RAIZ

https://www.biologyonline.com/

Universidad Nacional de Rosario
Facultad de Ciencias Bioquímicas y Farmacéuticas
Área Biología Vegetal
Farmacobotánica

María Laura Martínez
María Victoria Rodriguez
María Noel Campagna
Gabriel Bettucci
Matías Ferretti
Erica Mandón
María sol Srebot

Año 2023

Las imágenes no son originales, fueron obtenidas de la web con fines educativos

La raíz es el órgano que le permite a una planta vascular absorber agua y minerales, anclarse (casi siempre al suelo), pero también almacenar alimentos, producir reguladores del crecimiento de las plantas y la aireación de las mismas. Las raíces tienen una anatomía que es diferente a la del tallo y depende del sustrato donde crecen: aire y/o suelo. Los tallos tienen nudos que pueden producir ramas, hojas, flores o raíces. Las raíces carecen de nudos y solo pueden producir raíces laterales que se originan en el interior de la raíz, a cierta distancia del meristema apical radical (MAR). La caliptra de la raíz protege al meristema apical radical a medida que la raíz crece a través del suelo. Las raíces ajustan su crecimiento en respuesta a la gravedad, el agua y la nutrición y son insensibles a la luz. Suelen existir asociaciones simbióticas con ciertas bacterias y hongos que mejoran en gran medida la adquisición y absorción de nutrientes.

RAIZ PRIMARIA

La raíz primaria se puede dividir en cuatro zonas: la zona apical, la zona de división, la zona de elongación y la zona de maduración (Figura 1).

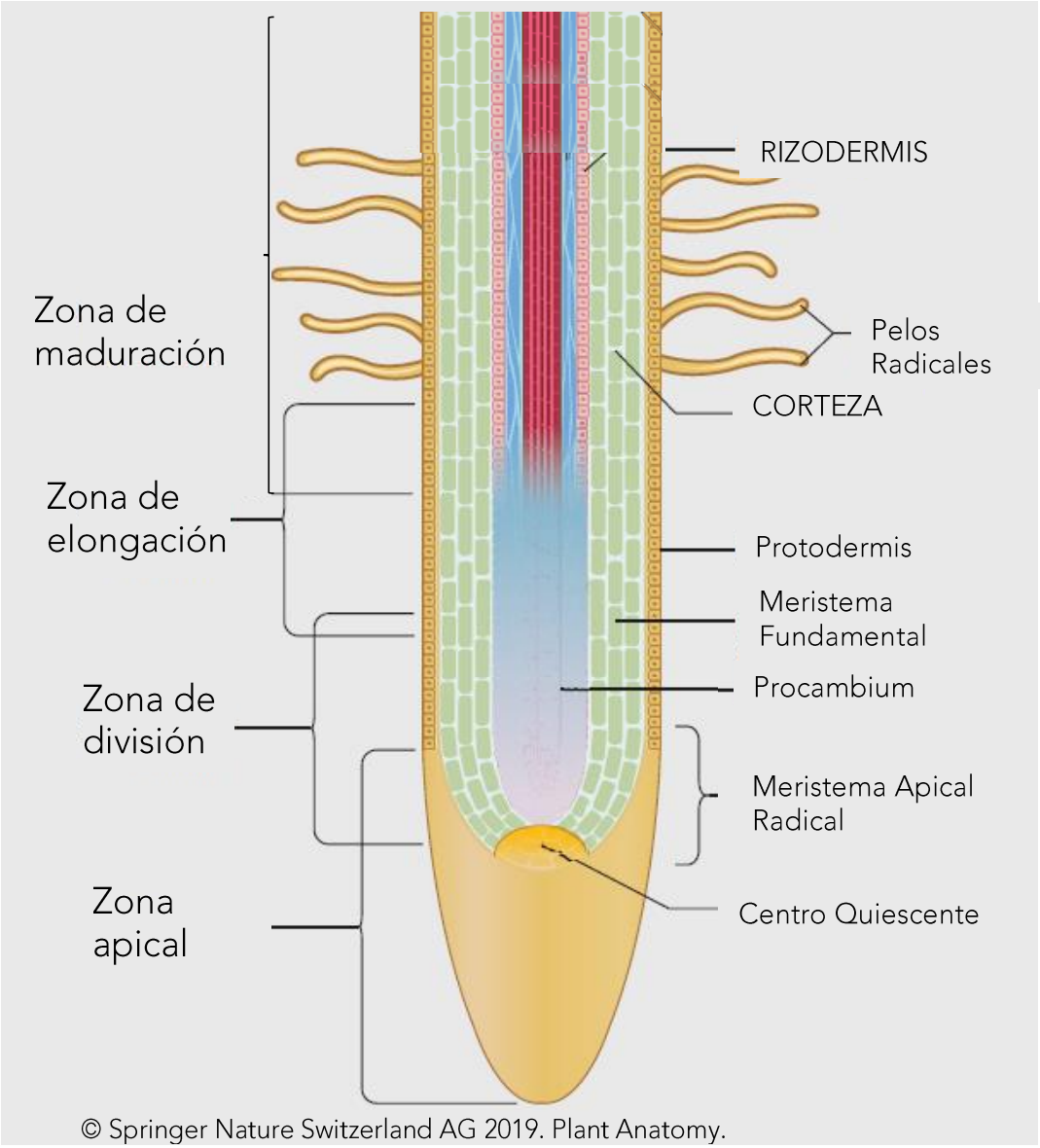


Figura 1: Diagrama del extremo de una raíz con crecimiento primario

En la **zona apical** se encuentra el MAR, protegido por la caliptra, y genera células tanto de la caliptra como de la raíz propiamente dicha. En la **zona de división**, las células derivadas inmediatas e indiferenciadas del MAR generan los otros tres meristemas de la raíz: El procambium, que luego originará los tejidos vasculares, la protodermis que produce la rizodermis y el meristema fundamental que produce las células de la corteza.

En la **zona de elongación**, las células se alargan antes de la diferenciación completa, y esta elongación es responsable de un aumento en la longitud de la raíz. Todavía no se ha establecido o hay poca pared celular secundaria, y las células no participan en la absorción de agua o iones.

La **zona de maduración** es donde tiene lugar la diferenciación de los tejidos vasculares, parénquima cortical y la rizodermis. La formación del cilindro vascular comienza con la maduración del xilema y floema primario y la endodermis, lo que permite la absorción y el transporte de agua e iones. En esta zona se desarrollan los pelos radicales, que juegan un papel fundamental en la absorción de agua. El crecimiento de los pelos radicales aumenta en gran medida el área de la raíz, lo que permite una absorción eficiente de agua y sustancias minerales.

APICE RADICAL. CRECIMIENTO DE LA RAIZ A FAVOR DE LA GRAVEDAD

La caliptra protege al meristema apical radical y está constituida por células parenquimáticas vivas que contienen almidón. Las células externas de la caliptra producen una sustancia viscosa llamada mucigel que liberan al exterior y está compuesta principalmente por glicoproteínas y pectinas. Esta sustancia reduce la fricción entre la raíz y el suelo durante el crecimiento de la raíz.

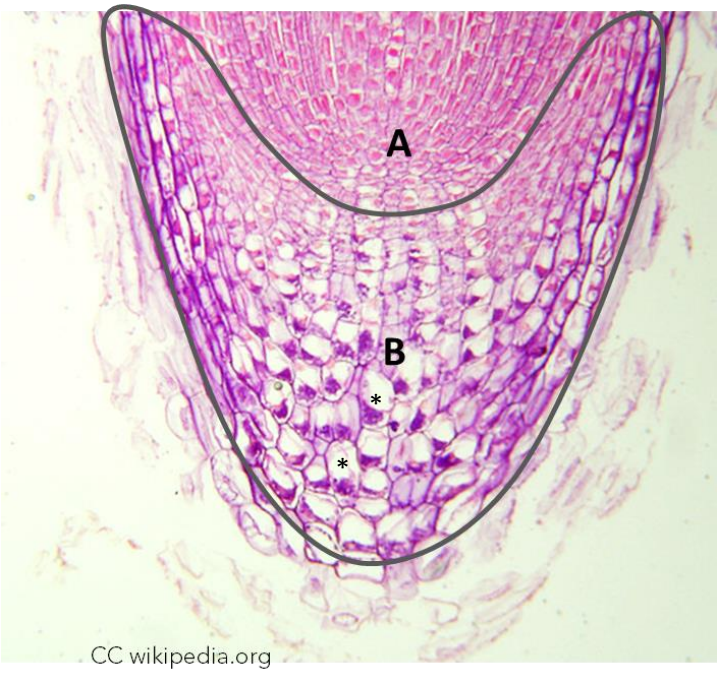


Figura 2: Ápice radical donde se marca la caliptra en gris. A) MAR. B) Columela, se observan estatolitos (*)

La raíz tiene un gravitropismo positivo, es decir crece hacia abajo, en la dirección del vector gravitacional. La percepción de la gravedad tiene lugar en la columela, una región de células especializadas en el centro de la caliptra (Figura 2). Las células de la columela tienen una gran cantidad de amiloplastos. El almidón es pesado y los amiloplastos de la columela sedimentan en respuesta al vector gravitatorio. Los amiloplastos de la columela suelen denominarse estatolitos para diferenciarlos de los amiloplastos que funcionan exclusivamente en el almacenamiento de almidón. Además, las células de la columela que contienen estatolitos se denominan estatocitos y se los ha asociado en la detección de la gravedad. Sin embargo, se ha visto que cuando por ingeniería genética se logran plantas sin almidón, las raíces igualmente siguen respondiendo al estímulo gravitacional debido a la acción conjunta del ácido indolacético (hormona) con iones calcio.

FORMACIÓN Y ORGANIZACIÓN DE LOS TEJIDOS EN LA RAÍZ PRIMARIA

La estructura primaria de la raíz en un corte transversal a la altura de la zona pilífera muestra tres zonas (Figura 3):

1. Rizodermis
2. Corteza
3. Cilindro Vascular

La **rizodermis** funciona de manera diferente a la epidermis de tallos y hojas. La rizodermis no tiene estomas, está especializada en la absorción de agua y sustancias minerales, produce mucigel como lubricante y nunca está cubierta por una cutícula, sino que desarrolla pelos radicales de corta duración.

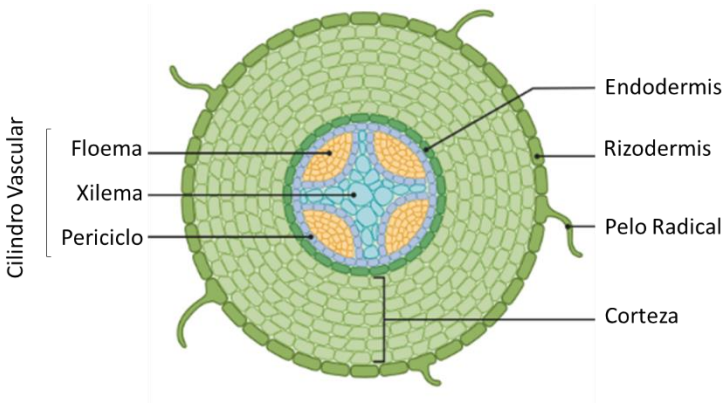


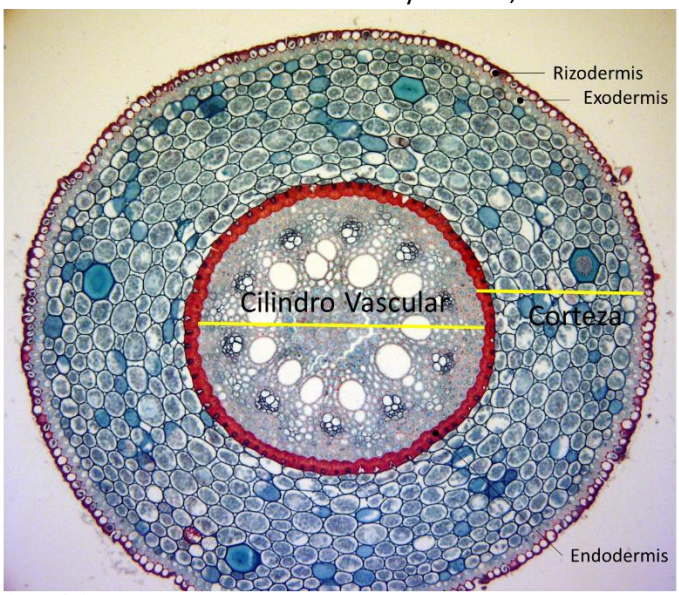
Figura 3: Esquema de una raíz primaria en corte transversal

La rizodermis se origina durante el crecimiento primario a partir de la protodermis. Las células de la rizodermis que dan origen a los pelos radicales se denominan tricoblastos. La mayoría de los pelos radicales sólo sobreviven 1 o 2 días, pero en ese momento la punta de la raíz se ha alargado y se han desarrollado nuevos pelos radicales.

La zona de maduración, donde se desarrollan los pelos radicales, es la zona en desarrollo más permeable. El xilema, el floema y la endodermis maduran a este mismo nivel, dando al agua y los iones absorbidos por los pelos radicales un camino de menor resistencia a la corriente de transpiración del xilema. Tras un mayor desarrollo, pueden surgir múltiples capas rizodérmicas, como es común en los iris. Las múltiples capas no son una peridermis porque son el producto de divisiones celulares de la rizodermis, no del felógeno. Las orquídeas epífitas tienen una rizodermis de varias capas llamada velamen.

LA CORTEZA

La corteza de la raíz está constituida por tejido parenquimático derivado del meristema fundamental. Está por debajo de la rizodermis y termina con la endodermis (Figura 4). La función de la corteza es variable en las distintas especies y está involucrada en el almacenamiento, la tolerancia a inundaciones o las interacciones simbióticas. Es metabólicamente activa y produce varios compuestos orgánicos, facilita la aireación de las raíces en condiciones anaeróbicas y a veces, inclusive es un sitio para la fotosíntesis y proporciona asimilados.



Clayton, Michael W. UNIVERSITY OF WISCONSIN–MADISON

Figura 4 Micrografía de un corte transversal de una raíz primaria

La corteza suele ser mucho más grande que la corteza del tallo y puede estar esclerificada. En muchas especies es el sitio principal de almacenamiento de almidón. Puede contener conductos resiníferos, cristales u otras inclusiones. Además, podemos encontrar aerénquima en aquellas raíces que participan en el intercambio de gases. El aerénquima se forma por apoptosis de células parenquimáticas, resultando en espacios llenos de aire. El rol principal del aerénquima es la oxigenación en raíces que crecen en hipoxia. Juega un papel importante en la tolerancia a la inundación y asegura un flujo continuo de oxígeno desde el vástago hasta la raíz, lo que permite el crecimiento de la raíz en condiciones anóxicas.

La **endodermis** es una sola capa de células que no permite el libre flujo de agua e iones entre las células individuales, sino que obliga a dichos componentes a atravesar la membrana celular. Esto se debe a que las paredes primarias de las células de la endodermis presentan la **banda de Caspary**. Esta banda es un engrosamiento, a modo de cinturón dispuesto sobre las paredes anticlinales, de lignina, suberina y celulosa. Su presencia obliga al agua y los solutos a pasar desde el apoplasto través de la membrana plasmática al simplasto. Después de ingresar a las células endodérmicas, el agua puede moverse libremente hacia el xilema, donde es arrastrada hacia las hojas en una corriente de flujo transpiracional.

Como se dijo recién, las paredes de las células endodérmicas pueden sufrir diferentes grados de diferenciación según la especie:

En una primera etapa se forma la banda de Caspary (depósito de suberina o lignina o ambas sustancias). Luego, en algunas especies se deposita una lámina de suberina en el lado interno de toda la pared celular (entre la banda y la membrana plasmática). Sobre la suberina puede depositarse una gruesa capa de celulosa, y ésta y la pared primaria pueden lignificarse, formando una pared secundaria, a veces incluso con puntuaciones.

Las bandas de Caspary y los estadios sucesivos de desarrollo de la pared no se depositan simultáneamente en todas las células endodérmicas. Aparecen primero frente a los cordones de floema, desde allí van hacia las células que están frente al xilema, por eso en esa zona frecuentemente las células endodérmicas tienen sólo banda de Caspary. Algunas células endodérmicas se diferencian del resto y se las denomina células de paso (Figura 5). Estas células carecen de la suberinización intensa y proporcionan una vía de difusión con menos resistencia. Tienden a ubicarse en los extremos de los polos del xilema.

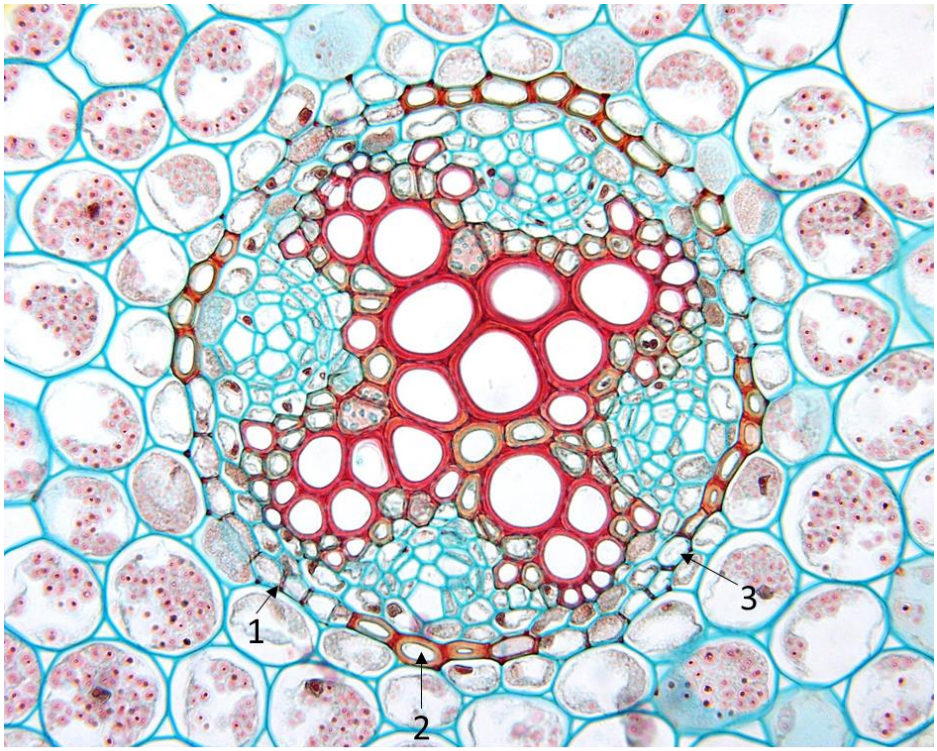


Figura 5. Endodermis. 1: Célula con banda de Caspary, 2. Célula con depósito de la lámina de suberina, 3. Célula de paso

En algunas raíces por debajo de la rizodermis se encuentra la **exodermis**. La exodermis está formada por una o más capas de células vivas, a veces incluyen esclerénquima. Sus células pueden estar suberificadas o lignificadas. Las células de la exodermis de las raíces de muchas Angiospermas también tienen bandas de Caspary y desarrollan muy rápidamente suberina y en algunas especies celulosa por dentro. Su función es evitar la pérdida de agua de la raíz al suelo. Estructural y químicamente la exodermis se parece a la endodermis.

<u>Participación de la endodermis en la absorción de nutrientes:</u>

Los pelos radicales absorben el agua y los iones que se mueven en primer lugar radialmente a través de la corteza hasta el cilindro central, y luego en una dirección axial hacia el tallo. Las dos vías de absorción de agua e iones minerales en las raíces son:

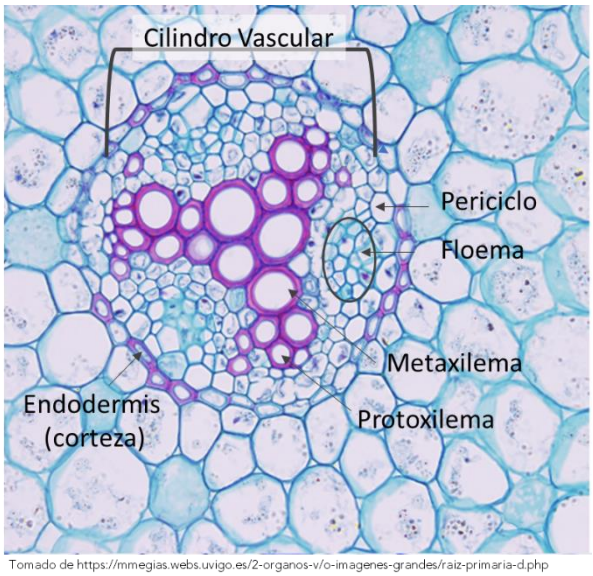
1. La vía simplástica, el agua y los iones minerales se mueven a través de la membrana plasmática del pelo radical e inmediatamente ingresan al citoplasma, luego pasan por las células de la corteza y la endodermis a través de plasmodesmos hacia las células parenquimáticas del cilindro vascular. La captación de iones requiere una fuente de energía y un transportador específico (transporte activo), por ende la absorción está bajo el control de la célula. La planta, por lo tanto, tiene la capacidad de excluir o concentrar ciertos iones.
2. La vía apoplástica, el agua y los iones entran pasivamente al espacio de la pared celular de la corteza y se difunden al espacio de la pared celular de la endodermis. Allí, la banda de Caspary bloquea el movimiento apoplásico y los iones deben transportarse a través de la membrana plasmática de las células endodérmicas para ingresar al simplasto y pasar al cilindro vascular. En este caso, la "decisión" sobre qué iones absorbe la planta se toma en la endodermis.

EL CILINDRO VASCULAR

El cilindro vascular de la raíz está limitado por el periciclo hacia el exterior y contiene xilema, floema, y en algunos casos parénquima (Figura 3). A diferencia de los tallos en los que el xilema y floema están dispuestos en haces vasculares discretos, toda la vasculatura de la raíz es un cilindro más o menos sólido de xilema en el medio con floema hacia el exterior. En las monocotiledóneas es común que exista médula pero es rara en las eudicotiledóneas.

El xilema de la raíz primaria está dispuesto en un patrón de radios con el número de radios, o "polos de xilema", que son característicos del taxón. Las eudicotiledóneas suelen tener menos polos de xilema. Según el número de polos de xilema la raíz será monarca, diarca, triarca, tetrarca, pentarca…poliarca. Las monocotiledóneas son típicamente poliarcas con numerosos polos de xilema dispuestos más o menos en forma de anillo y una médula central (Figura 4).

Las raíces de monocotiledóneas y eudicotiledóneas tienen un patrón centrípeto de desarrollo vascular con protoxilema hacia el exterior y metaxilema hacia el interior (Figura 6), a diferencia del desarrollo vascular del tallo que es centrífugo. En cuanto a la distribución del floema, el floema primario en las raíces de las eudicotiledóneas se coloca entre los polos del xilema. La distribución en las monocotiledóneas es similar, pero la naturaleza poliarca de las raíces de las monocotiledóneas da como resultado agrupaciones individuales de xilema con floema dispuesto en parches entre las agrupaciones o dispersos hacia el exterior del xilema. El periciclo está compuesto por una o más capas de células que forman un anillo continuo por debajo de la endodermis. Las células del periciclo conservan su capacidad meristemática y originan las raíces laterales. Además, en las raíces con crecimiento secundario, contribuyen a la formación del cambium vascular y del felógeno.



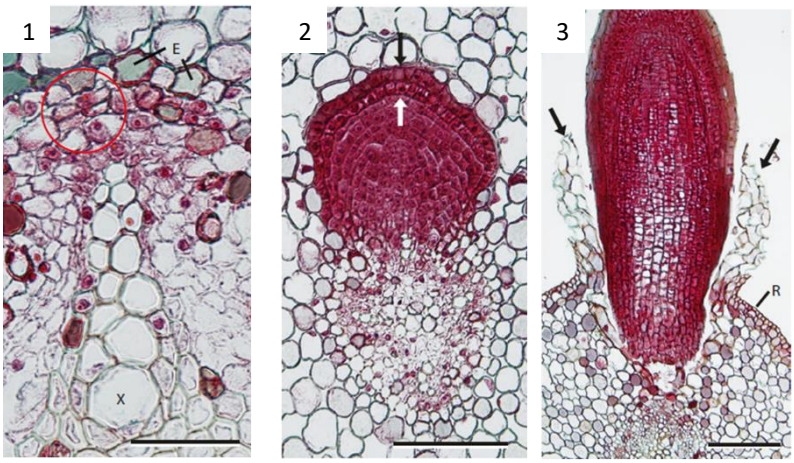
Tomado de https://mmegias.webs.uvigo.es/2-organos-v/o-imagenes-grandes/raiz-primaria-d.php

Figura 6. Cilindro Vascular: micrografía de una raíz primaria de *Ranunculus* spp (Eudicotiledónea)

LAS RAÍCES LATERALES

Las raíces laterales se desarrollan a partir de una raíz existente en una región que ya no experimenta elongación (por arriba de la zona donde se encuentran los pelos radicales) y representan la mayor parte del volumen del sistema radical. En contraste con el tallo donde las ramas se originan exógenamente del meristema apical caulinar, las raíces laterales se originan de divisiones periclinales de algunas células del periciclo que reanudan la actividad meristemática.

La raíz lateral en crecimiento debe atravesar la endodermis, la corteza, la exodermis y la rizodermis para aparecer en la superficie de la raíz parental (Figura 7). Estos tejidos se estiran y finalmente se rompen. Cuando la punta de la raíz lateral está a la mitad de la corteza comienza a desarrollarse el meristema apical radical y queda bien definido cuando emerge la raíz. Antes de que la raíz lateral emerja a la superficie quedan delimitadas todas las regiones: meristema apical, caliptra, tejidos primarios.



© Springer Nature Switzerland AG 2019. Plant Anatomy.

Figura 7. Desarrollo de una raíz lateral. 1. Se ven dos células del periciclo en división (circulo) 2. La raíz crece y se observa la caliptra (entre flechas) 3. La raíz emerge rompiendo la rizodermis.

CRECIMIENTO SECUNDARIO

Las raíces de las gimnospermas y eudicotiledóneas leñosas exhiben un crecimiento secundario (Figura 8) pero dicho crecimiento no se encuentra en monocotiledóneas o eudicotiledóneas herbáceas. El crecimiento secundario se evidencia como un crecimiento en el diámetro de la raíz e implica la pérdida de tejidos primarios y el aumento de tejidos lignificados y suberificados que disminuyen la capacidad de absorción de esta zona suberificada pero aumenta la cantidad de tejido xilemático aumentando así el transporte axial.

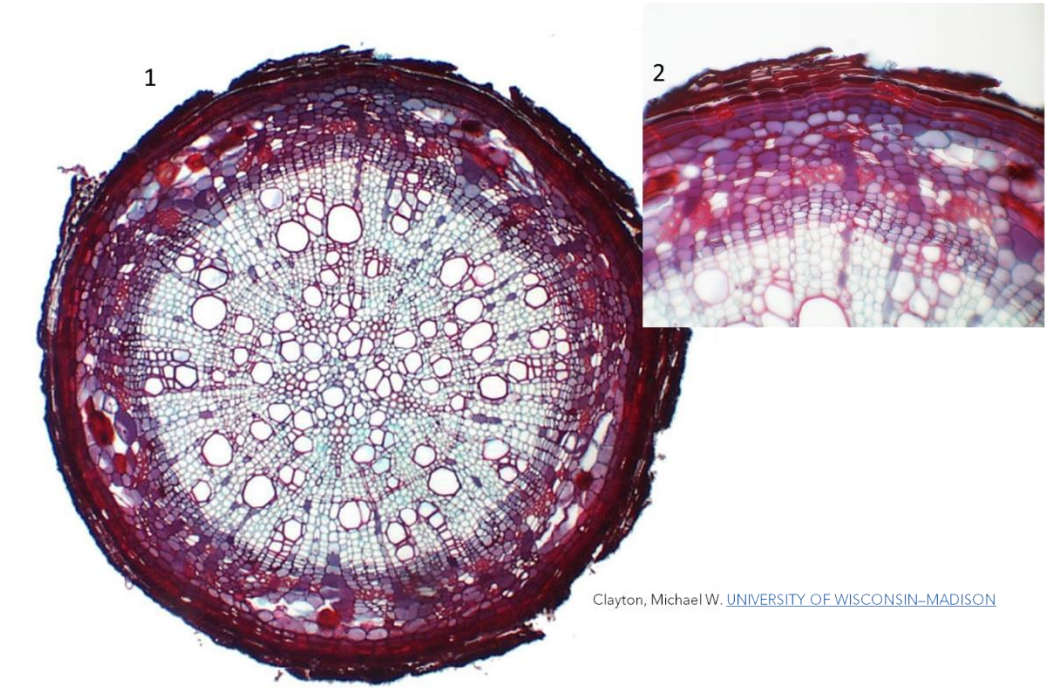


Figura 8. Micrografía de un corte transversal de una raíz con crecimiento secundario

Adicionalmente, la producción de estos tejidos lignificados provee soporte mecánico para la raíz en crecimiento y aumenta la resistencia a patógenos y herbívoros.

El crecimiento primario representa una oportunidad para que las raíces aumenten de longitud en busca de agua y minerales. Por lo tanto, están especializados para la absorción siendo los pelos radicales una ruta importante para la entrada de nutrientes. El crecimiento secundario fortalece la raíz para proporcionar el máximo anclaje y cambia el rol fisiológico de la raíz. Este crecimiento requiere el desarrollo de dos meristemas: el cambium vascular (para producir xilema y floema secundarios) y el felógeno (para reemplazar la rizodermis).

El procambium y el pericicloo juegan un papel central en el origen de estos meristemas secundarios. Las células del pericicloo en los polos del xilema se dividen periclinalmente (paralelo a la superficie). La capa externa se conserva como pericicloo. La capa interna de células se une a los restos del procambium y forman el cambium vascular en un principio sinuoso y luego circular rodeando al xilema (Figura 9). El cambium vascular continúa dividiéndose periclinalmente. Estas divisiones originarán xilema secundario hacia el interior de la raiz y floema secundario hacia la superficie externa.

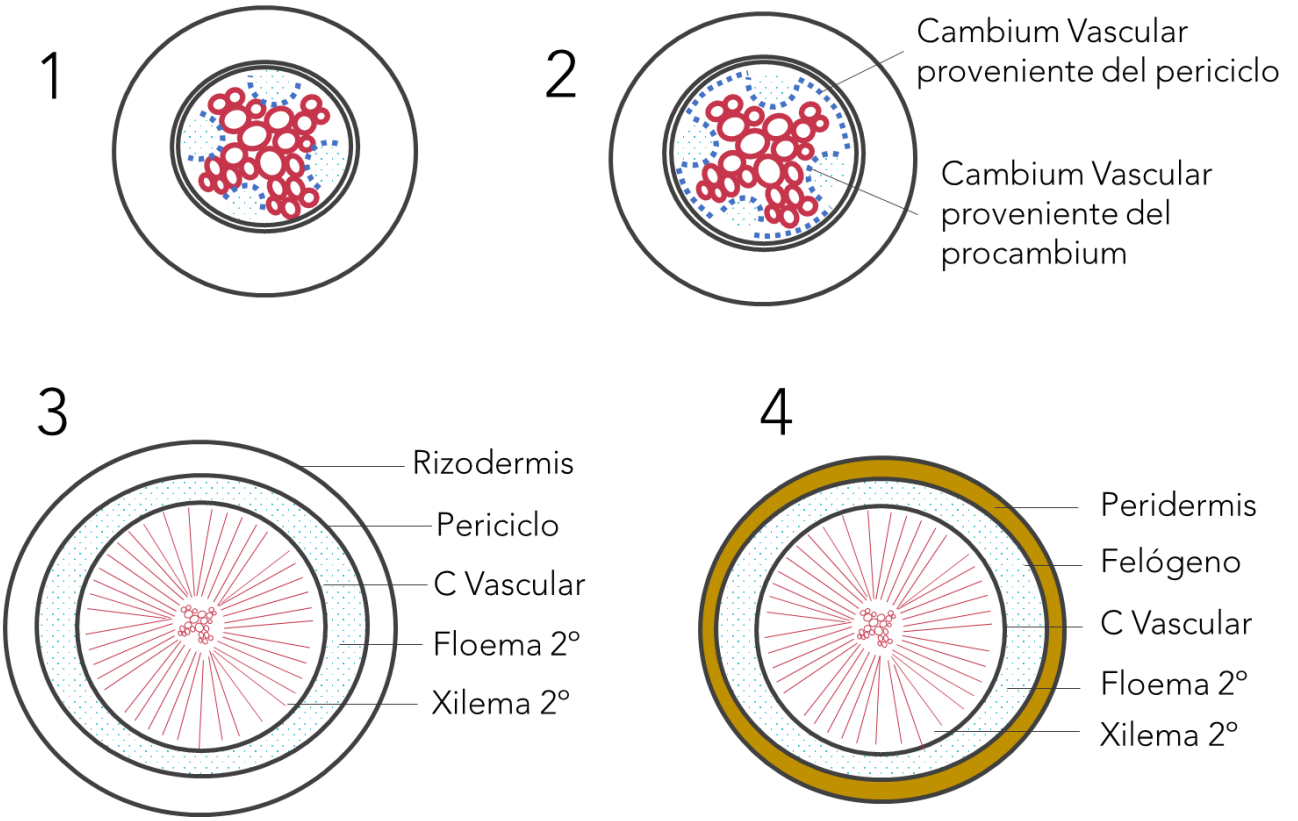


Figura 9. Crecimiento secundario de la raíz

El felógeno surge de las células externas de la división periclinal del pericicloo y originará hacia afuera una peridermis que consiste en corcho o súber. Esta peridermis reemplazará a la rizodermis en la raiz secundaria. Tanto el cambium vascular como el felógeno se dividen periclinalmente (paralela a la superficie de la raíz) y anticlinalmente (perpendicular a la superficie de la raíz) engrosando de esa manera la raíz. Todos los tejidos fuera del pericicloo, que incluyen la rizodermis, la exodermis, la corteza y la endodermis, finalmente mueren y se desprenden. El felógeno derivado del pericicloo genera la peridermis para el resto de la vida de la raíz. A medida que el cambium vascular se activa al comienzo de cada temporada de crecimiento, la producción de nuevo xilema y floema aumenta la circunferencia de la raíz. Con múltiples capas de xilema, la raíz también puede volverse leñosa y revelar anillos de crecimiento como en la madera del tallo.

BIBLIOGRAFÍA

Barberon, M and Geldner N. (2014) Radial Transport of Nutrients: The Plant Root as a Polarized Epithelium. Plant Physiology 166: 528–537

Crang R, Lyons-Sobaski S, Wise R. Plant Anatomy. A Concept-Based Approach to the Structure of Seed Plants. Springer Nature Switzerland (2019).

Dubrovsky, JG and Rost, TL. (2023) Pericycle, eLS, Vol 3: 1–15

Esau Anatomía Vegetal: meristemas, células y tejidos de las plantas. Ray F. Evert, Ed Omega 3°edición (2006).

Strock CF and Lynch JP (2020) Root secondary growth: an unexplored component of soil resource acquisition. Annals of Botany 126: 205–218.