensis*, mostrando la ubicación de los laticíferos en cortes transversal, radial y tangencial

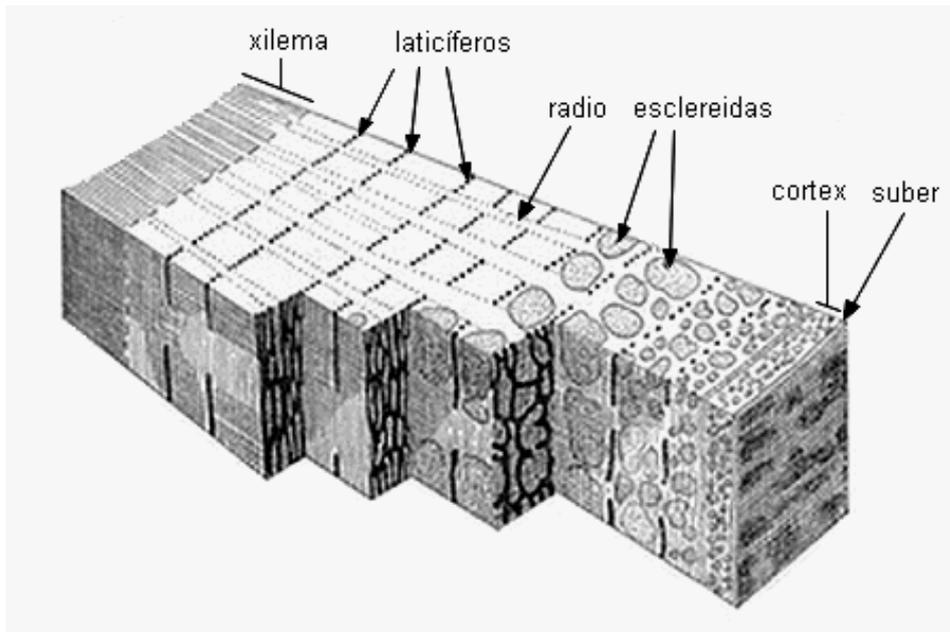


Imagen de Esau, 1972

Sangrado de árboles de *Hevea brasiliensis* para extraer el látex



Tubo laticífero de *Hevea* en corte (MET)

F: partículas fibrilares. **K:** lutoides.
M: mitocondria **P:** partículas de función desconocida. **W:** pared celular

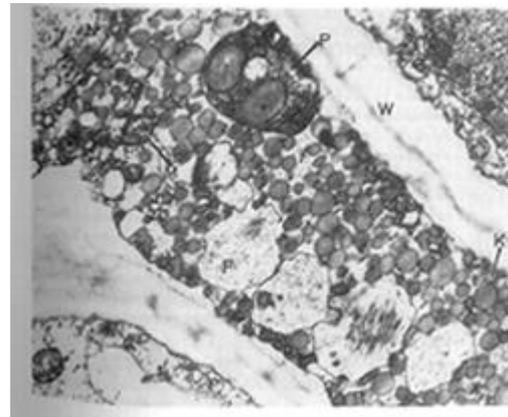


Imagen de Strasburger 1994

ESTRUCTURAS SECRETORAS EXTERNAS

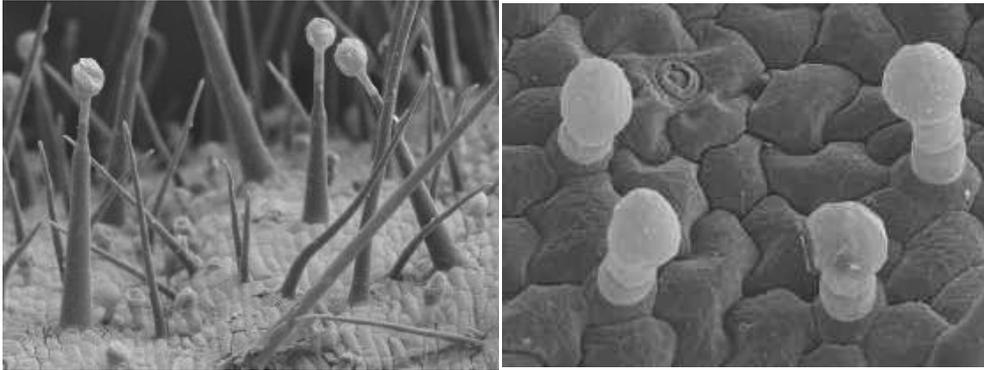
TRICOMAS GLANDULARES Y GLÁNDULAS

Los tricomas glandulares generalmente presentan una cabeza uni o pluricelular. El producto secretado frecuentemente se aloja entre la pared externa de la célula y la cutícula, que se levanta y al fin se rompe. Puede regenerarse y volver a repetirse la acumulación, o el tricoma degenera después de una sola excreción. En algunos casos no hay separación de cutícula.

Hoja de *Pelargonium hortorum*, malvón (MEB)

Tricomas glandulares y simples, x 250

Epidermis con tricomas glandulares
x 900



Las hojas y flores de *Cannabis sativa*, el cáñamo, están cubiertas de tricomas glandulares en cuya secreción se encuentran varios alcaloides con efectos alucinógenos. Las hojas secas y molidas constituyen la "marihuana". El compuesto más importante es el tetrahidrocannabinol.

Cannabis sativa, planta y tricomas glandulares



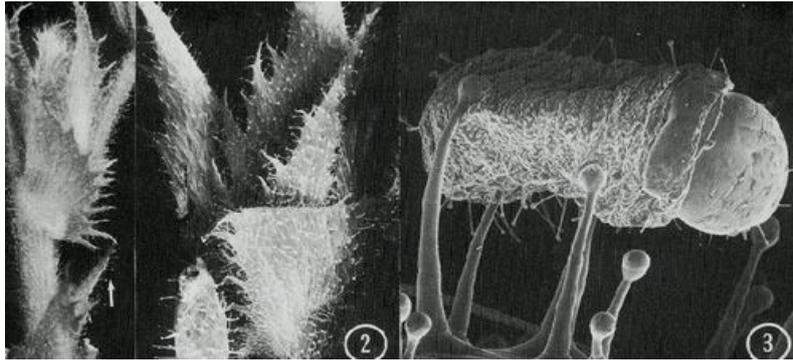
Imagen: www.agron.iastate.edu/

En los estambres y en los carpelos de *Bauhinia* hay pelos glandulares de forma navicular y con un pie, descritos como inflados o huecos, presentan una cabeza voluminosa formada por una capa de células alrededor de un saco central (cavidad intercelular) donde se acumula la secreción. Son semejantes a los pelos descritos como "pearl glands" (Tucker, 1984)

PELOS DEFENSIVOS

La epidermis de las hojas y las estípulas de *Medicago scutellata* presenta pelos secretores capitados, largamente estipitados, que defienden la planta contra las larvas del gorgojo de la alfalfa: *Hypera postica*. La secreción es ecrina, lipofílica, se acumula debajo de la cutícula y en contacto con las larvas se exuda como fluido pegajoso, inmovilizándolas.

Pelos glandulares defensivos de *Medicago scutellata* - larva del gorgojo de la alfalfa



Imágenes de Kreitner & Sorensen 1983

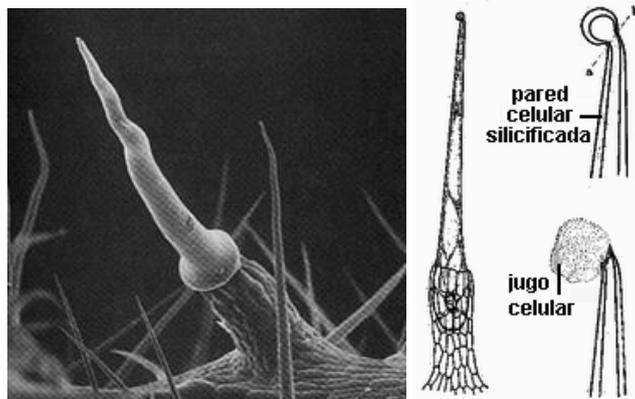
En especies silvestres de papa hay tricomas defensivos que atrapan áfidos. Con la ingeniería genética se está tratando de incorporar este carácter a las papas cultivadas.

La resistencia de *Passiflora adenopoda* a las larvas de mariposas *Heliconius* se debe a sus tricomas uncinados: las larvas al desplazarse quedan empaladas en ellos.

PELOS URTICANTES

Los pelos urticantes (o emergencias) caracterizan a cuatro familias de eudicotiledóneas: Urticaceae, Euphorbiaceae, Loasaceae, Hydrophyllaceae. Sirven como mecanismos de defensa porque almacenan toxinas en su vacuola central. El líquido irritante puede contener acetilcolina, histamina, y otros compuestos. Son células epidérmicas (subepidérmicas en *Dalechampia* y *Tragia*), muy largas, afiladas, la base inserta en una emergencia en forma de copa pluricelular, en la que participa el parénquima subepidérmico. El cuerpo del pelo está calcificado, la cabezuela silicificada está inserta oblicuamente y a esa altura la pared no está engrosada. Al tocar la cabeza, se rompe el cuello siguiendo una línea oblicua, y el cuerpo se convierte en una aguja hipodérmica, que inyecta el jugo celular conteniendo ácido fórmico.

Pelos urticantes (emergencias) en *Urtica dioica*, ortiga



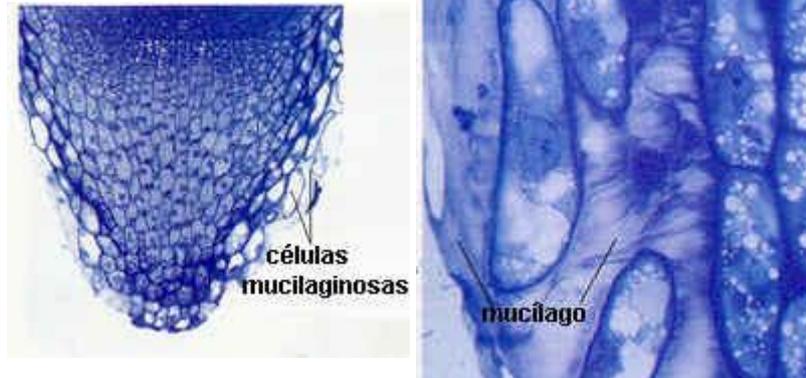
Imágenes de Moore (1995) y Strasburger (1994)

La secreción es **ecrina**, se sintetiza en el RE rugoso y se acumula en vesículas que se reúnen en una vacuola. Los dictiosomas participan en el depósito de la sílice en la pared.

CÉLULAS SECRETORAS DE MUCÍLAGO

En todas las células productoras de mucílago, su síntesis y transporte es muy similar: células con núcleo grande, citoplasma denso, numerosos dictiosomas, en cuya periferia se forman las vesículas que contienen mucílagos. La secreción es **granulocrina**.

Células exteriores de la caliptra, productoras de mucílago



Imágenes de Moore 1995

Muchas semillas, las de lino por ejemplo, tienen una capa de células mucilaginosas en la superficie que al absorber agua se hinchan formando una envoltura húmeda que facilita la germinación.

Las células de la caliptra segregan mucílago, que envuelve el ápice de la raíz en crecimiento, lubricando el suelo. En las raíces, el mucílago debe salir al exterior para ser un lubricante efectivo; atraviesa la pared celular, al tiempo que se disuelve la laminilla media entre las células secretoras. La cantidad de mucílago segregada puede ser tan grande que forma como una gota que rodea el ápice de la raíz.

GLÁNDULAS SALINAS

Se encuentran en halófitas, plantas que viven en suelos salinos. Desempeñan un papel fundamental en el metabolismo de la sal.

Atriplex (Chenopodiaceae) es una planta frecuente en los terrenos salinos del país. La epidermis está cubierta de pelos vesiculosos en los cuales se acumulan las sales que absorben del suelo en exceso. Las sales se cargan en la vacuola, en forma activa, con gasto energético, Cuando la célula colapsa, el contenido líquido de la vacuola se evapora, y las sales forman una capa pulverulenta sobre la planta. La secreción probablemente es ecrina.

Pelos vesiculosos de *Atriplex*, foto MEB y esquema

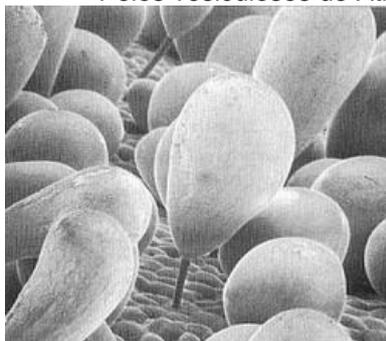


Imagen de Raven 2003

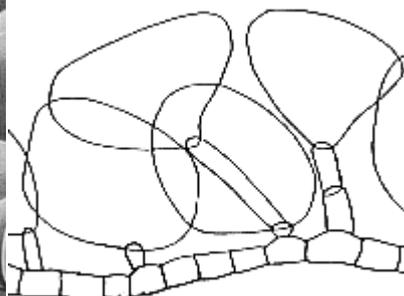


Imagen de Fahn 1990

Tamarix aphylla, el tamarisco, es un arbolito muy cultivado para fijar dunas cerca del mar. La epidermis presenta glándulas salinas pluricelulares. En la parte inferior hay dos células colectoras grandes, conectadas con las células vecinas por numerosos plasmodesmos. Presentan sus paredes laterales muy engrosadas, impermeables, fuertemente cutinizadas, que actúan como barreras apoplásticas para prevenir el reingreso de los líquidos secretados. Las células secretoras son seis células de transferencia, con citoplasma denso y paredes laberínticas. La excreción de la sal aparentemente es granulocrina, se observan muchas vesículas pequeñas cerca de la membrana plasmática; la solución sale al exterior a través de poros cuticulares.

Glándulas salinas pluricelulares en *Tamarix aphylla*
Epidermis, la flecha señala una glándula (MEB) Esquema de una glándula en transcurso de hoja

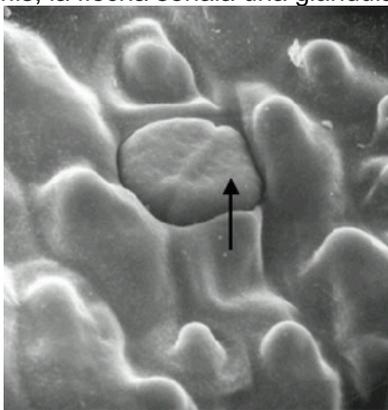
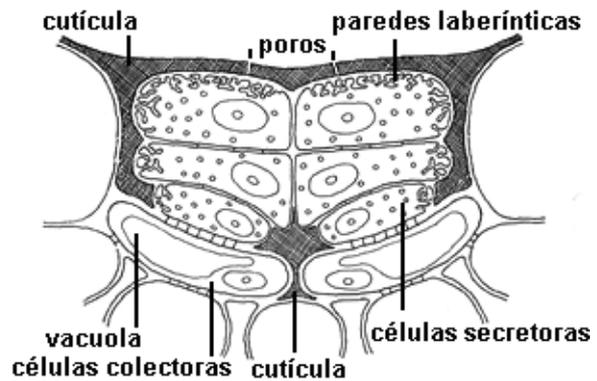


imagen de www.botgard.ucla.edu/



Esquema de Esau 1982

COLÉTERES

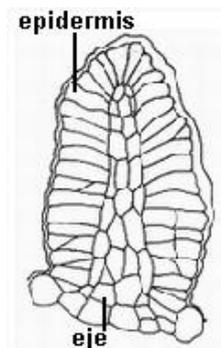
Son tricomas o emergencias que secretan sustancias pegajosas, consisten de un cuerpo multicelular y un pie que puede faltar. En el cuerpo hay un eje de células cilíndricas, y una epidermis donde las células, en corte, se disponen en forma radial.

Las sustancias secretadas, generalmente una mezcla de terpenos y mucílagos, salen al exterior por ruptura de la cutícula. Se encuentran frecuentemente en las pérulas: *Syringa*, *Rosa*, *Aesculus*, *Coffea* pero pueden estar en otros órganos, como por ejemplo en los márgenes foliares, en las estípulas, en la axila de las hojas, en los pedúnculos o pedicelos florales, etc. La secreción podría ser merocrina.

Coléteres en *Turnera*



Imágenes de Gonzalez, 1998

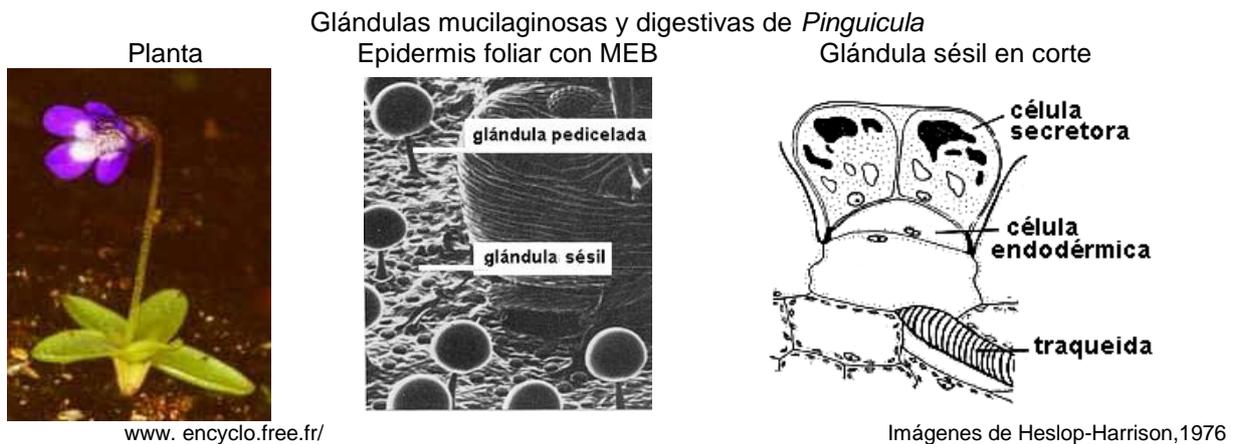


GLÁNDULAS DIGESTIVAS DE PLANTAS CARNÍVORAS

En *Drosera* las glándulas digestivas son complejas. La cabeza está recubierta por una cutícula provista de numerosos poros; las capas más externas son células secretoras con paredes laberínticas; la capa subyacente está formada por células de tipo endodérmico, con

engrosamientos radiales impermeables. El centro está ocupado por traqueidas rodeadas por una capa de células de transferencia. Las células secretoras son muy complejas en su funcionamiento porque además de secretar enzimas digestivas absorben los nutrientes digeridos.

Pinguicula (Lentibulariaceae) es una planta carnívora, sus hojas capturan pequeños insectos, que luego digiere. Vive en ambientes donde el nitrógeno es escaso, y suple su falta con el nitrógeno de las proteínas de los insectos. En la epidermis presenta dos tipos de glándulas capitadas: las pediceladas, que segregan el mucílago que adhiere las víctimas, y las sésiles que secretan las enzimas proteolíticas. Ambos tipos tienen en la base de la cabeza una "célula endodérmica", y las células secretoras son células de transferencia. Cuando un insecto es atrapado las glándulas sésiles son estimuladas, su secreción comienza y el fluido, con propiedades detergentes humedece el exoesqueleto del insecto. La digestión comienza en unas dos horas, y los productos son absorbidos por las mismas glándulas sésiles.



NECTARIOS

Los nectarios son glándulas que secretan una solución azucarada llamada **néctar** que atrae insectos, pájaros y otros animales. Los azúcares más comunes son sucrosa, glucosa y fructosa, pero otros azúcares simples y polisacáridos como maltosa y melobiosa también son frecuentes. El néctar puede tener aminoácidos y otros ácidos, así como otros compuestos orgánicos.

Se clasifican en **no estructurales**, cuando el néctar es secretado por un tejido sin caracteres diferenciales (*Cattleya*) y **estructurales**, cuando hay un tejido nectarífero con características propias, que puede ser epidermis o parénquima modificado.

Los nectarios pueden estar formados simplemente por tricomas nectaríferos, o pueden estar constituidos por tejido epidérmico o parenquimático diferenciado en tejido secretor, y pueden estar o no vascularizados. Cuando el tejido nectarífero es epidérmico, la salida del néctar ocurre a través de la cutícula. Frecuentemente las células secretoras están diferenciadas en células de transferencia. Cuando la secreción del néctar ocurre en el tejido parenquimático, la salida del néctar al exterior se puede operar a través de estomas no funcionales, como sucede en el nectario situado en el espón de la flor del "taco de reina", *Tropaeolum majus*.

Abutilon pictum,
tricomos nectaríferos de la cara
interna del cáliz (MEB)

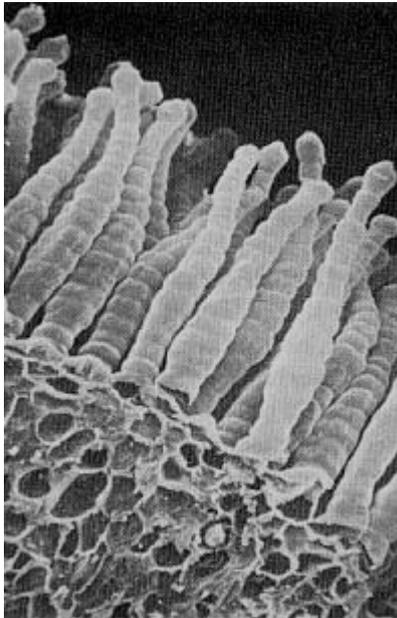
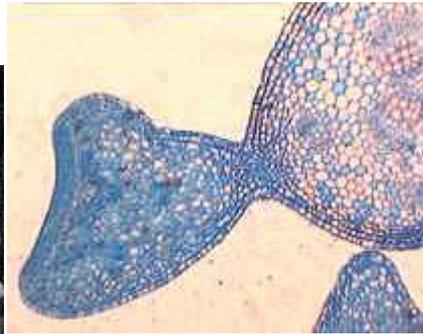


Imagen de Fahn 1990

Passiflora, transcorte de
nectario peciolar



Passiflora: epidermis nectarífera



Tropaeolum majus,
"taco de reina", planta y estoma
nectarífero (MEB)



Imagen de www.funet.fi/



Imagen de Fahn 1990

Los pelos nectariales en *Lonicera japonica* se encuentra en la cara interna del tubo de la corola. Son unicelulares: la porción basal es angosta, forma el pie. La porción apical o cabeza, es la responsable de la secreción. Es globosa, y desarrolla paredes laberínticas, convirtiéndose en una célula de transferencia. La cutícula se separa creando un espacio donde se acumula el néctar por fuera de la pared celular. El retículo endoplasmático rugoso (RER) y las mitocondrias abundan. La secreción es **granulocrina**, las vesículas del RE se funden con la membrana plasmática liberando su contenido al exterior.

Se cree que el material lipídico (engrosamientos de cutina y/o suberina) que se encuentra en las paredes anticlinales de la célula basal de los tricomas nectaríferos restringe el reflujo apoplástico de una manera similar a la Banda de Caspary de la endodermis. Por esta razón dichas células se denominan "células de tipo endodérmico" o "células endodérmicas".

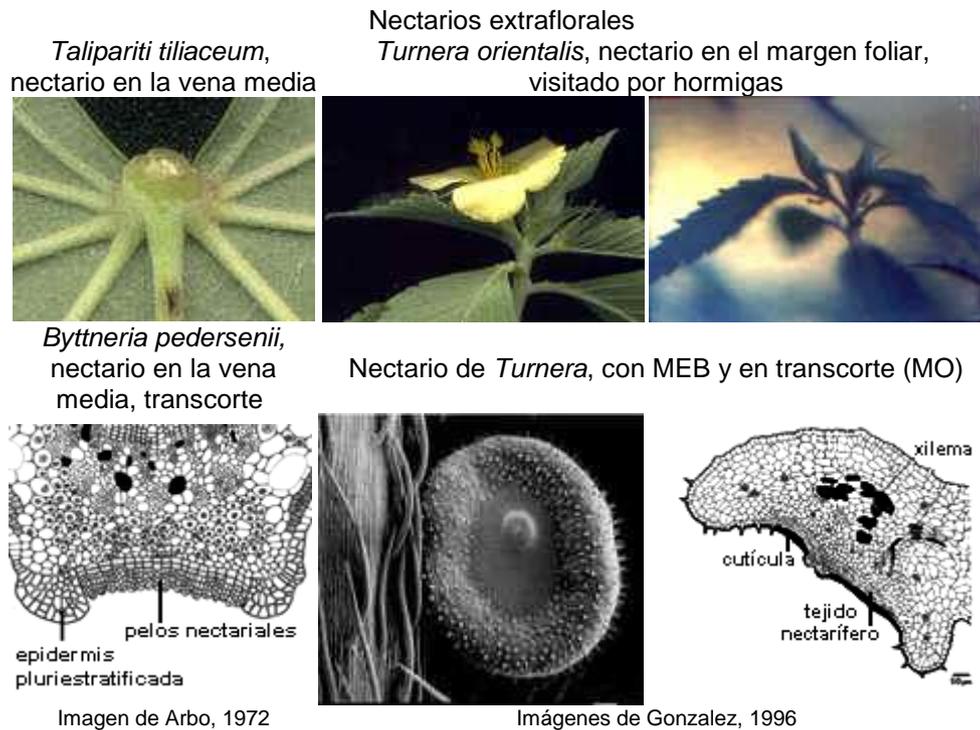
Los nectarios se subdividen según su posición en la planta en:

A) **EXTRAFLORALES:**

Pueden estar en el margen de las hojas (*Prunus*); en las estípulas, *Vicia fava*; sobre la vena media como en *Ipomoea* (Convolvulaceae), *Talipariti* (Malvaceae), *Byttneria* (Sterculiaceae), o en los tallos florales como en *Helicteres* (Sterculiaceae).

Estos nectarios a menudo atraen animales que defienden la planta. Por ejemplo los nectarios de *Costus* atraen hormigas que consumen néctar y defienden la planta de insectos herbívoros. Las plantas de *Costus* sin hormigas son rápidamente devastadas por larvas de moscas, y producen solo un tercio de las semillas que las plantas protegidas por hormigas.

En las Turneraceae los nectarios extraflorales que están ubicados en la unión del pecíolo y la lámina atraen hormigas que dispersan las semillas. Los nectarios están invadidos por un hacesillo vascular, y el tejido nectarífero es la epidermis pluriestratificada



B) FLORALES:

Los nectarios florales se encuentran en plantas polinizadas por insectos, pájaros y murciélagos. La función del néctar es atraer a los polinizadores. Los nectarios pueden ser no estructurales, como los que se hallan en los pétalos de *Cattleya percivaliana*. Los estructurales se pueden encontrar en el receptáculo o en cualquiera de los verticilos. Se los considera filogenéticamente más avanzados que los extraflorales. Muestran una tendencia evolutiva acrocentrípeta, tienden a ubicarse cada vez en verticilos más internos.

Periánticos: son los que se encuentran en los sépalos o pétalos. En *Hibiscus* los sépalos presentan nectarios en su cara externa; *Impatiens sultanii*, "alegría del hogar", presenta un sépalo transformado en un espolón nectarífero. En *Aquilegia* los pétalos presentan espolones; muchas flores con corola tubulosa presentan nectarios sobre la cara interna de la corola, como *Lonicera*, la "madreselva".

Estaminales: son los nectarios localizados sobre los estambres, en Lauraceae, en *Turnera* y *Dianthus* están sobre los filamentos, en *Viola* se encuentran en un apéndice del conectivo; a veces se hallan en estaminodios.

En *Neobuxbaumia* (Cactaceae) el néctar es producido por la base de los filamentos estaminales. Éstos están soldados entre sí, y se incurvan sobre el estilo determinando una cámara nectarífera que retiene el néctar hasta que un murciélago la abre forzándola. En este caso la calificación de la estructura es dudosa: es externa o interna?

Nectarios periánticos

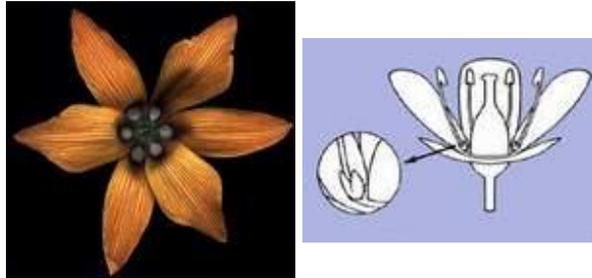
Pétalo de *Ranunculus* *Impatiens sultani*, cáliz con espolón nectarífero



www.saburchill.com/

Nectarios estaminales

Flor de *Fritillaria* Esquema de la ubicación de los nectarios



www.anbg.gov.au/glossary/

Ováricos: se pueden encontrar en la base de la cara externa del ovario como en *Gentiana*. Las Monocotiledóneas con ovario ínfero sincárpico, en las familias Amarilidaceae, Bromeliaceae, Iridaceae, Liliaceae, Musaceae (59% de las especies de Monocotiledóneas) presentan nectarios septales, ubicados en los septos del ovario. El néctar se secreta en el retículo endoplasmático rugoso (RER) y en los dictiosomas; las vesículas dictiosómicas se funden con el plasmalema, y el néctar difunde a la cámara septal donde se acumula.

Nectarios ováricos

Nectarios septales en corte longitudinal y transversal

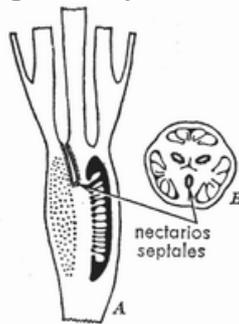
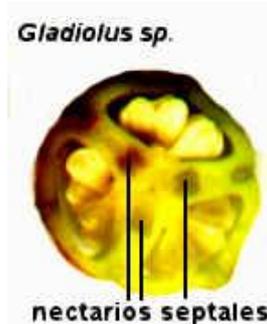


Imagen de Esau, 1972

Nectarios septales en transcorte de ovario



Talámicos. Los nectarios talámicos pueden encontrarse en diversos sitios, pero siempre sobre el eje floral

■ sobre la cara interna del tubo floral como en *Bauhinia* y *Prunus*.

■ formando un **disco nectarífero** que puede estar situado:

- entre sépalos y pétalos como en *Capparis*
- entre sépalos y ovario como en *Grevillea*
- disco estaminal como en *Polygonum* o *Cruciferae*
- entre estambres y ovario en *Caesalpinia* y *Punica*
- entre los estambres y el estilo en la flor epígina de *Eucalyptus*
- en la base del ovario, como sucede en *Cucurbita*, *Citrus*, *Bignoniáceas* y *Labiadas*

■ en las flores estériles centrales de las inflorescencias de *Daucus carota*

Prunus, cara interna
del tubo floral

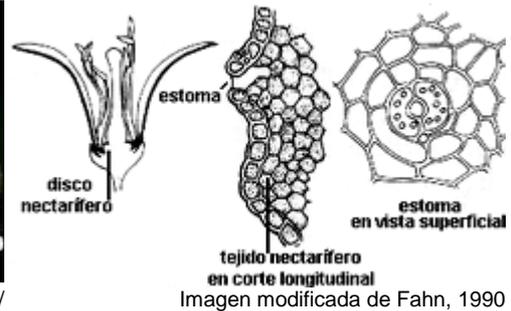


Nectarios talámicos

Citrus, disco nectarífero en la base del ovario



www.botany.utoronto.ca/



OSMÓFOROS

Son glándulas en las cuales se elaboran las sustancias volátiles que producen el olor de las flores. Su nombre fue propuesto por Vogel en 1962, y deriva de dos palabras griegas que significan dador y olor. Se los encuentra en numerosas especies de Asclepiadaceae, Aristolochiaceae, Araceae, Orchidaceae.

El tejido secretor en los osmóforos puede tener una o varias capas de espesor. En *Rosa*, *Jasminum*, *Viola*, se forman permanentemente en las células de la epidermis y mesófilo de los pétalos, vacuolas con aceites esenciales muy volátiles. Si la temperatura es suficiente, se evaporan a través de la pared celular y de la cutícula. A medida que se evaporan, se sintetizan más en el citoplasma.

Los osmóforos de la orquídea *Restrepia antennifera* son muy sofisticados y los mejor diferenciados morfológicamente entre las plantas superiores. Están ubicados en la porción apical, claviforme del sépalo mediano, la antena, de posición vertical. El osmóforo es amarillo, consiste de un tejido glandular que contrasta con el parénquima del pie y de los otros sépalos. Las células de este tejido son ricas en almidón, lo que permite que se las localice macroscópicamente usando lugol, se encuentran principalmente entre los haces vasculares y la epidermis adaxial. Dicha epidermis está diferenciada en epitelio secretor, consistente en células con papilas hemisféricas y estipitadas. Las paredes externas son gruesas en la calota, pero delicadas en el cuello, donde se encuentra el núcleo, de manera que colapsan con el menor estímulo. El almidón de las células glandulares subepidérmicas se consume con la emisión de la fragancia.

El olor emitido recuerda el del semen (olor espermático, según Delpino), su emisión comienza con la antesis y dura por 1-2 días. El olor se debe a un exudado osmiofílico sintetizado en el RE, y secretado a través del plasmalema por secreción **granulocrina**. La cutícula forma poros a través de los cuales sale el exudado.

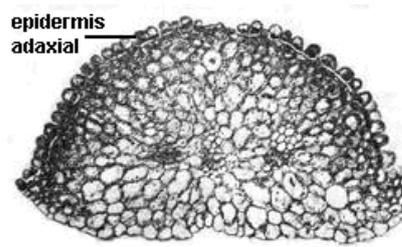
Osmóforos de *Restrepia antennifera*, Orchidaceae

Flor

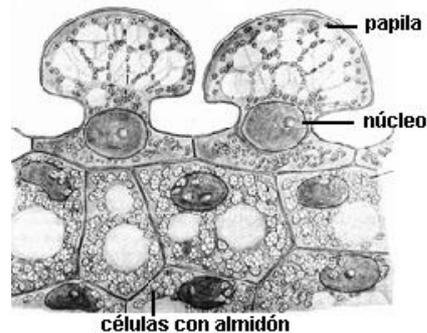


Imagen de www.firstrays.com/

Transcorte de osmóforo



Detalle del osmóforo: epitelio secretor y tejido glandular con almidón



Imágenes de Vogel, 1990

HIDATODOS

En las hojas de muchas plantas, 350 géneros en 115 familias, frecuentemente en Gramineae, las hojas eliminan agua líquida a través de **hidatodos** por el proceso de **gutación** (del latín *gutta*, que significa gota). En plantas tropicales como *Colocasia* (Araceae), la cantidad eliminada por noche supera los 300 ml.

Los hidatodos pueden ser de dos tipos:

- **pasivos**, como los de Gramineae, que eliminan agua por ósmosis cuando aumenta la presión radical
- **activos**, la mayoría de los hidatodos epitémicos (*Tropaeolum*, *Saxifraga*) y tricómicos (*Cicer*, *Phaseolus*); son glándulas que trabajan independientemente de la presión radical.

Los hidatodos **epidérmicos** o **tricómicos** secretan una solución acuosa con algunos compuestos orgánicos o inorgánicos (secreción ecrina, por bombeo de iones metálicos a través de la membrana plasmática).

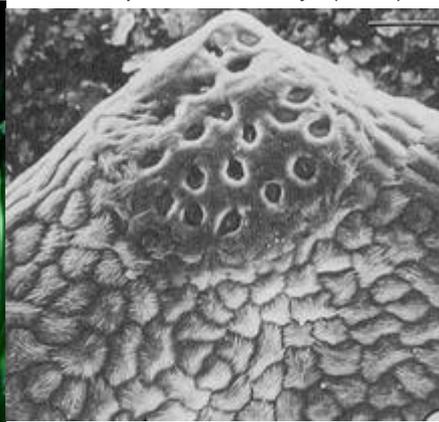
En hojas jóvenes y tallos de *Cicer arietinum* los hidatodos epidérmicos consisten en un pedúnculo uniseriado y una cabeza oval pluricelular. La solución se acumula bajo la cutícula y cuando alcanza un cierto volumen se abren poros en la cutícula y aparecen gotitas en la superficie. La presencia de numerosas mitocondrias indica que la secreción es activa.

Los **hidatodos epitémicos** presentan un tejido parenquimático especializado, el **epitema**, situado al final de una o varias vénulas de las hojas. Rodeando el epitema hay una vaina de células apretadamente dispuestas, a menudo con las paredes adyacentes cutinizadas, formando una capa de tipo endodérmico, que impide el reflujo apoplástico. Muchas de estas células están diferenciadas como células de transferencia. Hacia el exterior, el epitema está limitado por la epidermis, y la salida del agua se produce a través de uno o varios estomas modificados, que se diferencian porque las células oclusivas usualmente no pueden cerrar el ostiolo.

Gutación en gramíneas
 Hidatodos epitémicos
Physocarpus (Rosaceae): hidatodo
 en el ápice de una hoja (MEB)



www.botany.hawaii.edu/



Lersten & Curtis 1982

Hidatodo en corte longitudinal

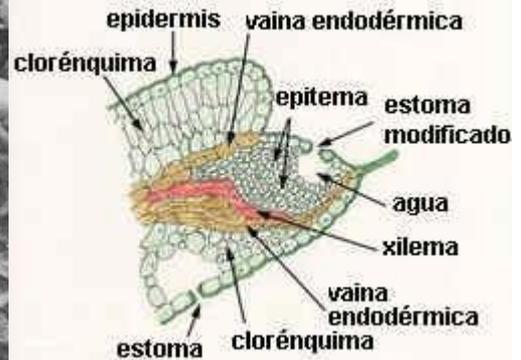


imagen de www.puc.edu/Faculty/

Según Moore (1995), la gutación se produce cuando la planta está en condiciones que favorecen absorción rápida de minerales y transpiración mínima, como sucede con las plantas que crecen en suelos húmedos, durante la noche. Los iones minerales absorbidos de noche son bombeados al apoplasto que rodea a los elementos del xilema. Esta pérdida de solutos hace que disminuya el potencial agua en los elementos del xilema, generando un ingreso de agua desde las células circundantes. Al aumentar la presión dentro del xilema el agua es forzada eventualmente a salir a través de los hidatodos foliares.

Glosario

Aceite esencial: mezcla líquida volátil con propiedades aromáticas, extraídos de las plantas.

Acrocentrípeta: En dirección apical y central

Adaxial: Con relación a un eje, aplícase a la superficie mas próxima a él, en las hojas, la cara superior.

Anastomosarse: Dícese de los nervios, vasos, etc., que se unen por medio de anastomosis.

Apoplasto: Se contrapone a simplasto, es el conjunto de paredes celulares y espacios intercelulares de un organismo.

ATP: Adenosín tri-fosfato, compuesto con enlaces químicos rico-energéticos

Banda de Caspary: Estructura de la pared primaria de ciertas células que contiene lignina y suberina.

Calota: Cubierta o superficie apical de un cuerpo, calota craneana.

Cámbium: Meristema secundario, situado entre el xilema y el floema, que por repetidas divisiones tangenciales de sus células, produce, células xilemáticas hacia la parte interna y células floemáticas hacia el exterior. Poseen cámbium en general, las gimnospermas y las eudicotiledóneas, y a su actuación se debe principalmente el crecimiento de los tallos y raíces en espesor.

Células oclusivas: Dícese de cada uno de los dos elementos principales del aparato estomático, que por medio de sus cambios de forma, debido a diferencias de turgencia, determinan el cierre del ostíolo.

Crecimiento intrusivo: Crecimiento en extensión que tiene lugar en la porción apical de las fibras y de células como esclereidas y laticíferos

Cutina: Sustancia contenida en la cutícula, que recubre las hojas y otras partes de la planta con crecimiento primario. Se caracteriza por su resistencia a los reactivos químicos.

Dictiosomas: Orgánulo de células eucarióticas formado por un grupo de vesículas aplanadas.

Enzimas: Sinónimo de fermento o diastasa. Cualquiera de los activadores naturales de los procesos bioquímicos realizados por las células vivas.

Epitelio: En las cavidades secretoras esquizógenas, el estrato celular de células secretoras que rodea la cavidad.

Epitema: Tejido que se interpone entre el extremo de un vaso y el poro de un hidatodo.

Estipitados: Provistos de estípites o pie.

Estípites: Pie largo y no ramificado de diversos elementos, tricomas por ejemplo.

Excrecencia: Crecimiento

Filotaxis: Ordenamiento de las hojas sobre el tallo.

Gutación: Proceso de eliminación de agua en forma de gotitas, a través de los hidatodos.

Hidátodo: órgano secretor de soluciones acuosas sumamente diluidas, poco menos que agua.

Hormonas: Sustancias químicas producidas normalmente en pequeñas cantidades en una parte de la planta, desde donde son transportadas a otro lugar en el que actúan controlando un proceso de desarrollo específico.

Idioblasto: Célula que en un tejido cualquiera se distingue del resto por su tamaño, estructura y contenido.

Laberíntico: Con aspecto de laberinto

Lugol: Colorante a base de yodo y yoduro de potasio que permite identificar el almidón, el que adquiere color violeta.

Mucílagos: Carbohidratos que tienen la propiedad de hincharse con el agua, proceden de la degradación de la celulosa, calosa, lignina y sustancias pécticas.

Néctar: Jugo azucarado que segregan las plantas en glándulas llamadas nectarios.

Ontogenia: Desarrollo de un órgano u organismo desde su origen hasta su formación definitiva.

Osmóforos: Que traen olor, que despiden fragancia.

Ósmosis: Difusión a través de una membrana semipermeable a favor de un gradiente de concentración

Ostíolo: Nombre de la abertura de diversos órganos.

Paredes anticlinales: Paredes perpendiculares a la superficie

Pectinasa: Cualquiera de los fermentos hidrolizantes de las pectinas que se encuentran en frutos y semillas.

Pérula: Dícese del conjunto de catáfilos que constituyen la envoltura de las yemas en estado de vida latente, llamadas cerradas, escamosas o aperuladas.

Plasmodesmos: Finos hilos citoplasmáticos que pasan a través de un poro en la pared celular y que pone en conexión el citoplasma de dos células contiguas.

Polisacáridos: Polímeros compuestos por muchas unidades de monosacáridos unidas en una larga cadena, como el glucógeno, el almidón y la celulosa.

RE: Retículo Endoplasmático.

Sépalo: Dícese de cada una de las piezas que forman el cáliz dialisépalo.

Simplástico: Relativo al simplasto o propio del mismo.

Suberina: Polímero constituido, casi exclusivamente por oxiácidos grasos, específicos, saturados y no saturados.

Taninos: Cualquiera de los principios inmediatos vegetales, ternarios (C, H y O), de sabor astringente, que precipitan con las sales férricas y dan productos de color azul, negro o verde.

Tonoplasto: La membrana que limita la vacuola.

Traqueidas: Célula del xilema que, al contrario de los vasos, no son perforadas.

Tricomas: Apéndice epidérmico de variada forma, estructura y función; incluye pelos, papilas, etc.

Uncinados: Que forma gancho, pelo o tricoma uncinado.

Vía apoplástica: Transporte de agua y elementos a través de las paredes celulares y espacios intercelulares, en general, no requiere energía metabólica

Xilema: Tejido encargado de la conducción del agua desde las raíces hacia el resto de la planta. Está integrado por elementos traqueales (miembros de vasos y traqueidas), células de sostén (fibras) y de almacenamiento (parenquimáticas).

Bibliografía

- Arbo, M.M.** 1972. Estructura y ontogenia de los nectarios foliares del género *Byttneria* (Sterculiaceae). *Darwiniana* 17:104-158
- Cutter, E.G.** 1986. Anatomía Vegetal. Parte I. Células e Tejidos. 2a. ed. Liv.Roca. Brasil.
- Esau, K.** 1982. Anatomía de las plantas con semilla, 2a. ed. Hemisferio Sur.
- Fahn, A.** 1979. Secretory tissues in plants. Academic Press
- Fahn, A.** 1990. Plant Anatomy, 4th ed. Pergamon Press
- Gonzalez, A.M.** 1996. Nectarios extraflorales en *Turnera*, series *Canaligeræ* y *Leiocarpeæ*. *Bonplandia* 9: 129-146
- Gonzalez, A.M.** 1998. Colleters in *Turnera* and *Piriqueta* (Turneraceae). *Bot.J.Linnean Soc.* 128: 215-228
- Heslop-Harrison, Y.** 1976. Carnivorous plants a century after Darwin. *Endeavour* 35(126):114-122
- Kreitner G.L. & Sorensen E.L.** 1983. Erect glandular trichomes of *Medicago scutellata* (L.) Mill.: gland development and early secretion. *Bot.Gaz.*144(2): 165-174.
- Lersten N.R. & Curtis J.D.** 1982. *Can.J.Bot.* 60: 850-855
- Mauseth, J.D.** 1988. Plant anatomy. The Benjamin/Cummings Pub.Co.,Inc. Menlo Park, California.
- Moore R., Dennis Clark, W. & Stern K.R.** 1995. Botany. Wm.C.Brown Pub.
- Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E.** 1999. Biology of Plants, 6th ed. Freeman and Co.-Worth Pub.
- Tucker S.C.** 1984. Inflated trichomes in flowers of *Bauhinia* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Bot.J.Linn.Soc.* 88: 291-301.
- Venning.** 1948. Laticiferous canals. *Amer.J.Bot.* 35:
- Vogel.** 1990. The role of scent glands in pollination. Scent glands in Orchidaceae. Washington.