

# **Manual d'Histologia Vegetal**

**M. Magdalena García Irles  
Yolanda Segovia Huertas**

Materials de suport a la docència en valencià

**151**

DEPARTAMENT DE BIOTECNOLOGIA  
UNIVERSITAT D'ALACANT

**M. Magdalena García Irlés**  
**Yolanda Segovia Huertas**

Aquest material docent ha rebut una beca del Servei de Política Lingüística de la Universitat d'Alacant

L'edició d'aquest material s'ha fet dins el marc del conveni per a la promoció de l'ús social del valencià signat per la Universitat d'Alacant amb la Conselleria d'Educació.

Alacant, juliol de 2013 (1a edició)  
Edició: Universitat d'Alacant. Servei de Política Lingüística  
Apartat de Correus 99 - 03080 Alacant  
A/e: [servei.pl@ua.es](mailto:servei.pl@ua.es) tel. 96 590 34 85

Impressió: Limencop  
Universitat d'Alacant.  
Edifici de Ciències Socials – Planta baixa  
<http://www.limencop.com> tel. 96 590 34 00 Ext. 2784

# Índex

Presentació.....	V
Introducció.....	VII
1 L'organització morfològica dels vegetals .....	9
1.1 Importància dels vegetals en la vida a la Terra .....	9
1.2 Nivells de complexitat dels vegetals.....	9
1.3 Els teixits vegetals.....	11
1.4 L'alternança de generacions.....	12
2 Estructura general de la cèl·lula vegetal.....	13
2.1 Introducció .....	13
2.2 La membrana plàstica .....	14
2.3 El vacúol .....	14
2.4 Els plastidis .....	15
2.5 Reticle endoplasmàtic .....	16
2.6 Complex de Golgi.....	17
2.7 Peroxisomes .....	17
2.8 Mitochondris .....	18
2.9 El citoesquelet.....	19
2.10 La paret cel·lular .....	20
3 Meristemes .....	27
3.1 Desenvolupament embrionari i creixement .....	28
3.2 Tipus i característiques morfològiques de les cèl·lules meristemàtiques .....	28
3.3 Classificació dels meristemes .....	29
4 Teixits protectors.....	33
4.1 Epidermis .....	33
4.2 Hipodermis.....	37
4.3 Endodermis .....	38
4.4 Teixits protectors secundaris: peridermis .....	38
5 Parènquima.....	43
5.1 Les cèl·lules parenquimàtiques .....	43
5.2 Origen histogenètic .....	43
5.3 Classificació del parènquima .....	44

6 Teixits de sosteniment.....	47
6.1 Col·lènquima.....	47
6.2 Esclerènquima.....	49
7 Teixits conductors.....	53
7.1 Origen histogenètic.....	53
7.2 Característiques generals del xilema.....	54
7.3 Característiques generals del floema.....	55
7.4 Estructura del càmbium vascular.....	56
8 Teixits secretors.....	59
8.1 Teixits secretors interns.....	59
9 La tija.....	63
9.1 Distribució dels teixits en la tija primària.....	63
9.2 Distribució dels teixits en la tija secundària.....	65
9.3 Modificacions de la tija.....	66
10 L'arrel.....	67
10.1 L'arrel durant el creixement primari.....	67
10.2 L'arrel durant el creixement secundari.....	69
10.3 Diferències entre la tija i l'arrel.....	69
10.4 Elements característics de l'arrel.....	70
11 La fulla.....	73
11.1 Estructura histològica de la fulla.....	73
11.2 Adaptacions de les fulles.....	74
12 La flor.....	77
12.1 Parts de la flor.....	77
Bibliografia.....	81

## Presentació del rector

La Universitat d'Alacant vol ser una universitat multilingüe amb personal i estudiants plurilingües actius, i això només és possible amb una bona formació en llengües, un component clau per a una universitat competitiva. Tot i que l'entorn més eficaç per a l'aprenentatge de les llengües és la immersió social o l'aprenentatge natural al si de la família, en l'àmbit escolar i universitari, aquests entorns es poden generar amb el tractament integrat de llengües i continguts.

Des de l'equip de govern de la Universitat d'Alacant valorem la docència en valencià (i en altres llengües) com un component molt positiu en la formació universitària dels futurs professionals que estudien en aquesta Universitat. És una obligació de la Universitat formar bons professionals que en un futur pròxim puguem exercir en valencià, en castellà i en anglès, o en qualsevol altra llengua.

Aquest material docent que ara presentem és un resultat més d'aquest compromís de l'actual equip de direcció de la Universitat de preparar bons professionals. Per a fer possible que els alumnes actuals i futurs de la Universitat puguem exercir de manera competent la seua professió en valencià hem de preparar bons professors que puguem impartir la docència en valencià i proporcionar materials de suport amb la millor qualitat possible.

Un altre objectiu de la Universitat és promoure el coneixement en obert i facilitar i compartir recursos entre les universitats i els seus usuaris. Per això, aquests materials estan disponibles en edició digital i en el Repositori de la Universitat d'Alacant (RUA).

L'edició de materials docents en valencià, l'autoarxivament en el RUA i l'impuls del coneixement en obert, són accions que formen part del desplegament d'una de les línies estratègiques de política lingüística: "Millorar i augmentar l'oferta de la docència en valencià i garantir-ne una bona qualitat lingüística" del Pla de Política Lingüística de la Universitat d'Alacant (BOUA de 5 de juliol de 2011).

Aquestes iniciatives de suport a l'ús del valencià com a llengua d'ensenyament i aprenentatge han comptat amb el suport de la Generalitat Valenciana a través del conveni per a la promoció de l'ús del valencià.

Manuel Palomar Sanz  
Rector



# Introducció

La Histologia Vegetal és una disciplina bàsica per a l'estudiant del grau en Biologia, que es relaciona íntimament amb altres assignatures del pla d'estudis, com ara la Botànica, la Fisiologia Vegetal, la Fisiologia del Desenvolupament Vegetal, la Biodiversitat Vegetal, etc.

Essencialment, l'objectiu d'aquest manual és guiar l'estudiant en l'aprenentatge de les estructures microscòpiques dels cormòfits, més concretament dels espermatòfits. La iniciativa ha sigut una conseqüència dels diversos problemes que hem trobat al llarg de la nostra pràctica com a docents. Primerament, l'aprenentatge de la Histologia Vegetal requereix la comprensió de l'anatomia microscòpica vegetal, el domini d'un vocabulari específic i l'observació rigorosa de moltes preparacions. Però, ni a l'aula ni al laboratori els estudiants disposen de temps suficient per a estudiar acuradament les estructures i imatges histològiques. De fet, des del nostre punt de vista, al laboratori és més interessant que l'alumne pugui dedicar temps a desenvolupar habilitats tècniques amb el material proporcionat pel professorat. En segon lloc, respecte als continguts, encara que hi ha molts llibres de text on estudiar els conceptes, moltes vegades tenen una informació molt extensa per als objectius d'aquesta assignatura, no són interactius i les imatges són escasses. Finalment, la gran variabilitat en l'estructura vegetal fa que l'alumne hagi de ser guiat en l'aprenentatge (hi ha aproximadament 270.000 espècies d'angiospermes).

És per això que ens hem decidit a fer una guia de suport de les classes teòriques i pràctiques d'Histologia Vegetal on presentem els conceptes fonamentals de l'estructura histològica dels vegetals i posem a l'abast dels alumnes pàgines web interactives de gran qualitat didàctica que de segur serviran per a consolidar els coneixements que es treballen a les classes. A més, podran accedir a un gran nombre d'il·lustracions per a aconseguir una visió àmplia dels temes. Aquest és un objectiu fonamental que ens hem proposat aconseguir en aquest quadern, ja que la gran quantitat d'informació de què disposem actualment ha de ser seleccionada rigorosament per a guiar l'alumne en l'aprenentatge.

Per acabar, esperem que aquesta guia siga útil per als alumnes i que els seus suggeriments ens servisquen per a millorar-la en els pròxims anys.





# 1 L'organització morfològica dels vegetals

## 1.1 Importància dels vegetals en la vida a la Terra

Actualment, els éssers vius es classifiquen en sis divisions o regnes: *Archaea*, *Eubacteria*, *Protista*, *Fungi*, *Plantae* i *Animalia*. El regne *Plantae* constitueix el 95% de la biomassa i és imprescindible per a la vida de molts altres organismes: a través de la fotosíntesi, les plantes converteixen l'aigua i el diòxid de carboni en carbohidrats i oxigen. Aquests compostos són utilitzats per tots els animals i la major part dels microorganismes per a formar les pròpies biomolècules i per a obtenir l'energia que impulsarà tots els processos cel·lulars.

Les plantes se situen, per tant, a la base de les cadenes alimentàries, i tot l'oxigen que respirem ha sigut produït per la fotosíntesi. A més, les plantes tenen funcions molt importants per als altres éssers vius: constitueixen l'hàbitat de milers d'altres organismes, formen i ajuden a conservar el sòl i ens proporcionen productes útils: les plantes no són sols font d'aliment, sinó també de fibres per a la roba i de medicaments, a més de combustibles, com ara la fusta, el carbó, el gas natural, etc. Finalment, són un element important de paisatge i contribueixen a crear un entorn agradable. És a dir, per a les persones tenen importància cultural, pràctica i econòmica.

La investigació científica en plantes ha sigut molt important perquè els resultats s'han utilitzat per a la investigació animal. A més, té grans aplicacions per a l'agricultura i a la producció forestal, la biotecnologia, la indústria farmacèutica, les energies renovables, etc.

## 1.2 Nivells de complexitat dels vegetals

Tradicionalment s'han considerat plantes els fongs i els protists autotròfics, encara que són organismes molt allunyats taxonòmicament. Actualment, molts autors tan sol consideren plantes els organismes pluricel·lulars, les cèl·lules dels quals es caracteritzen per presentar cloroplasts, paret cel·lular cel·lulòsica i vacúols.

Segons la complexitat de l'organització morfològica dels vegetals, podem distingir-ne tres grans nivells: protòfits, tal·lòfits i cormòfits.

### 1.2.1 Protòfits

Es consideren protòfits tots els organismes autotròfics unicel·lulars i els formats per agregats de cèl·lules indiferenciades que mantenen una autonomia total, per la qual cosa poden separar-se fàcilment en individus unicel·lulars.

### 1.2.2 Tal·lòfits

Els tal·lòfits són organismes pluricel·lulars, les cèl·lules dels quals estan unides d'una manera irreversible des de l'origen. No presenten teixits diferenciats en sentit estricte sinó simplement un conjunt de cèl·lules, algunes de les quals aconsegueixen una determinada especialització. Els tal·lòfits més senzills, com ara els cloròfits o *algues verdes*, no mostren especialització de les cèl·lules per la realització de diferents funcions, a excepció de les cèl·lules encarregades de la reproducció.

Els tal·lòfits superiors, com ara els feòfits o algues marrons, tenen un tal·lus pluricel·lular d'estructura variable, de vegades de grans dimensions, que es divideix en diverses porcions funcional i morfològicament especialitzades. Així ocorre en *Fucus* i en *Laminaria* on, encara que no puguem parlar de veritable diferenciació, es poden distingir tres porcions: rizoide, cauloide i fronda; aquesta última presenta els esporangis agrupats en sorus.

En un nivell més alt d'organització s'hi troben els briòfits, com les moltes i les hepàtiques, amb una diferenciació de grups cel·lulars per a constituir els rizoides, els caulidis i els fil·lids, així com espores que originen un protonema filamentós. Com que no presenten diferenciacions conductores, l'aigua ha d'arribar a les cèl·lules assimiladores per impregnació i difusió, raó per la qual aquestes plantes són de mida petita (60 cm com a màxim, encara que normalment són d'1 mm a 10 cm). Des del punt de vista ecològic són plantes amb un paper fonamental en el desenvolupament inicial del sòl, ja que ajuden a establir la temperatura i afavoreixen la presència d'algues, de fongs i d'una gran diversitat de microfauna.

### 1.2.3 Cormòfits

Els cormòfits o plantes superiors presenten una veritable diferenciació cel·lular en teixits i una diferenciació morfològica en arrel, tija i fulles. Són organismes que han conquistat el medi terrestre gràcies a l'adquisició d'unes adaptacions específiques que donaran lloc al grau més alt de diferenciació cel·lular.

Respecte al medi aquàtic, les tres noves necessitats imposades pel medi terrestre, a les quals han de fer front les plantes són:

- 1) limitar les pèrdues d'aigua
- 2) l'absorció, la conducció i l'eliminació de l'aigua procedent del sòl o de la pluja
- 3) l'augment de la solidesa del cos vegetatiu, que en l'aire no rep el suport propi de l'aigua.

Aquestes limitacions exigeixen la formació de noves classes de teixits que falten per complet en els tal·lòfits. Així, a les classes de teixits ja desenvolupades en el segon nivell d'organització (teixits embrionaris, fonamentals i reproductors), s'afegeixen en els cormòfits: teixits absorbents, conductors, teixits mecànics o de sosteniment, teixits aïllants i secretors i excretors. Per últim, la conquesta del medi terrestre també va suposar la reducció progressiva del gametòfit (planta haploide que produeix els gàmetes masculins i femenins) i la creació de sistemes de fecundació deslligats de l'aigua.

Amb el desenvolupament dels teixits, el corm consisteix en una part soterrània, l'arrel, encarregada de l'absorció, i una part aèria, el *brot*, format per la tija i les fulles. Els cormòfits inclouen els pteridòfits, *falgueres i licopodis* i els espermatòfits o fanerògames (plantes amb llavor). Al seu torn, les fanerògames inclouen les *gimnospermes* (plantes amb llavors nues) o *angiospermes* (plantes amb llavors, flors i fruits). Finalment, les angiospermes, es divideixen en *monocotiledònies i dicotiledònies*.

### 1.3 Els teixits vegetals

Segons la funció, els teixits vegetals es classifiquen en els tipus següents:

- ✓ **Meristemes.** Formats per cèl·lules en divisió, responsables del creixement i el desenvolupament de la planta.
- ✓ **Parènquima.** Cèl·lules més diferenciades amb funció fotosintètica (parènquima assimilador) o de magatzem de substàncies nutritives, com ara aigua, midó, etc. (parènquima de reserva).
- ✓ **Conductors.** Constitueixen el sistema circulatori de la planta. Són el xilema i el floema.
- ✓ **De sosteniment.** Cèl·lules especialitzades, amb parets molt gruixudes per complir aquesta missió. Són el col·lènquima i l'esclerènquima.
- ✓ **Protectors.** Protegeixen la planta de la pèrdua d'aigua i de l'acció d'agents externs, igual que ho fa la pell en els animals. Són l'epidermis i la peridermis.
- ✓ **Secretors.** Hi ha teixits secretors que formen part de l'epidermis, com les glàndules i pèls, i d'altres interns, com ara les cèl·lules que formen els conductes resinífers.

De tots els teixits, el parènquima és el més primitiu. Es podria dir que, en els vegetals inferiors, l'únic teixit present és un parènquima poc diferenciat. En complicar-se l'estructura, el parènquima es va diferenciant lentament segons les necessitats. Així, quan van colonitzar el medi terrestre, les plantes desenvoluparen una superfície que limitara amb el medi extern i la capa més externa del parènquima es transformà en epidermis. Amb el desenvolupament en volum de la planta, per a sostenir-se en l'espai aeri, sorgiren teixits de sustentació per a mantenir-la. De la mateixa manera, va sorgir un teixit conductor per a transportar les substàncies. Finalment, el creixement, que en els vegetals inferiors ocorria en tot el vegetal, ara queda limitat a unes cèl·lules que són els meristemes.

## **1.4 L'alternança de generacions**

Totes les plantes amb reproducció sexual presenten una alternança de generacions, que és característicament diferent de la del cicle de vida dels animals. En la majoria de les algues verdes i en els briòfits, la fase dominant del cicle és el gametòfit, que és haploide i dona lloc als gàmetes mitjançant divisions mitòtiques. Els gàmetes haploides, després de la fecundació produeixen un zigot diploide, i la subsegüent divisió per mitosi genera un esporòfit. En les falgueres, així com els espermatòfits o plantes amb llavors, l'esporòfit és la generació dominant, la planta evident. La meiosi produeix cèl·lules haploides que formaran els gametòfits. El gametòfit femení (que produeix la gàmeta femenina) està tancat dins de l'òvul (que després es converteix en llavor); el gametòfit masculí (que dona la gàmeta masculina) està tancat dins del gra de pol·len

## 2 Estructura general de la cèl·lula vegetal

### 2.1 Introducció

Segons les anàlisis de la genètica molecular, la història evolutiva de les plantes terrestres s'inicia al principi del període ordovicià, fa uns 475 milions d'anys, encara que per a molts paleobotànics hi havia plantes durant el període càmbric, fa 500 milions d'anys.

En l'evolució dels organismes pluricel·lulars, les plantes han tingut un paper excepcional, ja que van canviar el nostre planeta permanentment a través de la producció d'oxigen, un subproducte d'una estratègia metabòlica eficient basada en la utilització de l'energia física de la llum del Sol per a sintetitzar hidrats de carboni a partir de  $\text{CO}_2$  i  $\text{H}_2\text{O}$ . Aquest procés és la fotosíntesi. Com que les plantes són autòtrofes, i no depenen de la depredació per a la pròpia supervivència i la reproducció, no van desenvolupar mecanismes locomotors. Però, l'adaptació per sobreviure a la depredació, a unes condicions ambientals desfavorables i fer front a la competència pels recursos sense la capacitat de moure's, va donar lloc al desenvolupament de teixits altament especialitzats, sobretot, pel que fa a la composició molecular de la paret cel·lular.

Malgrat aquestes importants diferències respecte a l'organització dels animals, en línies generals l'organització de la cèl·lula vegetal és la típica de la cèl·lula eucariota: membrana plasmàtica, citosol, complex de Golgi, reticle endoplasmàtic, nucli, mitocondris, etc. A més, presenten un citosquelet format per filaments d'actina, microtúbuls i filaments intermedis comparables als de les cèl·lules animals, però amb algunes diferències referents a la localització i la funció. No obstant això, les cèl·lules vegetals es distingeixen de les animals per la presència de dos tipus de compartiments limitats per membrana, el vacúol i els plastidis, i per la presència d'una paret cel·lular rígida. A més, manquen de centríols i els peroxisomes són un poc diferents dels dels animals pel que fa als enzims que contenen i a la funció que fan. En la pàgina web següent trobareu imatges de la ultraestructura de la cèl·lula vegetal i de diversos orgànuls:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/gencell/gene1/ana1n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/gencell/gene1/ana1n.html)

Ara bé, no totes les cèl·lules vegetals tenen l'organització típica. Efectivament, hi ha moltes cèl·lules que manquen de cloroplasts i són heterotròfiques, d'altres no presenten vacúol i, a més, morfològicament canvien durant el

moment de la vida de la planta, ja que les cèl·lules experimenten transformacions en contingut citoplasmàtic, volum cel·lular i característiques moleculars de la paret cel·lular al llarg de tota la vida i en funció de les relacions amb l'entorn. Per tant, aquest dinamisme de la cèl·lula vegetal cal tenir-lo en compte a l'hora d'estudiar-la. També cal tenir en compte els canvis i les característiques de les parets cel·lulars perquè hi ha una relació íntima entre el tipus cel·lular i l'estructura i composició de la paret.

A continuació comentarem les característiques dels compartiments típics de la cèl·lula vegetal, així com les diferències, respecte a la cèl·lula animal, que podem trobar en els altres compartiments.

## **2.2 La membrana plasmàtica**

La membrana plasmàtica envolta el contingut de la cèl·lula i actua com a barrera selectiva entre la cèl·lula i l'entorn. A més de regular l'intercanvi de substàncies entre la cèl·lula i el medi extern, té un paper actiu en molts processos cel·lulars, com ara el desenvolupament, la síntesi de paret cel·lular, la resistència als patògens, la senyalització cel·lular, la fluïdesa, etc. No és estrany, per tant, que la composició varïe segons el tipus cel·lular, el moment del desenvolupament, i les diferències que pugui presentar l'entorn.

L'estructura i la funció de la membrana vegetal és semblant a l'animal, ja que deriven del mateix organisme ancestral. Malgrat això, presenta algunes característiques particulars, entre les quals podem destacar: 1) manca de colesterol i d'esfingomielina, 2) presenta abundants bombes de protons per a mantenir la pressió de turgència, 3) fins a un 20% del total de proteïnes de membrana són aquaporines per a la captació d'aigua a l'arrel i el manteniment de l'equilibri de l'aigua per tota la planta, 4) té receptors de membrana que no estan presents en els animals, i 5) presenten un complex proteic productor d'espècies reactives a l'oxigen per a combatre microorganismes semblant al que es troba en els neutròfils. Pel que fa als complexos d'unió cel·lular cal destacar, solament, la presència de plasmodesmes (vegeu l'apartat que correspon a la paret cel·lular), ja que la presència de la paret cel·lular impedeix la formació dels tipus d'unió presents en les cèl·lules animals.

## **2.3 El vacúol**

El compartiment més voluminós de la majoria de les cèl·lules vegetals és una gran vesícula anomenada vacúol envoltada d'una membrana denominada tonoplast. Al conjunt de tots els vacúols d'una cèl·lula se l'anomena vacuoma i pot trobar-se en dos estats intercanviables: en uns pocs vacúols grans o en molts de petits. Generalment ocupa més del 30% del volum cel·lular, encara que pot variar des d'un 5 a un 90% depenent del tipus de cèl·lula.

Els vacúols provenen de la fusió progressiva de vesícules derivades del complex de Golgi. Estructuralment i funcionalment estan relacionades amb els lisosomes de les cèl·lules animals i poden contenir una àmplia varietat d'enzims hidrolítics. La composició varia segons les espècies, els òrgans, els teixits i fins i tot d'una cèl·lula a una altra. De vegades es tracta de substàncies

que si es trobaren lliures al citosol serien nocives per a la cèl·lula, com és el cas de l'opi o dels ions sodi. Altres vegades són substàncies amb funció metabòlica. Per exemple, en plantes suculentas, l'àcid màlic format per la nit s'emmagatzema en el vacúol fins a l'endemà quan l'energia de la llum del Sol el transforma en sucre. Un altre cas són les proteïnes de reserva de moltes llavors i, per últim, algunes substàncies que participen en les interaccions de la planta amb altres éssers vius, com és el cas dels pigments, que confereixen color als pètals de les flors per atreure insectes, o les substàncies que actuen com a verí, per exemple els alcaloides que inhibeixen la digestió.

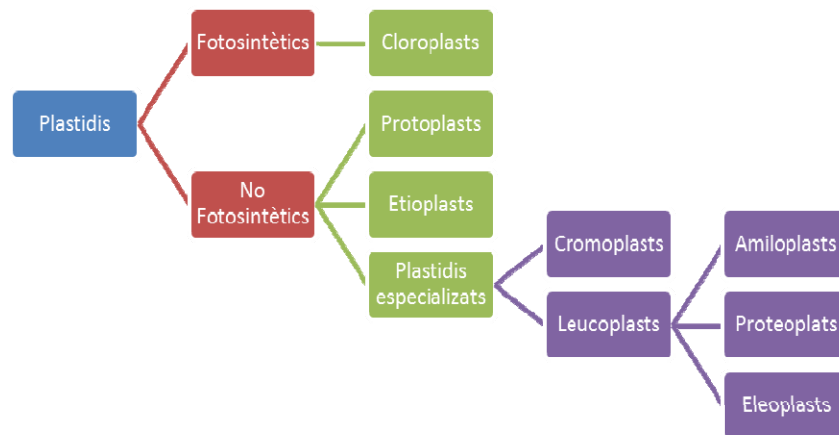
Com que les molècules que emmagatzema el vacúol son tan diverses, també té una àmplia varietat de funcions:

- ✓ Pot actuar com a òrgan d'emmagatzematge tant de nutrients com de productes de deixalla.
- ✓ És equivalent al compartiment lisosòmic.
- ✓ Regula la pressió de turgència, la qual, al seu torn, controla l'expansió cel·lular durant el creixement i confereix rigidesa mecànica als teixits.
- ✓ Desintoxicació cel·lular.
- ✓ Moltes proteïnes del tonoplast són aquaporines (30-50%), transportadors específics, bombes de protons, i fins i tot proteïnes integrals que permeten la relació del vacúol amb altres orgànuls, com ara el complex de Golgi.

## 2.4 Els plastidis

Com el mot *plast* suggereix, aquests orgànuls són plàstics tant en la forma com en la funció. Per això, podem trobar una gran varietat de tipus de plastidis segons l'estat de diferenciació cel·lular i dels diferents òrgans de les plantes.

Podem dividir els plastidis en dos grups principals: fotosintètics i no fotosintètics. Els primers són els **cloroplasts**, mentre que el segon grup és més heterogeni i inclou els **proplasts** (els precursors dels plastidis, abundants en cèl·lules meristemàtiques), els **etioplasts** (que es desenvolupen quan la planta creix en la foscor) i plastidis especialitzats funcionalment madurs: **cromoplasts** (contenen pigments carotenoides i es localitzen en fruits, pètals i sèpals) i **leucoplasts** que, al seu torn, i en funció de la substància que emmagatzemen, poden ser amiloplasts, proteoplasts i eleoplasts.



Pel que fa als **cloroplasts**, la seua funció es primordial per a la vida: tots els animals i la major part dels microorganismes depenen de la ingestió continuada de grans quantitats de compostos orgànics que obtenen de l'entorn. A partir d'aquests compostos fabriquen els esquelets carbonats per a la biosíntesi, i de l'oxidació n'obtenen l'energia metabòlica que impulsarà tots els processos cel·lulars. De fet, pràcticament tots els materials orgànics han sigut prèviament produïts pels organismes fotosintètics que utilitzen els electrons de l'aigua i l'energia de la llum de sol per a convertir el diòxid de carboni atmosfèric en compostos orgànics. A més, en aquest procés, s'allibera l'oxigen necessari per a la fosforilació oxidativa.

En els vegetals superiors, els cloroplasts tenen la forma de discos lenticulars de 3 a 10 microns de diàmetre. Són de color verd atès que contenen un pigment d'aquest color: la clorofil·la. Cada cloroplast està separat del citosol per un *embolcall* format per dues membranes concèntriques, la membrana externa, molt permeable, i la membrana interna, molt menys permeable. Entre les dues deixen un espai denominat *espai intermembrana* i la *membrana interna* tanca un espai central denominat *estroma*, anàleg a la matriu mitocondrial, que presenta diversos enzims, ribosomes, RNA i DNA. No obstant això, hi ha una diferència important entre els cloroplasts i el mitocondri. La membrana interna no presenta crestes, sinó un conjunt de sacs aplanats anomenats *tilacoides*, que delimiten un espai intern denominat *espai intratilacoidal*. Els tilacoides es poden trobar apilats els uns sobre els altres; en aquest cas, al conjunt se li denomina *grana*. Els sacs que uneixen uns grana amb uns altres es denominen *tilacoides de l'estroma*.

En la pàgina web següent podeu observar esquemes i imatges ultraestructurals de cloroplasts de diferents cèl·lules i d'altres tipus de plastis:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/gencell/plas3/0121n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/gencell/plas3/0121n.html)

## 2.5 Reticle endoplasmàtic

La característica que distingeix el reticle endoplasmàtic (RE) de la cèl·lula vegetal és que forma un *contínuum* en la planta gràcies a les connexions entre els plasmodesmes. A més, una altra diferència és la intrincada xarxa de l'RE en el fragmoplast, la regió equatorial del fus acromàtic d'una cèl·lula vegetal



sobre la qual es forma la placa cel·lular. Però l'aspecte més destacable de les plantes respecte l'RE, és el fet que en teixits especialitzats aquest orgàdul pot servir per a l'emmagatzematge, com és el cas de les llavors, en un procés mediatitzat per una família de proteïnes, les prolamines, molt abundants en els cereals.

De la mateixa manera que en les cèl·lules animals, l'abundància d'RE en la cèl·lula vegetal reflecteix l'estat funcional de la cèl·lula pel que fa a la síntesis de proteïnes destinades a la secreció. Així, per exemple, els grànuls d'aleurona en l'endosperma de les llavors presenten un RE molt desenvolupat.

Una característica única de l'RE de la cèl·lula vegetal és la gran quantitat de còpies dels gens que codifiquen els motius per a la retenció i modificació postranslacional de les proteïnes solubles en l'RE (per exemple el motiu C-terminal KDEL). L'explicació podria ser-ne que les plantes han de suportar una variabilitat de condicions ambientals major que els animals. Pel que fa a l'exportació de les proteïnes, encara que en plantes s'han trobat els gens que codifiquen les proteïnes de coberta COPII, encara no s'han pogut visualitzar vesícules recobertes amb aquesta proteïna. Sembla probable que l'exportació de proteïnes pugui tenir lloc segons aquesta via, però també s'han suggerit altres vies per a l'exportació independentment del complex de Golgi.

## 2.6 Complex de Golgi

La principal funció del complex de Golgi és la secreció de proteïnes, bé destinades a la superfície cel·lular, al vacúol o a la formació de la paret cel·lular. En la pàgina web següent podeu observar una imatge d'un dictiosoma prop de la paret cel·lular:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/nature/unique/np003.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/nature/unique/np003.html).

A excepció de la cel·lulosa i la cal·losa, tots els carbohidrats, com ara les hemicel·luloses i les pectines, són modificats en el complex de Golgi per l'acció de les glicosil-transferases. Funcionalment, les primeres etapes de la N-glicosilació són similars a les de les cèl·lules animals, però en les etapes finals hem de destacar que no hi ha N-acetilneuramínic, sinó  $\beta$ 1-2 xilosa. A més, en la O-glicosilació, s'utilitzen sucres diferents dels de les cèl·lules animals, i la hidroxiprolina, la serina i la treonina freqüentment estan glicosilades.

## 2.7 Peroxisomes

Els peroxisomes, glioxisomes o microcossos són orgànuls que participen en el metabolisme del peròxid d'hidrogen i en l'oxidació dels àcids grassos. Tots contenen catalasa, però també poden contenir peroxidasa i urac oxidasa i, en plantes, llevats i protozoos realitzen un ampli espectre de funcions. Per exemple en fongs, participen en la biosíntesi de penicil·lina i la degradació de metanol, en els tripanosomes participen en la glicolisi i, en plantes, participen en les següents funcions:

- ✓ En les llavors de les oleaginoses, participen en el cicle del glioxilat, responsable de la mobilització de les reserves lipídiques per a formar glúcids. En aquest cas s'anomenen *glioxisomes*. Aquests orgànuls també estan presents en els òrgans senescents on reciclen els lípids de les membranes cel·lulars, i en les fulles, on reciclen el glicolat, un producte de la fotorespiració.
- ✓ En la fotorespiració, és a dir, el procés metabòlic en què s'utilitza l'oxigen per oxidar substrats amb despesa del poder reductor obtingut en la fotosíntesi, els peroxisomes s'observen prop dels cloroplasts i mitocondris, ja que són els orgànuls amb els quals participen en aquestes reaccions.
- ✓ En les arrels d'algunes lleguminoses, concretament en els nòduls radiculars, els peroxisomes participen en el metabolisme del nitrogen. Concretament, la urata oxidasa transforma els urats en al·lantoïna.

## 2.8 Mitocondris

Estructuralment, els mitocondris de les cèl·lules vegetals són igual que en la resta de les cèl·lules eucariotes i tenen la mateixa funció, la respiració, per a proporcionar l'ATP necessari en els processos metabòlics. Però, a més, els mitocondris de les plantes participen en la senyalització cel·lular. Les espècies reactives a l'oxigen (ROS) generades pel mitocondri podrien tenir un paper primordial en la senyalització cel·lular, però encara no es coneixen bé aquestes vies.

Com a característiques particulars dels mitocondris vegetals cal destacar la presència d'una oxidasa terminal alternativa (AOX) en la cadena de transport electrònic que no contribueix a generar el gradient de protons, i conseqüentment, redueix la producció d'ATP. La via d'AOX deté el flux de protons entre els complexos III i IV, i s'allibera energia en forma de calor. Es tracta d'una manera de reduir la producció de ROS en condicions d'estrès de la següent forma: la saturació de la cadena de transport electrònic produeix ROS, els quals activen l'AOX. L'activació de l'AOX pot, aleshores, reduir la producció de ROS.

Una altra característica particular dels mitocondris de les plantes és el genoma mitocondrial. El mtDNA és molt variable en grandària i molt més gran que el de metazous (208-2400kb en plantes i 14-21 en metazous), encara que tots els mtDNA codifiquen proteïnes similars. En *Arabidopsis* es coneixen 58 gens que codifiquen:

- ✓ 3 rRNA.
- ✓ 7 gens que codifiquen proteïnes de la subunitat petita del ribosoma.
- ✓ 3 gens que codifiquen proteïnes de la subunitat gran del ribosoma.
- ✓ 16 tRNA (es requereix importar tRNA del citoplasma per a la síntesi de proteïnes).
- ✓ Citocrom b
- ✓ 9 subunitats del complex I

- ✓ 3 subunitats del complex IV
- ✓ 3 subunitats de la ATP sintetasa.
- ✓ 4 gens estan implicats en la biogènesi del citocrom c.

La major part de les proteïnes mitocondrials són codificades pel DNA nuclear i importades al mitocondri a través de la maquinària de translocació.

## **2.9 El citoesquelet**

Les cèl·lules vegetals tenen filaments d'actina i microtúbuls, amb una estructura idèntica a la de les cèl·lules animals. Però, la presència de filaments intermedis al citosol és discutida.

### **2.9.1 Microtúbuls**

En les cèl·lules vegetals, els microtúbuls tenen una funció important en el manteniment de la forma cel·lular, ja que influeixen en la formació de la paret cel·lular. Així, durant la interfase, la major part dels microtúbuls es localitzen davall de la membrana plasmàtica formant una zona cortical. Com que les microfibril·les de cel·lulosa i aquests microtúbuls corticals estan alineats en la mateixa direcció, es pensa que els microtúbuls influeixen en els enzims que sintetitzen la cel·lulosa. Com que la orientació de les microfibril·les de cel·lulosa participa directament en la determinació del creixement cel·lular, podem dir que els microtúbuls tenen un paper indirecte en el manteniment de la forma i creixement de la cèl·lula vegetal.

A més, els microtúbuls participen en l'organització interna de la cèl·lula vegetal, com ho indica el fet que el tractament de la cèl·lula amb agents que provoquen la disrupció dels microtúbuls, com ara la colquicina, desorganitza el reticle endoplasmàtic i el complex de Golgi.

### **2.9.2 Filaments d'actina**

Els filaments d'actina, formats per unitats de actina-G (subunitats globulars de la proteïna actina), en les cèl·lules vegetals participen en processos de motilitat, com és el cas del moviment de vesícules, la formació del tub pol·línic i la citocinesi. De fet, les cèl·lules vegetals depenen dels filaments d'actina per al transport a gran distància de vesícules i d'òrgànuls.

### **2.9.3 Filaments intermedis**

Com en el cas de les cèl·lules animals, les cèl·lules vegetals presenten filaments intermedis anomenats làmines, que constitueixen la làmina nuclear situada en la part interna de l'embolcall nuclear. Però, en el citosol, els filaments intermedis sols s'han observat en cèl·lules animals sotmeses a tensió física, com ara el cas de les neurones, les cèl·lules musculars i les epitelials.

## 2.10 La paret cel·lular

La membrana plasmàtica de les cèl·lules vegetals està envoltada d'una matriu extracel·lular especialitzada, un embolcall gruixut i consistent que constitueix la paret cel·lular. Van ser precisament les parets cel·lulars del suro, visibles en el microscopi, les estructures que en 1665 van permetre a Rober Hooke distingir les cèl·lules i anomenar-les així (encara que no li va atribuir el significat actual de cèl·lula).

Com que els vegetals han desenvolupat una paret cel·lular relativament rígida (de 0.1 a 10 micròmetres), les plantes han renunciat a la capacitat de desplaçar-se i gairebé totes les diferències entre vegetals i animals quant a fisiologia (nutrició, osmoregulació, creixement, reproducció, comunicació, etc) són atribuïbles a aquest fet.

Quant a la funció podem destacar:

- ✓ Funció mecànica: constitueix l'habitable de la cèl·lula i li confereix la forma. A més, cada paret cel·lular interactua amb la de les veïnes, les uneix i forma la planta.
- ✓ Controla el volum cel·lular durant els processos de creixement.
- ✓ Protegeix la cèl·lula de l'entrada de patògens, i per tant, té també funció de protecció o de defensa.
- ✓ Transport de fluids, ja que forma conductes per a la circulació de l'aigua i les substàncies nutritives per tota la planta.
- ✓ Comunicació intercel·lular. Encara que les cèl·lules estan confinades dins de la paret, hi ha una comunicació directa cèl·lula-cèl·lula a través de plasmodesmes, petits conductes citoplasmàtics revestits de membrana que travessen les parets cel·lulars, comuniquen les cèl·lules adjacents i permeten el pas de petites molècules. A més, diversos oligosacàrids generats per hidròlisi parcial dels polisacàrids de la paret actuen com a hormones o molècules de senyalització i regulen el creixement, el desenvolupament i el metabolisme. Aquests oligosacàrids s'anomenen oligosacarines.

En resum, la paret cel·lular fa les funcions anàlogues a la pell, l'esquelet i el sistema circulatori dels animals. Per a dur a terme aquestes funcions, les cèl·lules desenvolupen parets cel·lulars de composicions i estructures variades, de manera que els diferents tipus cel·lulars d'una planta es reconeixen per la forma i naturalesa de les parets. Encara que la paret cel·lular presenta unes connotacions de rigidesa i manteniment de forma, s'ha de considerar com una matriu extracel·lular amb propietats dinàmiques: la composició canvia durant el creixement, la diferenciació i en resposta a l'estrès ambiental i a l'atac per part d'organismes patògens. També està implicada en processos de reconeixement i senyalització cel·lular. Pot viure molt més temps que el protoplast que la sintetitza; així, en el suro, la paret cel·lular continua protegint el tronc durant molts anys després que el protoplast ha mort.

Tradicionalment es considera que la paret cel·lular pot ser primària o secundària. La paret cel·lular primària és la primera que es forma en una cèl·lula jove; en moltes cèl·lules és l'única paret que es desenvolupa, i les

cèl·lules que la presenten es caracteritzen per tenir un creixement actiu. La cèl·lula completament desenvolupada pot conservar la paret primària, de vegades engrossint-la considerablement, o en certs casos, dipositar altres capes de composició diferent. Aquesta paret és la paret cel·lular secundària. En la pàgina web següent podeu observar esquemes i imatges de l'estructura de la paret cel·lular i dels diferents components químics:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/cellwall/origin1/070229.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/cellwall/origin1/070229.html)

### 2.10.1 Composició química de la paret cel·lular

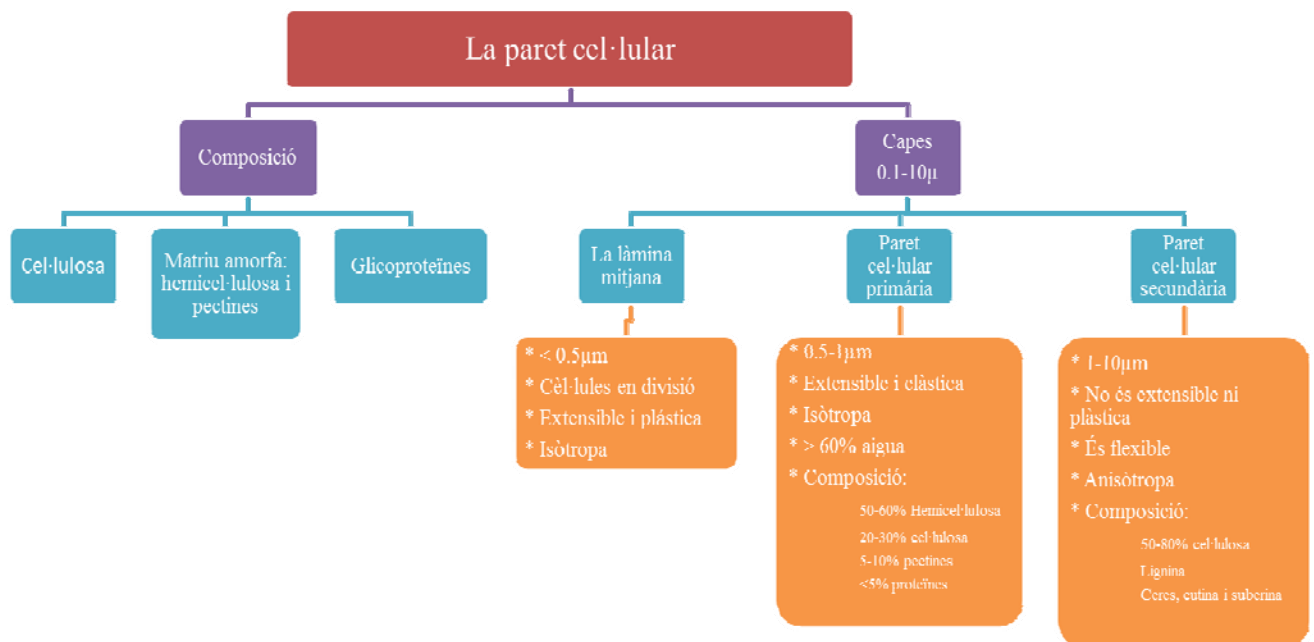
La paret és una matriu extracel·lular molt hidratada, constituïda per una xarxa de fibres d'un polisacàrid, la cel·lulosa, inserides en una matriu amorfa de polisacàrids.

La **cel·lulosa** representa la macromolècula més abundant a la terra. Una molècula de cel·lulosa consta d'una cadena lineal de 500 residus de glucosa units covalentment mitjançant enllaços glicosídics  $\beta$ -1-4. Diverses cadenes paral·leles s'uneixen mitjançant enllaços d'hidrogen i formen un feix de 60 a 70 cadenes de cel·lulosa. Aquests agregats cristal·lins es denominen microfibril·les de cel·lulosa. La gran quantitat de ponts d'hidrogen entre aquestes molècules és el responsable primari de la rigidesa de la paret cel·lular.

La matriu amorfa està constituïda **d'hemicel·lulosa i pectines**. L'hemicel·lulosa pertany a un grup heterogeni de polisacàrids ramificats que es fixen intensament entre ells i amb la superfície de cada microfibril·la de cel·lulosa (sense formar enllaços covalents). Les pectines són també polisacàrids heterogenis ramificats que contenen nombrosos residus d'àcid galacturònic carregat negativament. Com a conseqüència d'això, les pectines estan fortament hidratades i unides a cations com el calci formant un gel semirígid.

A més d'aquestes tres classes de polisacàrids, la paret cel·lular també està constituïda per glicoproteïnes, que constitueixen fins a un 10% del pes sec de la paret. Curiosament, al voltant del 30% dels residus de les glicoproteïnes són d'hidroxi prolina (com succeeix en el col·lagen) i tenen un paper rellevant de tipus estructural o enzimàtic.

En la paret cel·lular es distingeixen tres capes, que de fora cap a dins són: *làmina mitjana, paret primària i paret secundària*.



### 2.10.1.1 La làmina mitjana

És una capa molt fina ( $< 0,5 \mu\text{m}$  de gruix) que se situa entre les parets primàries de dues cèl·lules veïnes i en constitueix el material de cohesió. Abunda en la paret de les cèl·lules en divisió, ja que s'origina a partir del fragmoplast durant la citocinesi. És, per tant, la capa més externa de la paret i està formada principalment per substàncies pèctiques de caràcter àcid, però els detalls moleculars de la làmina mitjana encara són objecte d'investigació.

És extensible, molt plàstica i no desvia la llum polaritzada (isòtropa). Es tenyeix amb vermell de ruteni per a la microscòpia òptica i al microscopi electrònic és fortament electronegativa.

### 2.10.1.2 Paret cel·lular primària

La paret que s'ha dipositat durant el creixement s'anomena *primària*. És extensible i elàstica, amb una mida de  $0,5$  a  $1 \mu\text{m}$ , però algunes parets primàries, com les del col·lènquima poden arribar a  $10 \mu\text{m}$ . Està molt hidratada ( $> 60\%$  d'aigua) i predominen les hemicel·luloses (50-60% del pes sec) sobre la cel·lulosa (20-30%) i les substàncies pèctiques (5-10%). Les proteïnes representen menys del 5%.

### 2.10.1.3 Paret cel·lular secundària

Durant la diferenciació cel·lular, quan la cèl·lula ha acabat el procés d'elongació, la paret cel·lular primària s'amplia formant la paret cel·lular secundària per l'addició de més capes de cel·lulosa o bé per l'addició de capes de composició química diferent. Aquesta paret cel·lular secundària, que pot tenir un diàmetre major de  $10 \mu\text{m}$ , es diposita entre la membrana plasmàtica i la paret primària, de vegades en capes successives. La paret secundària desvia la llum polaritzada (anisòtropa) i no és extensible ni plàstica, però és flexible.

Progressivament, durant la transició de paret primària a secundària l'aigua es va perdent, la qual cosa fa que la paret secundària siga considerablement més densa que la paret primària. Com que les pectines no hi continuen dipositant-se, la cel·lulosa (50-80% del pes sec) s'hi converteix en el compost predominant.

Per adaptar-se a les diferents necessitats de les cèl·lules diferenciades, la paret cel·lular es modifica per dipòsit o impregnació de macromolècules especials. Entre els compostos que modifiquen la paret trobem:

- **Lignina.** Després de la cel·lulosa, la lignina és la substància més abundant a la biosfera (del 15% al 35%). Es tracta d'un polímer altament insoluble format per unitats fenòliques d'alcohols aromàtics derivats del fenol propà. Se sintetitza al citoplasma a partir de fenilalanina i, una vegada formada, se segrega a la paret prop dels polisacàrids pèctics. Després s'estén a la paret primària i a la secundària. A mesura que augmenta la quantitat de lignina a la paret, l'aigua és substituïda pel polímer i la paret es va fent més rígida.

És el component de naturalesa no polisacàridica més abundant de les parets cel·lulars dels espermatòfits i dels pteridòfits, especialment en els vasos xilemàtics i les traqueïdes, encara que petites quantitats de lignina poden dipositar-se en les parets primàries d'altres tipus cel·lulars, especialment en resposta a l'estrès.

El contingut de lignina en els teixits pot canviar quantitativa i qualitativament en resposta a diversos estímuls. Per exemple, en cultius de teixits la formació de lignina pot ser induïda per diversos tractaments, especialment hormonals o en resposta a microorganismes patògens.

Pel que fa al paper biològic de la lignina, cal destacar que dona lloc a la fusta, proporciona força física a la planta i impedeix l'entrada d'aire en els vasos xilemàtics, la qual cosa trencaria la tensió de la columna d'aigua com a conseqüència de la transpiració. A més, disminueix l'efectivitat dels enzims microbians en la digestió de la planta i pot ser que tinga propietats antitumorals i antivíriques.

És una substància molt estable (no es renova) i presenta autofluorescència. Es tenyeix de color roig amb la safranina i és metacromàtica amb el blau de toluïdina i la tionina.

- **Ceres, cutina i suberina.** Es localitzen en la part externa (en contacte amb el medi ambient) de la majoria de les cèl·lules epidèrmiques, de manera que formen una cutícula hidròfoba que contribueix a la protecció de la planta contra la infecció, el dany mecànic, la pèrdua d'aigua i la radiació nociva de la llum ultraviolada. La cutina és un polímer d'àcids grassos de cadena llarga, les ceres són èsters d'alcohols de cadena llarga i àcids grassos i la suberina també és un compost lipofílic que es diposita en el suro, produït prop del fel·logen en la superfície de la tija de moltes plantes.

#### 2.10.1.4 Transport de substàncies entre cèl·lules. Plasmodesmes i porus

Totes les cèl·lules intercanvien substàncies a través de la membrana plasmàtica i responen a senyals químics i físics de l'entorn. A més, en el cas de les cèl·lules vegetals, moltes molècules i senyals químics han de travessar la paret. Com que es tracta d'una matriu extracel·lular altament hidratada (la paret primària conté al voltant d'un 60% d'aigua), l'aigua, els gasos i les petites molècules solubles s'hi difonen ràpidament. De fet, una paret de 15 µm de gruix només presenta un 10% de resistència al flux aquós entre el citoplasma i el medi extern; el 90% restant de la resistència és oposada per la membrana plasmàtica. En moltes parets cel·lulars, el diàmetre dels espais existents entre les macromolècules és de 5 nm, és a dir, suficientment petit per a les macromolècules globulars de pes molecular superior a 20000 daltons. Per tant, les plantes només poden captar molècules de baix pes molecular. De fet, tant les molècules de senyalització en vegetals com els reguladors del creixement (les fitohormones com ara l'auxina i la gibberel·lina) tenen pesos moleculars inferiors a 500 daltons.

El transport de substàncies entre les cèl·lules pot fer-se per dues vies: 1) a través de la paret o **transport apoplàstic** i 2) a través dels plasmodesmes o **transport simplàstic**. El cos de la planta, doncs, es pot dividir en dos compartiments: **apoplast**, format pel conjunt de les parets cel·lulars i els espais intercel·lulars, i el **simplast**, format per la massa citoplasmàtica o protoplasmes de les cèl·lules connectades per plasmodesmes

Per a facilitar l'intercanvi entre els protoplasts de cèl·lules veïnes, les cèl·lules vegetals han desenvolupat sistemes especials de comunicació: plasmodesmes i porus.

Els **plasmodesmes** són conductes especials amb un diàmetre de 20 a 40 nm, que connecten el citoplasma de les cèl·lules veïnes, de manera que permeten el pas d'ions i de petites molècules. En el centre del plasmodesme hi ha una estructura denominada *desmotúbul* que es continua amb els elements membranosos del reticle endoplasmàtic llis de les cèl·lules que entren en contacte. La gran majoria de plasmodesmes es formen en el moment de la divisió cel·lular, durant la citocinesi, quan elements del reticle endoplasmàtic queden atrapats en la nova paret cel·lular. D'aquesta manera, el pas de substàncies pot tenir lloc pel reticle, és a dir, per l'interior del desmotúbul o pel citoplasma, entre la membrana plasmàtica i el desmotúbul.

Els **porus** són zones de la paret que es mantenen primes fins i tot quan es forma la paret secundària. Són àrees que deixen passar substàncies entre dues cèl·lules, ja que estan travessades per gran quantitat de plasmodesmes. Generalment un porus en té un altre de complementari en la paret de la cèl·lula veïna i a la mateixa altura. La cavitat formada per la interrupció de la paret secundària, limitada per la prima paret primària s'anomena *cavitat del porus*. L'estructura que separa les dues cavitats d'un porus i que està formada per les dues parets primàries i la làmina mitjana s'anomena *membrana del porus*.

Els porus poden ser simples o areolats. En aquest últim cas són característics de les coníferes i els porus presenten un ressalt anular format per microfibrilles de cel·lulosa, anomenat *toro*. La membrana del porus és flexible i, en certes



condicions el toro pot ser desplaçat contra una de les obertures, cosa que regula la quantitat d'aigua que passa entre les cèl·lules veïnes. Quan el toro està en el centre del porus, l'aigua pot passar amb facilitat entre les dues cèl·lules; quan el toro està recolzat contra una de les obertures, el pas de l'aigua disminueix.

L'enllaç següent mostra imatges de plasmodesmes i porus:

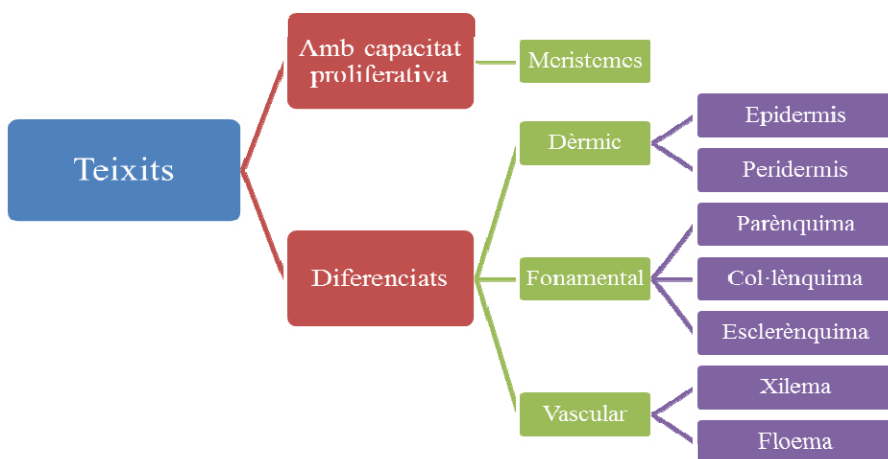
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/cellwall/pits2/070228.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/cellwall/pits2/070228.html)



### 3 Meristemes

Una planta vascular es desenvolupa a partir d'un zigot, el qual es transforma en embrió i, finalment, en l'espòròfit adult. Aquest desenvolupament implica la divisió, l'augment de grandària i la diferenciació de les cèl·lules, i una organització cel·lular en teixits. En els primers estadis del desenvolupament de l'embrió, pràcticament totes les cèl·lules es divideixen. Més tard, les divisions cel·lulars i la proliferació queden restringides a parts especials de la planta que mantindran sempre la capacitat proliferativa. Aquests teixits amb capacitat de divisió són els **meristemes**. La resta dels teixits vegetals diferenciats es classifiquen en tres sistemes:

- ✓ **Dèrmic**. S'especialitza en la protecció de la planta. Inclou l'epidermis i la peridermis.
- ✓ **Fonamental**. És l'encarregat de fer la fotosíntesis i emmagatzemar aigua i nutrients. També confereix suport i resistència, i ompli l'espai entre el teixit dèrmic i el vascular. Inclou el parènquima, el col·lènquima i l'esclerènquima.
- ✓ **Vascular**. Transporta l'aigua i els nutrients per tota la planta. Consta del xilema i el floema.



### 3.1 Desenvolupament embrionari i creixement

Les dues cèl·lules formades com a resultat de la primera divisió del zigot n'estableixen la polaritat. La inferior es converteix en **suspensor**, una estructura multicel·lular que ancora l'embrió i l'ajuda a la incorporació dels nutrients de l'endosperma; la superior desenvoluparà l'embrió pròpiament dit. Primerament, la cèl·lula superior es divideix per a formar una cadena de cèl·lules, el **proembrió**. A mesura que la mitosi continua, es forma una esfera multicel·lular, l'**embrió globular**, que experimentarà la diferenciació tissular. Les dues grans masses de cèl·lules situades lateralment formaran els cotilèdons que, al principi confereixen a l'embrió la forma d'un cor. Posteriorment, l'embrió s'allarga i continua creixent fins a formar un **embrió madur**. Un grup de cèl·lules hi formarà l'**àpex caulinar** i un altre grup l'**àpex radicular**. Es tracta dels **meristemes primaris apicals**, caulinar i radicular, formats per cèl·lules indiferenciades que conserven les propietats embrionàries i, durant el desenvolupament de la planta, produeixen el creixement en longitud; a més, són els responsables de la formació de nous òrgans vegetatius.

La planta es forma per repeticions indefinides del meristema caulinar, de manera que quan acaba l'embriogènesi, la plàntula presenta la següent organització bàsica: nus, que consta d'una o diverses fulles i els corresponents primordis foliars (que poden funcionar com el meristema apical), i **entrenús**. En l'altre extrem de la planta, el meristema radicular assegura el creixement de l'arrel principal i de les secundàries. Aquest model iteratiu permet una important amplificació del nombre de meristemes disponibles i de la possibilitat de reconstituir siga les parts danyades, siga la capacitat per a la multiplicació vegetativa, capacitat important per als organismes fixos al sòl que no poden escapar a les condicions ambientals desfavorables. La pàgina següent mostra una imatge de les principals estructures primàries d'una planta:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/nature/basic/np010.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/nature/basic/np010.html)

El brot que emergeix de la llavor continua creixent fins a formar la planta adulta. Algunes parts de la planta, com ara la tija i l'arrel, creixen durant tota la vida; es diu que presenten **creixement indeterminat**. Des del punt de vista teòric, aquestes parts de la planta poden créixer sempre. Altres parts deixen de créixer quan arriben a una certa grandària: presenten **creixement determinat**. Les fulles i les flors són exemples d'estructures amb creixement determinat. Les dimensions d'aquestes estructures varien d'una espècie a una altra, depenent del programa genètic i de les condicions ambientals que poden limitar-ne el creixement.

### 3.2 Tipus i característiques morfològiques de les cèl·lules meristemàtiques

Els meristemes no desapareixen mai, ja que, en dividir-se aquestes cèl·lules, algunes estan ja determinades cap a un o diversos tipus cel·lulars. A les cèl·lules que sempre mantindran les característiques meristemàtiques les anomenen *cèl·lules inicials*, mentre que aquelles que es diferencien

posteriorment en les cèl·lules dels altres teixits reben el nom de *cèl·lules derivades de les inicials*.

Les cèl·lules inicials són, doncs, totipotents amb capacitat d'autoperpetuació. Les cèl·lules derivades són les cèl·lules que, després d'un procés de diferenciació i maduració, formaran el cos de la planta. Durant el creixement primari, els diferents grups de cèl·lules derivades (independentment del model de meristema apical) se solen denominar segons la part de la planta en què es diferenciaran. Així parlem de:

- ✓ **Protodermis:** és la capa de cèl·lules meristemàtiques que originarà l'epidermis.

En la pàgina següent podeu observar una imatge de la protodermis de *Coleus*.

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap6apmer/6.2-2.htm>

- ✓ **Procàmbium:** és la capa de cèl·lules que originarà els teixits vasculars primaris: xilema primari (protoxilema i metaxilema) i floema primari (protofloema i metafloema). Del procàmbium es formarà el càmbrum vascular en les plantes que presenten creixement secundari. En la pàgina següent podeu observar una imatge del procàmbium de *Coleus*

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap6apmer/6.2-1.htm>

- ✓ **Meristema fonamental:** és el grup de cèl·lules meristemàtiques que donarà origen a la resta dels teixits de la planta (fonamentalment, el parènquima).

Les cèl·lules meristemàtiques són petites i isodiamètriques, amb pocs espais intercel·lulars i una proporció citoplasma/nucli menor que en les cèl·lules diferenciades. La paret cel·lular és prima i està constituïda únicament per làmina mitjana i la paret primària. Tenen pocs orgànuls, el reticle endoplasmàtic és escàs però els ribosomes lliures són abundants. Els mitocondris són petits i amb poques crestes, i els únics plastidis presents són els proplastos. El grau de vacuolització és molt variable: en angiospermes, el més característic és la presència de múltiples vacúols petits dispersos per tot el citoplasma. No obstant això, en altres plantes (criptògames vasculars i algunes gimnospermes) s'hi observen uns pocs i grans vacúols.

Quan s'estudien els meristemes en el període de creixement de la planta, s'hi observen cèl·lules en totes les etapes del cicle cel·lular. Això indica que no existeix sincronia en la divisió cel·lular entre el conjunt de les cèl·lules meristemàtiques. Ara bé, aquesta asincronia és uniforme; és a dir, que el percentatge de cèl·lules que en un moment determinat es troben en cadascuna de les fases del cicle és constant sempre que les condicions ambientals siguin constants.

### 3.3 Classificació dels meristemes

Hi ha diverses classificacions dels meristemes atenent a diferents criteris, com ara la situació en la planta, el moment d'aparició, la continuïtat amb la línia

meristemàtica i el sentit del creixement. Però, les dues classificacions més utilitzades són les següents:

- ✓ **Segons la situació en la planta**, els meristemes es divideixen en: apicals, laterals i intercalars. Els **apicals** se situen en els extrems de les branques de la tija i de les arrels. Els **intercalars** es localitzen entre els teixits madurs, per exemple a la base dels entrenusos. Els **laterals** formen un cilindre situat a certa profunditat al voltant de les branques i les arrels. És el cas del cambium vascular i del fel·logen.
- ✓ **Segons el moment d'aparició** o de la manifestació, els meristemes poden ser: primaris i secundaris. Els meristemes **primaris** mantenen directament una continuïtat amb les cèl·lules meristemàtiques inicials i són els responsables del creixement en longitud de la planta. Els meristemes **secundaris** són laterals, procedeixen de la desdiferenciació d'altres teixits i són els responsables del creixement en gruix. En el cas que grans complexos de cèl·lules de caràcter meristemàtic, s'inclouen a l'interior de masses cel·lulars adultes, se'ls anomena **meristemes remanents**. Aquests últims romanen inactius fins que, en un moment determinat, inicien l'activitat.

La classificació dels meristemes més acceptada, ja que inclou les dues anteriors, és la següent:

### 3.3.1 Meristemes apicals

Situats en els àpexs de brots i d'arrels, provenen de cèl·lules embrionàries i causen el creixement en longitud durant la primera etapa del desenvolupament de la planta. Inclouen les cèl·lules inicials, les derivades i les cèl·lules en vies de diferenciació. Els meristemes apicals poden ser:

- ✓ Meristemes apicals **caulinars**, gràcies als quals creixeran els òrgans aeris: la tija i les fulles, i formaran els meristemes axilars (situats a la base de les fulles) i els òrgans reproductors. Entre els espermatòfits hi ha grans diferències quant a grandària (90 microns en gramínies, entre 130 i 200 microns en moltes dicotiledònies i 3,5 mm en *Cycas revoluta*), i en una secció medial solen ser més o menys convexos. En la pàgina següent podeu observar el meristema caulinar de *Coleus* sp. <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap6apmer/6.1-1.htm>
- ✓ Meristemes apicals **radiculars**. Donaran lloc a l'àpex radicular, pel qual anirà creixent l'arrel. Tenen forma cònica allargada i estan recoberts per la caliptra, que els protegeix de l'erosió provocada per la penetració de l'arrel en el sòl. En la pàgina següent podeu observar el meristema radicular de *Zea mays*. <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap6apmer/6.8-4a.htm>
- ✓ Meristemes **intercalars**. Se situen en la base dels entrenusos de les branques. Encara que els meristemes intercalars s'inclouen com a meristemes primaris, la primera regió de l'àpex caulinar no té encara entrenusos, sinó que apareixen més tard per divisions cel·lulars en els nusos (bases d'inserció de les fulles). Gràcies a l'activitat dels meristemes intercalars, els nusos acaben separats entre si per regions de creixement intercalar (els entrenusos).

### 3.3.2 Meristemes laterals o secundaris

Són responsables del creixement en gruix o secundari de la planta. Hi ha dos meristemes laterals:

- ✓ **El càmbium vascular.** Es disposa en cordons longitudinals o en un cilindre i augmenta el volum del sistema conductor. En les dicotiledònies llenyoses i en les gimnospermes, els teixits vasculars primaris de la tija i de l'arrel existeixen només durant un període relativament curt, ja que són substituïts per els teixits vasculars secundaris. En canvi, en moltes angiospermes herbàcies, i també en la majoria de les plantes vasculars inferiors, falta el càmbium o és vestigial.
- ✓ **El càmbium suberós o fel·logen** formarà l'escorça protectora de la planta. Produeix el súber, és a dir, capes de cèl·lules que moren i formen una coberta protectora del sistema vascular i dels teixits interns de la planta. Aquest meristema sol provenir de la desdiferenciació de cèl·lules parenquimàtiques, del col·lènquima i, fins i tot, de l'epidermis.





## 4 Teixits protectors

El primer teixit protector que recobreix externament el cos vegetal durant el creixement primari és l'**epidermis**. En moltes arrels, per davall de l'epidermis es forma un altre teixit primari: la **hipodermis** i el cilindre central vascular queda protegit per un teixit denominat **endodermis**. Durant el desenvolupament secundari, la tija i l'arrel augmenten el seu gruix i, com que les cèl·lules epidèrmiques no es multipliquen, l'epidermis es perd i la planta es recobreix d'un altre teixit protector secundari, la **peridermis**.

### 4.1 Epidermis

#### 4.1.1 Característiques generals: definició i funció

El mot *epidermis* deriva del grec, *epi*, que significa 'damunt', i de *derma*, que significa 'pell'. És la capa cel·lular més externa de les fulles, verticils florals, fruits, llavors, tiges i arrels. Manca en la caliptra de l'arrel i no està diferenciada en els meristemes apicals. Des del punt de vista morfològic i fisiològic no és un teixit homogeni, atès que hi ha moltes varietats i especialitzacions, com ara els tricomes i les glàndules.

Entre les funcions de l'epidermis podem destacar:

- ✓ Protecció mecànica externa o defensa contra els agents externs físics (sol, radiacions, calor) i els éssers vius (depredadors, microorganismes),
- ✓ Intercanvi de gasos i regulació de la transpiració per evitar la pèrdua d'aigua.
- ✓ Intercanvi d'informació entre el medi i l'interior de la planta.
- ✓ Secreció de substàncies a través de tricomes.
- ✓ En l'arrel, protegeix els teixits subjacents i absorbeix l'aigua del sòl.
- ✓ Actua com a magatzem d'aigua en plantes xeròfitas.

L'epidermis s'utilitza en taxonomia segons els criteris següents:

- ✓ Disposició de les cèl·lules
- ✓ Forma general de les cèl·lules

- ✓ Ornaments de les parets cel·lulars
- ✓ Secrecions de cera

### 4.1.2 Origen histogenètic

L'epidermis del brot i la de l'arrel s'originen del meristema caulinar i del radicular, respectivament.

### 4.1.3 Les cèl·lules epidèrmiques

L'epidermis està formada per cèl·lules vives amb paret primària, fortament unides per les parets laterals formant una capa compacta sense espais intercel·lulars.

#### 4.1.3.1 Forma i disposició

Les cèl·lules epidèrmiques poden presentar una àmplia varietat de formes i grandàries en relació amb el medi extern en què habitualment viu l'espècie, però en general són aplanades. En les fulles de les dicotiledònies les parets laterals solen ser sinuoses com a resultat de diferents tensions en la diferenciació de la fulla. En les fulles de les monocotiledònies les cèl·lules són allargades, gairebé hexagonals. En l'epidermis d'algunes fulles i pètals, la paret en contacte amb l'exterior desenvolupa protrusions papil·lars, moltes vegades secretores. Finalment, en les tiges solen tenir forma allargada. En les pàgines destinades a l'epidermis de la direcció web següent trobareu moltes imatges d'epidermis de parts diferents d'una planta i de plantes distintes: [http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap10epi/chapter\\_10.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap10epi/chapter_10.htm)

#### 4.1.3.2 Citoplasma de les cèl·lules epidèrmiques

Les cèl·lules epidèrmiques presenten molts mitocondris, reticle endoplasmàtic i complex de Golgi. Els plastidis solen ser proplasts o amiloplasts, però s'ha descrit la presència de cloroplasts en algunes plantes que viuen en condicions de poca il·luminació. També presenten un gran vacúol que pot contenir tanins, mucíl·lacs i cristalls proteics. Els pètals de moltes flors contenen antocians.

#### 4.1.3.3 Paret cel·lular

Les cèl·lules epidèrmiques només desenvolupen una paret cel·lular primària, el gruix de la qual pot ser molt variable. En alguns casos, com en l'epidermis de les fulles de coníferes i de moltes llavors, pot desenvolupar-se una paret secundària molt gruixuda que fins i tot està lignificada, i en les gramínies pot estar impregnada de suberina.

En la cara externa, hi ha una capa denominada *cutícula*, constituïda per una substància lipídica, la *cutina*, que es tenyeix de vermell amb el colorant Sudan IV. La cutícula es troba en tiges, fulles i porcions madures de l'arrel; és extremadament fina en les parts de l'arrel amb creixement actiu, en plantes aquàtiques i en plantes amb intens intercanvi gasós. La cutícula és impermeable a l'aigua i, per això, serveix per a defensar de la dessecació els teixits interns de la planta, així com per a evitar l'entrada d'aigua des de l'exterior. També té un important paper en la protecció contra les radiacions

infraroques i ultraviolades, ja que reflecteix fins a un 25% de les radiacions. En les pàgines següents podeu observar una imatge de la cutícula de *Ficus*: <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap10epi/10.2-14.htm>, de *Yucca* en <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap10epi/10.2-13.htm> i una altra, de microscòpia electrònica de *Salix fragilis* [http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/epide/epic4/33n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/epide/epic4/33n.html)

Sobre la superfície de la cutícula hi ha dipòsits de **cera** que poden tenir forma de grànuls o disposar-se en capes contínues. La cera dona l'aspecte llustrós i brillant de moltes fulles i fruits, i és molt important en la impermeabilització de la superfície de l'òrgan. Se li ha atribuït també un paper de defensa contra insectes i altres animals, i de filtre contra la radiació solar.

A més de ceres, en les cèl·lules epidèrmiques es poden observar **dipòsits de sals** en forma de cristalls. Aquests dipòsits es troben tant en la superfície de la cutícula com en la paret cel·lular. En moltes plantes (falgueres, gramínies, palmeres), la paret cel·lular està molt mineralitzada per la presència de dipòsits cristal·lins de sals de sílice i de  $\text{SiO}_2$ , que es distribueixen homogèniament entre la cel·lulosa i la cutina. D'altra banda, la mineralització amb carbonat càlcic ( $\text{CO}_3\text{Ca}$ ) s'observa en algunes cèl·lules epidèrmiques de les fulles de les moràcies. Es tracta de concrecions esfèriques calcificades anomenades *cistòlits*.

En les cares radials i tangencial interna, la paret presenta nombrosos porus i plasmodesmes. En la cara superficial hi ha uns plasmodesmes d'un diàmetre major de l'habitual anomenats *ectodesmes*, que serveixen per a la secreció de substàncies a l'exterior, encara que no travessen la cutícula.

Podeu observar imatges d'epidermis de diferents espècies i localitzacions en la planta, així com de diferents tipus cel·lulars de l'epidermis en:

[http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap10epi/chapter\\_10.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap10epi/chapter_10.htm)  
<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/epidermis.htm>

#### 4.1.3.4 Cèl·lules epidèrmiques especials

- **Cèl·lules buliformes**

En l'epidermis de fulles de gramínies i d'altres monocotiledònies, les cèl·lules buliformes es caracteritzen per la presència d'un gran vacúol amb un alt contingut en aigua. Són més grans que la resta de cèl·lules epidèrmiques i manquen de cloroplasts. La paret és prima, i consisteix només en paret primària recoberta per cutícula en la cara superficial. En una secció transversal de la fulla s'hi observen disposades en forma de ve: la cèl·lula central —la més enfonsada— és la més gran; a banda i banda queden les altres cèl·lules que disminueixen progressivament de grandària en allunyar-se del centre. Podeu observar cèl·lules buliformes en:

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap10epi/10.5-3.htm>

Es pensa que aquestes cèl·lules intervenen en l'enrotllament i desenrotllament de les fulles mitjançant moviments hidrostàtics (obertura condicionada per l'absorció d'aigua i tancament promogut per la pèrdua d'aigua). Alguns autors consideren que també participen en l'obertura de les fulles joves en desenvolupament.

## • Estomes

Els estomes són obertures que permeten la comunicació de les zones profundes de la tija i de les fulles amb l'ambient. Són molt abundants en les fulles, on se solen disposar en la superfície abaxial; per contra, manquen en els òrgans o en les plantes que no estan en contacte amb l'aire, com les arrels i les plantes aquàtiques. Quant a la disposició, en monocotiledònies, amb fulles paral·lelinèrvies, els estomes s'hi ordenen en filera ([http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/epide/stoma3/0521n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/epide/stoma3/0521n.html)), mentre que en les dicotiledònies, amb fulles de venació reticulada, els estomes es distribueixen en mosaic sense ordre aparent ([http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/epide/stoma3/mg0368.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/epide/stoma3/mg0368.html)).

Els estomes estan constituïts per dues cèl·lules estomàtiques, de forma arnyonada, que es disposen simètriques i acoblades de manera que deixen una obertura o ostíol. Per fora hi ha cèl·lules annexes, que són també cèl·lules epidèrmiques modificades. Per davall de l'estoma es forma una petita cavitat, la càmera subestomàtica, que comunica amb tota la xarxa d'espais intercel·lulars subjacents  
<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap10epi/10.3-10.htm>.

Les cèl·lules estomàtiques són cèl·lules vives amb un gran nucli i molts cloroplasts, mitocondris, reticle endoplasmàtic, dictiosomes i vacúols:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/epide/stoma3/popln.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/epide/stoma3/popln.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/epide/stoma3/10n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/epide/stoma3/10n.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/epide/stoma3/070703.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/epide/stoma3/070703.html)

Hi ha plasmodesmes que uneixen les dues cèl·lules estomàtiques de manera que funcionen com una unitat fisiològica, però no se solen observar plasmodesmes entre les cèl·lules estomàtiques i les annexes. Hi ha abundants grans de midó, que es dissolen per tornar-se'n a regenerar i causar les variacions en la pressió osmòtica que modifiquen la turgència cel·lular per a regular l'obertura i el tancament de l'estoma.

## • Revestiments pilosos o tricomes

Els pèls o tricomes són excrescències epidèrmiques damunt la superfície de qualsevol òrgan. Es formen a partir de cèl·lules de l'estrat epidèrmic que s'allarguen o proliferen i solen estar revestits per la cutícula. Són molt variats i complexos: alguns són cèl·lules mortes, buides; d'altres estan formats per cèl·lules vives i poden ésser simples, ramificats, asteriformes, etc. A més n'hi ha d'unicel·lulars i de pluricel·lulars.

Les funcions més usuals dels tricomes són:

- ✓ Protecció de l'excés d'irradiació solar i de l'evaporació excessives, així com dels canvis de temperatura, etc. Per exemple, trobem tricomes d'aquest tipus en les fulles d'olivera (Figura 4.1).
- ✓ Protecció contra els animals, com és el cas dels pèls urticants de les ortigues.

- ✓ En plantes trepadores donen suport i ajuden a la fixació al substrat.
- ✓ Secreció de diverses substàncies, com ara perfums, nèctars, terpens, etc., per atraure insectes pol·linitzadors. En aquest cas es tracta dels tricomes glandulars.
- ✓ Finalment, els pèls radiculars són tricomes responsables de l'absorció d'aigua. Es tracta d'elongacions tubulars de les cèl·lules epidèrmiques de l'arrel de 80-1500  $\mu\text{m}$  de longitud per 5-17  $\mu\text{m}$  de diàmetre. Tenen grans vacúols i les parets són molt primes.

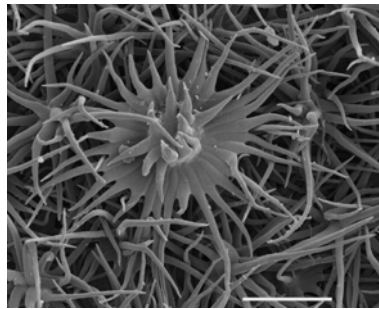
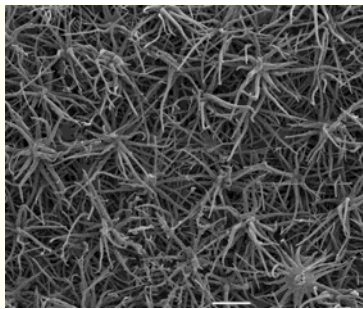
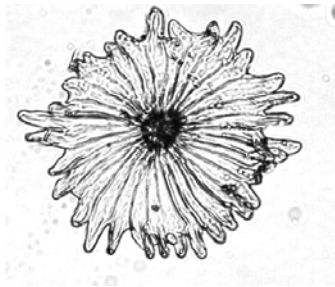


Figura 4.1. Tricoma de fulla de l'olivera. La imatge superior correspon a una micrografia òptica i les dues inferiors a imatges obtingudes amb un microscopi electrònic de rastreig.

En l'adreça d'Internet següent podeu trobar imatges de diferents tricomes secretors:

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/externalsecretorystructures.htm>

i de no secretors en:

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/non-secretorytrichomes.htm>

## 4.2 Hipodermis

És una capa o diverses capes de cèl·lules presents en moltes arrels, situada immediatament per davall de l'epidermis, la qual cosa fa que parega una epidermis multiestratificada. No obstant això, les cèl·lules hipodèrmiques no es formen de la protodermis, sinó per diferenciació de la zona més externa del parènquima cortical.

### 4.3 Endodermis

L'endodermis és una capa formada d'un únic estrat de cèl·lules, situada per damunt del pericicle i per sota del parènquima cortical, amb la funció d'aïllar masses de teixits interns. És característica de les arrels, bé que també es presenta en algunes tiges. Està formada per una única capa de cèl·lules d'aspecte epidèrmic, però amb grans vacúols. La paret cel·lular es caracteritza per presentar un dipòsit de suberina i de lignina, que forma una banda al voltant de cada cèl·lula denominada **banda de Caspary**; per tant, la banda de Caspary forma un cilindre al voltant del feix vascular. Al mateix nivell d'aquestes bandes, les membranes apareixen totalment soldades i el citoplasma s'hi manté estretament unit de manera que obliga l'aigua absorbida a travessar el protoplast d'aquestes cèl·lules abans d'accedir als vasos conductors.

En les gimnospermes i dicotiledònies amb creixement secundari, l'endodermis es perd amb el desenvolupament del sistema vascular i la formació de la peridermis.

Podeu observar imatges d'endodermis i la banda de Caspary en:

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/endodermis.htm>

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootprim/strip3/103006.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootprim/strip3/103006.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootprim/strip3/103015.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootprim/strip3/103015.html)

### 4.4 Teixits protectors secundaris: peridermis

L'epidermis no pot augmentar la superfície per a seguir el creixement secundari dels diferents òrgans que en presenten; per aquesta raó, només constitueix el revestiment de les tiges joves i, en general, de totes aquelles parts de la planta que no tenen un creixement secundari molt intens. Per contra, en els llocs de la planta que presenten creixement secundari, es forma un nou revestiment, la **peridermis**, per a substituir l'epidermis.

La formació de la peridermis comença amb la formació d'un meristema secundari denominat fel·logen, que com a resultat de l'activitat produeix súber o suro cap a l'exterior i felodermis cap a l'interior. Així, l'epidermis es trenca i es substituïda per la peridermis. El súber pot reduir-se a uns quants estrats, o bé desenvolupar-se molt i formar capes de diversos centímetres de gruix. Així doncs, la peridermis comprèn, de fora endins:

- ✓ Diverses capes de súber.
- ✓ Una de fel·logen.
- ✓ Diverses de felodermis.

En les pàgines següents podeu observar l'estructura de la peridermis:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/periderm/origin1/mg0478.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/periderm/origin1/mg0478.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/periderm/phellogen2/21n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/periderm/phellogen2/21n.html)

[http://www.sbs.utexas.edu/mauseh/web/lab/webchap17bark/chapter\\_17.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseh/web/lab/webchap17bark/chapter_17.htm)

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseh/web/lab/webchap17bark/17.2-1.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/periderm.htm>

Pot haver-hi una sola capa de fel·logen envoltant la tija. Cada any es forma una capa nova similar, a més profunditat, com ocorre en la vinya. Però, el més habitual és que hi haja diverses capes de fel·logen, a diferents nivells, que funcionen simultània i independentment. Cadascuna d'aquestes capes produeix súber cap a fora i felodermis cap a dins. Així van quedant aïllades zones de la planta, ocupades per teixits com el parènquima, el col·lènquima o el floema secundari. En aquest cas sol tractar-se de capes discontinües que no envolten totalment la tija, sinó que formen plaques en diferents nivells.

#### 4.4.1 Origen histogenètic

Situat davall de l'epidermis, el fel·logen és un meristema secundari que pot provenir de la desdiferenciació de l'epidermis, del parènquima o del col·lènquima i, en l'arrel, del pericicle (capa més externa del cilindre central de la tija i de l'arrel, originada pel procàmbium i constituïda per cèl·lules parenquimàtiques poc diferenciades).

El fel·logen és un meristema lateral que, igual que el càmblum, produeix el creixement secundari per divisió periclinal de les cèl·lules. Des del punt de vista histològic, el fel·logen és més senzill que el càmblum vascular, ja que consisteix en un únic tipus de cèl·lules inicials. Està constituït per cèl·lules prismàtiques, allargades en el sentit de l'eix longitudinal de la tija o de l'arrel, vacuolitzades i sense espais intercel·lulars.

Si el fel·logen procedeix de l'epidermis, no sol dividir-se; simplement les parets se suberifiquen i es forma una sola capa de súber. Si ho fa del parènquima o del col·lènquima, es divideix de manera periclinal i de les dues cèl·lules resultants, la més externa se suberifica i la més interna segueix sent fel·logen que tornarà a dividir-se ràpidament per a produir altres dues cèl·lules: la més externa seguirà sent fel·logen i la més interna constituirà la felodermis. A més de les divisions periclinals, les inicials del fel·logen ocasionalment es produeixen divisions anticlinals, de manera que la circumferència del cilindre continua augmentant.

El fel·logen, igual que el càmblum, mostra una periodicitat de l'activitat i del descans, encara que no és paral·lela a la del xilema. El nombre de capes produïdes en un únic període de creixement varia segons les espècies però pot ser molt elevat. Si la peridermis formada primerament perdura durant molts anys, les capes externes del còrtex s'esquerden i es desprenen, i així el gruix es manté més o menys constant.

#### 4.4.2 Localització

El desenvolupament del primer fel·logen pot situar-se en diferents capes cel·lulars externes al càmblum. En moltes tiges, com ara en *Quercus suber* i *Nerium oleander*, el primer fel·logen es forma en l'epidermis. Però, generalment, el primer fel·logen es produeix en les capes cel·lulars que hi ha immediatament sota l'epidermis, per exemple en *Populus*, *Ulmus*, etc. En *Punica*, *Vitis*, *Thuja*, el fel·logen de la peridermis primera es produeix prop del floema o en el parènquima floemàtic. En les arrels de les gimnospermes i de dicotiledònies es produeix en les capes internes, generalment en el pericicle.

Si les peridermis següents es produeixen cadascuna dins de l'anterior, es pot produir un fel·logen addicional en cada període de creixement. En algunes

espècies, les peridermis addicionals comencen ja a formar-se el primer any del creixement de la tija. En altres tarden diversos anys. En *Populus*, *Prunus* i *Punica*, el primer fel·logen conserva l'activitat durant vint o trenta anys, mentre que en *Quercus suber*, *Fagus*, etc., no solen formar-se altres fel·lògens posteriors durant la vida del vegetal.

Amb la formació de cada peridermis els teixits exteriors a aquesta resulten incomunicats amb les substàncies nutritives i amb l'aigua, de manera que les cèl·lules moren. Per això, en l'exterior de la tija es forma una capa dura que va augmentant en gruix gràcies a les contínues aportacions de capes de súber amb teixit cortical i s'anomena **ritidoma** o escorça externa i fa referència al teixit que es desprèn anualment en moltes plantes, mentre que els teixits que simplement se situen per fora del càmbium constitueixen l'**escorça** o **còrtex**. La quantitat i tipus de teixits que integren el ritidoma depenen del nivell de profunditat a què es localitza el fel·logen. El concepte de ritidoma no és, per tant, equivalent al de peridermis. En el ritidoma només s'inclouen el súber i fel·logen, però no la felodermis, que queda més interna i no es desprèn. A més, el ritidoma comprèn tots els teixits que queden per fora de la peridermis i que no en formen part.

En monocotiledònies herbàcies que només presenten creixement primari l'epidermis dura tota la vida. En monocotiledònies amb tiges de vida llarga i que desenvolupen un creixement que es podria denominar secundari en sentit impropï, no hi ha fel·logen sinó cèl·lules parenquimàtiques que es divideixen, les cèl·lules resultants es divideixen novament, i així successivament progressant cap a l'exterior i l'interior. Totes les cèl·lules produïdes se suberifiquen, per la qual cosa al final el resultat és molt similar al descrit en les dicotiledònies.

### 4.4.3 Súber

El súber està constituït per cèl·lules prismàtiques petites amb la paret cel·lular suberificada, unides i sense espais intercel·lulars. La suberificació consisteix en el dipòsit, en la paret secundària, d'una substància anomenada súber, que conté aproximadament un 35% d'àcids grassos no saturats, un 20-30 % de lignina, i la resta, cel·lulosa i tanins. Una vegada s'ha suberificat la paret, la cèl·lula mor, i a l'interior queda aire o una matèria amorfa de color marró. La funció de l'estrat suberós és la impermeabilització de la cèl·lula als líquids i als gasos, a més de regular els excessos tèrmics. En alguns casos les parets es fan considerablement grosses i formen les denominades crostes suberoses. Quan la suberificació va acompanyada d'una lignificació notable, es forma el súber petri.

El súber de les arrels és fi i llis. Pel que sembla, les condicions del sòl remouen les arrels i les despullen de les porcions externes esquerdades de súber.

#### 4.4.3.1 El súber de les lesions

La suberificació és també la reacció del teixit vegetal a la lesió: és un teixit de cicatrització, reparació contra els atacs dels paràsits animals i, sobretot, dels fongs. Mitjançant la formació de barreres suberoses la planta s'oposa a la penetració dels paràsits, ja que el súber és molt resistent i poc vulnerable als enzims secretats.



Per regla general, en els llocs en què un teixit viu es posa en contacte amb l'aire a causa d'una lesió, es produeix un súber de lesió. Generalment, els teixits externs i morts se separen dels interns vius per una capa de cèl·lules que se suberifica. A més d'aquesta capa de separació pot produir-se un fel·logen. La capa de súber així formada protegeix de la pèrdua d'aigua a través de la ferida i preserva la planta de l'atac de fongs i de bacteris. Sembla que el suro de lesions es pot desenvolupar en qualsevol part d'una planta, fins i tot en fruits i fulles. No obstant això, hi ha diferències entre el tipus i la quantitat de súber que pot produir-se en els diferents òrgans i teixits i en diferents condicions ambientals.

En general, el súber de lesió es produeix amb més facilitat en les plantes llenyoses que en les herbàcies o en les monocotiledònies. Les temperatures baixes i la poca humitat pot retardar el desenvolupament del súber de lesió fins i tot en llocs on es forma amb facilitat.

#### 4.4.2 Felodermis

Les cèl·lules de la felodermis són vives i no tenen les parets suberificades. Són semblants a les cèl·lules parenquimàtiques del còrtex, però si la felodermis és multiseriada, se solen disposar en files radials. En algunes espècies contenen cloroplasts i també poden emmagatzemar midó. De vegades, entre les cèl·lules felodèrmiques hi ha esclereides i altres tipus de cèl·lules especials.

#### 4.4.3 Lenticel·les

Amb la formació del súber, els teixits interns de la planta quedarien aïllats de l'exterior si no fóra pel desenvolupament d'interrupcions que serveixen perquè els teixits puguin comunicar-se amb l'exterior i es produísca l'intercanvi de gasos. A les estructures que es formen en aquestes interrupcions se les denomina **lenticel·les**, i estan presents en la superfície exterior del tronc o branques de la tija i en l'arrel. En les pàgines següents podeu observar lenticel·les:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/periderm/lenti3/sambn.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/periderm/lenti3/sambn.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/periderm/lenti3/29n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/periderm/lenti3/29n.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/periderm/lenti3/1024n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/periderm/lenti3/1024n.html)

[http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/web/lab/webchap17bark/chapter\\_17.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/web/lab/webchap17bark/chapter_17.htm)

Les lenticel·les són, per tant, obertures o porus de forma lenticular sota les quals hi ha grups desordenats de cèl·lules parenquimàtiques que van obrint-se pas entre els diversos teixits, trenquen la continuïtat dels estrats peridèrmics, i comuniquen amb les parts més internes de la tija o de l'arrel. Com que aquestes cèl·lules són parenquimàtiques i no s'han suberificat, permeten el pas de l'aire i l'expulsió de vapor d'aigua en gran quantitat. Amb el microscopi electrònic s'ha observat que les parets de les cèl·lules de les lenticel·les estan recobertes per ceres que hi podrien participar en la regulació de la pèrdua d'aigua. Quan aquestes cèl·lules moren, les restes surten pel porus de la lenticel·la.

Les primeres lenticel·les es formen sota els estomes, i moltes hi són visibles a simple vista. Apareixen amb les primeres produccions peridèrmiques durant la primavera. El meristema que les forma és el fel·logen, el qual, en determinats punts del seu recorregut, produeix cap a fora una sèrie de cèl·lules sense

suberificar que van empenyent cap a l'epidermis fins que l'estripen just en els punts on preexisteix un teixit esponjós adequat, és a dir, sota un estoma.

El nombre de lenticel·les varia en les diverses espècies i amb l'edat. Les plantes llenyoses tenen més nombre de lenticel·les que les herbàcies; en les monocotiledònies són escasses.

## 5 Parènquima

També anomenat *teixit fonamental*, el parènquima és un teixit molt poc diferenciat amb capacitat de regeneració. En general, les cèl·lules parenquimàtiques conserven la capacitat de divisió fins i tot quan són madures, per la qual cosa intervenen en la reparació de ferides i en la resposta a alteracions del medi. S'ha demostrat que petits grups de cèl·lules parenquimàtiques, o fins i tot una sola, poden arribar a originar plantes senceres que floreixen i produeixen llavors viables.

Etimològicament significa 'teixit que està al mig o substància dels òrgans', és a dir, teixit que ocupa els espais entre altres teixits més diferenciats. Però el parènquima no només constitueix la part més voluminosa dels òrgans essencials dels cormòfits, sinó que desenvolupa les principals funcions orgàniques: fotosíntesi, elaboració i emmagatzematge de substàncies, secreció, excreció, etc.

### 5.1 Les cèl·lules parenquimàtiques

Segons la varietat de funcions que fan, les cèl·lules parenquimàtiques presenten formes variables, preferentment prismàtiques o arrodonides. Encara que la ultraestructura interna de les cèl·lules parenquimàtiques varia segons la funció, en general, és molt característica la presència d'un gran vacúol central.

Els espais intercel·lulars també hi són molt variables: les cèl·lules estan densament empaquetades sense pràcticament espais intercel·lulars, o bé poden desenvolupar un ampli sistema d'espais intercel·lulars. Per exemple, el parènquima de l'endosperma de la major part de les llavors no té d'espais intercel·lulars, mentre que a les tiges i les fulles dels hidròfits els espais intercel·lulars són amplis.

La paret cel·lular de les cèl·lules parenquimàtiques consta de làmina mitjana, paret primària i, rarament, paret secundària poc desenvolupada. Solament les tiges i fulles escleròfiles i el parènquima del xilema secundari poden presentar un cert grau de lignificació.

### 5.2 Origen histogenètic

Pot ser considerat, filogenèticament, com a precursor dels altres teixits dels cormòfits, ja que les plantes més primitives consten essencialment d'un únic

teixit que és equivalent al parènquima. Com que es tracta d'un teixit molt abundant en els organismes vegetals, pot presentar diferents orígens segons siga el moment del creixement en el qual estiga la planta.

Durant el creixement primari:

- ✓ El parènquima cortical i el medul·lar s'originen a partir del meristema fonamental.
- ✓ El parènquima associat al sistema vascular primari es forma a partir del procàmbium.

El parènquima present en el creixement secundari s'origina:

- ✓ A partir del càmbium si es forma juntament amb els components vasculars.
- ✓ El parènquima cortical i el medul·lar s'originen:
  - De divisions de les cèl·lules parenquimàtiques
  - Del càmbium interfascicular
  - Del fel·logen

### 5.3 Classificació del parènquima

El parènquima es classifica segons la funció que fa en:

#### 5.3.1 Parènquima assimilador o clorofíl·lic

Duu a terme la fotosíntesi, per això es localitza per davall de l'epidermis on pot penetrar bé la llum. Les cèl·lules tenen cloroplasts, que varien en nombre i forma d'unes espècies a altres, i en determinats moments poden contenir midó. Està molt desenvolupat en les fulles, on pot adquirir dues formes:

- ✓ **Parènquima en palissada.** Constituït per cèl·lules prismàtiques, allargades i amb espais intercel·lulars relativament petits. La forma cilíndrica de les cèl·lules permet que els cloroplasts absorbisquen una gran quantitat de llum (figura 5.1).
- ✓ **Parènquima esponjós.** Es troba en tiges, fulles i porció carnosa de les fruites i està format per cèl·lules arrodonides i amb espais intercel·lulars molt amplis per a fer l'intercanvi de gasos (Figura 5.1).

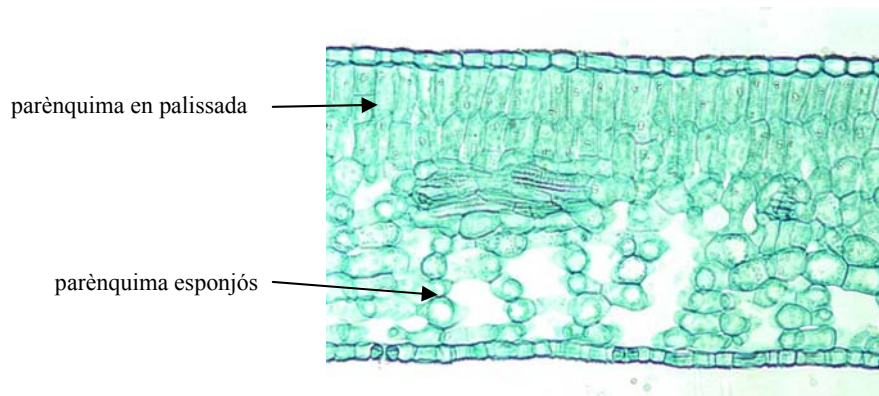


Figura 5.1. Tall transversal de dicotiledònia on podem observar el parènquima en palissada i el parènquima esponjós.

Trobem també parènquima clorofil·lic en tiges verdes i en òrgans accidentalment exposats a la llum, com és el cas dels tubercles situats a la superfície del sòl.

### 5.3.2 Parènquima de reserva

Aquesta funció és exercida per parènquimes molt diversos situats en diferents òrgans de la planta: llavors, cotilèdons, medul·la de la tija, parènquimes de tubercles i rizomes. Emmagatzema substàncies o nutrients per a la planta en els plastidis, els vacúols, la mateixa paret cel·lular o el citoplasma. Les cèl·lules presenten un nucli poc visible perquè queda desplaçat a la perifèria cel·lular.

Els productes emmagatzemats hi són molt diversos. El més freqüent i abundant és el midó, però també són importants les proteïnes (com els grans d'aleurona), els lípids i els sucres dissolts (abundants en fulles de monocotiledònies). Més rarament hi ha cèl·lules parenquimàtiques que acumulen altres substàncies, com ara tanins, derivats del fenol, alcaloides i substàncies minerals cristal·litzades.

### 5.3.3 Parènquima aerífer o aerènquima

En plantes aquàtiques, les cèl·lules parenquimàtiques, amb menys cloroplasts que en el cas anterior, deixen espais intercel·lulars enormes per a conduir els gasos pels teixits interiors de la planta. És freqüent en les fulles, per davall del parènquima en palissada.

### 5.3.4 Parènquima aqüífer

Algunes plantes de climes secs (plantes xeròfites), per a poder emmagatzemar aigua, posseeixen cèl·lules grans de parets subtils sense cloroplasts, riques en mucíl·lag, que embeuen aigua.

### 5.3.5 Altres tipus de parènquima

Hi ha cèl·lules parenquimàtiques considerades com a part d'altres teixits, com ara el parènquima vascular, que exerceix un important paper en l'intercanvi de substàncies amb els components vasculars del xilema i del floema. Altres cèl·lules parenquimàtiques formen zones amb individualitat pròpia, com les

cèl·lules subepidèrmiques, les corticals, etc., que també poden exercir funcions secundàries assimiladores o de reserva.

En el pericicle de les arrels de les gramínies, en contacte amb tràquees o traqueïdes, estan les denominades **cèl·lules de transferència**, en les quals la paret cel·lular presenta profunds replegaments i el citoplasma és ric en orgànuls. Cèl·lules similars s'observen també en la beina del feix d'algunes fulles, en el punt de contacte amb els tubs cribosos i en els tricomes glandulars. Aquestes cèl·lules de transferència mantenen un actiu intercanvi amb els components vasculars corresponents del xilema o floema.

En les pàgines web següents, podeu trobar imatges de bona qualitat sobre diferents tipus de parènquima:

[http://www.sbs.utexas.edu/mauseh/web/lab/webchap3par/chapter\\_3.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseh/web/lab/webchap3par/chapter_3.htm)

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/parenchyma.htm>

## 6 Teixits de sosteniment

Moltes algues i teixits joves no diferenciats mantenen la resistència mecànica exclusivament per la turgència cel·lular produïda pel vacúol i la paret cel·lular. Però en les plantes superiors, les cèl·lules d'alguns teixits engrosseixen i endureixen la paret per aconseguir augmentar la resistència mecànica en tot l'organisme.

Els principals teixits mecànics o de sosteniment són el col·lènquima i l'esclerènquima.

### 6.1 Col·lènquima

El terme col·lènquima ve del grec *colla* ('pegament') i *enchyma* ('substància'). Per la seua plasticitat, és un teixit de sosteniment que es troba principalment en els òrgans en creixement (pecíols joves, tija, fulles, fruits), o en òrgans madurs de plantes herbàcies, però en condicions normals falta en l'arrel. Podem trobar-lo, per tant, en les parts aèries sotmeses a forces mecàniques: moviment, estirament, tensió o vibració.

#### 6.1.1 Les cèl·lules col·lènquimàtiques

Està constituït per cèl·lules allargades a manera de fibres, encara que pot estar constituït també per cèl·lules curtes, gairebé isodiamètriques, amb cloroplasts. La característica principal és la presència d'una paret primària gruixuda, bé en tota la superfície o només en algunes zones, que presenta plasmodesmes abundants. Aquest engruiximent desigual de la paret cel·lular s'inicia abans d'acabar l'elongació cel·lular i conté substàncies pèctiques que li confereixen caràcter plàstic.

El col·lènquima presenta una notable resistència a l'aixafament, la qual cosa assegura a la planta una bona resistència mecànica. Com que les parets cel·lulars no tenen lignina algunes parts es mantenen primes, per la qual cosa aquest teixit és extensible i està en condicions d'acoblar-se al creixement de l'òrgan en què es troba. Finalment, els reforçaments longitudinals permeten resistir forces de tensió sense trencar-se.

Amb el pas del temps, en les parts de la planta que ja no van a allargar-se més, el col·lènquima s'endureix i perd extensibilitat, fins i tot es converteix en esclerènquima.

### 6.1.2 Origen histogenètic

El col·lènquima que es desenvolupa en el creixement primari de la planta ho fa a partir del meristema fonamental. Segons alguns autors, el col·lènquima associat als teixits vasculars s'origina del procàmbium. També pot derivar de cèl·lules parenquimàtiques (però es tracta d'una conversió reversible, de manera que poden tornar-se parènquima de nou i fins i tot convertir-se en fel·logen). Contràriament, el col·lènquima pot desdiferenciar-se com a resposta a les lesions i donar lloc a cèl·lules parenquimàtiques, i fins i tot també pot diferenciar-se en altres teixits, per exemple:

- ✓ Esclerènquima, en els òrgans que han deixat de créixer.
- ✓ Fel·logen, en posició subepidèrmica, en talls que presenten creixement secundari.

S'han estudiat experimentalment els efectes de diferents agents exògens sobre la formació del col·lènquima. En les plantes sotmeses a fortes traccions mecàniques o a agitació, es desenvolupa un col·lènquima amb parets més gruixudes que en absència d'aquestes traccions. A més, l'exposició de les arrels a la llum provoca l'aparició de col·lènquima.

### 6.1.3 Localització

El col·lènquima pot formar-se en tiges, fulles, parts florals, fruits i arrels. Com acabem de comentar, en aquestes últimes el col·lènquima es desenvolupa principalment quan s'exposen a la llum. El col·lènquima no és present en tiges i fulles de moltes monocotiledònies on és l'esclerènquima el teixit de sosteniment que es desenvolupa. Pot organitzar-se en:

- ✓ Elements cel·lulars dispersos
- ✓ En cordons o costelles
- ✓ Formant cilindres continus o làmines

És freqüent que el col·lènquima formi un anell continu (*Sambucus*) o discontinu (*Pastinaca*, *Cucurbita*), en posició subepidèrmica, al voltant de tota la tija. Però, en la tija de moltes plantes herbàcies (labiades, ranunculàcies i compostes) s'hi formen capes a manera d'arestes. Per exemple, en el gènere *Mentha*, confereixen una gran resistència de la tija a la compressió i a la flexió.

Pel que fa a la localització respecte d'altres teixits, en la tija pot desenvolupar-se en una posició immediatament subjacent a l'epidermis, o més profundament per davall d'algunes capes de parènquima cortical. En les fulles de les dicotiledònies, el col·lènquima també s'hi troba protegint els feixos vasculars.

### 6.1.4 Classificació

El col·lènquima es classifica en funció de la distribució dels engruiximents lamel·lars de la paret cel·lulars, el qual comença sempre en els angles i s'estén en graus molt diversos a la resta de la paret.



- ✓ **Col·lènquima angular.** L'engruiximent pot ocórrer en els punts de contacte intercel·lular, la qual cosa dóna lloc a un contorn intern poligonal de la paret. És freqüent en tiges i pecíols de *Solanum tuberosum* i *Atropa belladonna* i en les fulles de *Vitis*, *Begonia*, *Cucurbita*, *Morus*, entre d'altres. Podeu consultar les imatges de col·lènquima angular en:  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0401n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0401n.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/parencol/coll/en2/07n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/parencol/coll/en2/07n.html)
- ✓ **Col·lènquima anul·lar.** L'engruiximent de la paret és uniforme al voltant de tota la cèl·lula. Aquest tipus és característic de les Umbel·líferes. Podeu consultar les imatges de col·lènquima anul·lar en:  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0412n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0412n.html)
- ✓ **Col·lènquima lacunar.** L'engruiximent té lloc, principalment, en les parets cel·lulars que limiten els espais intercel·lulars. És una forma poc freqüent que s'observa en plantes com la sàlvia. Podeu consultar les imatges de col·lènquima lacunar en:  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0413n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0413n.html)
- ✓ **Col·lènquima lamel·lar.** L'engruiximent de la paret ocorre només en les parets disposades en una sola direcció; això és, en les parets tangencials (paral·leles a la superfície de l'òrgan), però no en les radials, de manera que semblen làmines de col·lènquima. S'observa en les tiges de *Sambucus nigra*, *Rhamnus*, *Sauco*, entre d'altres. Aquest tipus de col·lènquima es disposa immediatament sota l'epidermis. Podeu consultar les imatges de col·lènquima laminar en:  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0415n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0415n.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0405n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/parencol/coll/en2/0405n.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/parencol/coll/en2/09n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/parencol/coll/en2/09n.html)

## 6.2 Esclerènquima

El mot *esclerènquima* deriva del grec, *skleros*, que significa 'dur'. Aquest teixit està constituït per cèl·lules que desenvolupen una paret secundària molt grossa i lignificada, per la qual cosa ofereixen a la planta una resistència major que el col·lènquima. És un teixit que manté la forma independentment de la disponibilitat d'aigua, és flexible i poc compressible i constitueix el teixit de sosteniment d'òrgans adults que ja han deixat de créixer. El desenvolupament de l'esclerènquima és controlat per factors hormonals.

És un teixit propi del brot i dels òrgans madurs del cos primari de la planta, on les cèl·lules poden estar aïllades o organitzar-se en làmines, bandes o cilindres.

### 6.2.1 Les cèl·lules de l'esclerènquima

Les cèl·lules estan molt diferenciades i presenten paret secundària, generalment lignificada. El proplast no està viu, per tant, una vegada diferenciades ja no poden créixer ni dividir-se ni desdiferenciar-se.

Les cèl·lules de l'esclerènquima tenen propietats elàstiques, al contrari que les del col·lènquima, que confereixen plasticitat, per la qual cosa té una gran importància en la formació dels òrgans axials de la planta. Cal tenir en compte que hi ha tiges molt primes que són molt llargues i, a més, suporten el pes de moltes branques, fulles i fruits. La canya de blat, per exemple, té 3-5 mm de diàmetre a la base i 1500-1700 mm de longitud, i ha de suportar el pes de grans i fulles. Aquesta resistència és possible per les fibres esclerenquimàtiques que són molt elàstiques i alhora poc deformables, de manera que poden suportar considerables flexions. Destaca el fet que l'elasticitat augmenta amb la deshidratació.

### 6.2.2 Origen histogenètic

L'esclerènquima s'origina del meristema cortical, bé directament o a partir del parènquima o del col·lènquima. També pot derivar del procàmbium o del càmbium vascular.

### 6.2.3 Classificació

L'esclerènquima es divideix en dos tipus segons les propietats mecàniques: cèl·lules de l'esclerènquima, també denominades esclereides, i fibres de l'esclerènquima.

- ✓ **Esclereides.** Les esclereides, també anomenades cèl·lules pètries, tenen morfologies molt diferents, fins i tot amb formes complexes. Segons la forma, les podem classificar en:
  - *Braquisclereides.* Són isodiamètriques i presenten nombrosos plasmodesmes ramificats. No es troben en feixos sinó aïllades o en petits grups dispersos pel parènquima, o en el floema de tiges i en la polpa de fruits, com ara la pera i el codony.  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/scleren/scler1/0113n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/scleren/scler1/0113n.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/scleren/scler1/0453n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/scleren/scler1/0453n.html)
  - *Astrosclereides.* La paret cel·lular engrossida és de forma estelada mentre que la llum cel·lular és arrodonida i molt reduïda. Podem trobar-les, sobretot, en pecíols i limbe de fulles.  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/scleren/scler1/0451n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/scleren/scler1/0451n.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/scleren/scler1/0454n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/scleren/scler1/0454n.html)
  - *Macrosclereides.* Tenen forma de tascó. Constitueixen una o dues capes sota l'epidermis dels òrgans de la planta, i s'adapten les unes amb les altres ajudades per la forma. Abunden sobretot en la closca de llavors.

- *Osteosclereides*. Tenen forma d'os llarg i també són abundants en cobertes de llavors.

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/scleren/scl1/0450n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/scleren/scl1/0450n.html)

- *Tricosclereides*. Són allargades i primes, com pèls epidèrmics, de vegades ramificades en els extrems. Es localitzen en arrels, tiges, fulles i fruits. Són característiques de la fulla de l'olivera.

#### ✓ **Fibres de l'esclerènquima**

Són cèl·lules allargades, fusiformes i punxegudes amb la llum cel·lular molt reduïda i acaben perdent el protoplast. Formen feixos, de vegades molt llargs, que constitueixen matèries tèxtils, com ara el cànem i el lli. La longitud de les fibres és molt diversa: des d'1 mm, com en *Tilia*, fins a 350 mm, com en *Stipa*; o fins i tot fins a 550 mm, com en *Bohemeria nivea*.

Es localitzen en tots els òrgans de la planta. En les tiges i les arrels de moltes monocotiledònies, per exemple les gramínies, hi ha fibres sota l'epidermis disposades a manera de costelles. En les tiges i les arrels de dicotiledònies, les fibres poden formar cordons o plaques (*Tilia* i *Fraxinus*), o fins i tot un cilindre situat profundament a l'escorça, a certa distància del floema. En les fulles, principalment en monocotiledònies, les fibres formen una beina al voltant dels feixos vasculars i també es disposen entre l'epidermis i els feixos.

Les fibres esclerenquimàtiques poden ser:

- ✓ **Fibres extraxil·lars** si estan situades fora del xilema, en el floema o en el parènquima. Són allargades, fusiformes, amb porus laterals. La paret cel·lular, més gruixuda que la de les fibres xilemàtiques, mostra una alternança de capes: unes riques en lignina i unes altres en cel·lulosa.
- ✓ **Fibres xilemàtiques o xil·lars**. Estan situades entre els elements vasculars del xilema. En aquest cas s'originen del procàmbium i del càmbium i estan molt lignificades.

En les següents pàgines podeu observar diferents imatges de col·lènquima i d'esclerènquima:

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap3par/3.1-7.htm>

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap3par/3.2-2.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/collenchyma.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/sclerenchyma.htm>



## 7 Teixits conductors

Com més gran és el cos de la planta i més nombroses són les parts que sobreixen de l'aigua o del sòl, major és la necessitat de reemplaçar l'aigua que s'evapora i de transportar ràpidament materials de construcció i de consum des d'un òrgan a un altre. Per això, en el curs de la filogènia van aparèixer els teixits vasculars, formats per cèl·lules molt especialitzades amb les característiques següents:

- ✓ Forma generalment allargada en la direcció general del transport.
- ✓ Parets terminals generalment obliqües per augmentar la superfície de contacte i facilitar-ne el pas de substàncies.
- ✓ Sovint estan fusionades entre si formant veritables tubs conductors.

Els teixits conductors són complexos i estan formats per diferents tipus cel·lulars: 1) cèl·lules especialitzades en la conducció, 2) cèl·lules amb funció de sosteniment i 3) cèl·lules amb funció tròfica. Es classifiquen en **xilema** i el **floema**, i generalment tots dos estan associats. El xilema condueix grans quantitats d'aigua i sals des de l'arrel a les fulles, mentre que el floema condueix productes assimilats de la fotosíntesi, fonamentalment en les fulles, fins a la resta de la planta. A més, els teixits conductors també fan funció de sosteniment.

En els òrgans, xilema i floema es distribueixen en feixos vasculars de manera característica segons siga l'òrgan i el tipus de planta.

### 7.1 Origen histogenètic

Durant el creixement primari de la planta, el xilema i el floema primari es formen a partir del procàmbium. Podem distingir-ne diversos estats, com ara el *protoxilema* i el *protofloema*, que es formen en l'estadi embrionari o en la fase postembrionària, i posteriorment el *metaxilema* i el *metafloema*, que substitueixen paulatinament els anteriors durant el creixement. Si la planta té creixement secundari, el xilema i floema secundari es formen a partir del càmrium vascular, i el metaxilema i metafloema deixen de ser funcionals.

## 7.2 Característiques generals del xilema

El xilema (terme que deriva del mot grec *xilon*, que vol dir 'fusta') és el conjunt de vasos llenyosos, cèl·lules annexes del parènquima i teixits de sosteniment que constitueix el sistema conductor principal de la saba bruta. En el xilema hi ha quatre tipus cel·lulars principals: 1) les traqueïdes, 2) els elements conductors o traqueals, 3) les cèl·lules parenquimàtiques i 4) les fibres de l'esclerènquima.

- ✓ Les **traqueïdes** són elements conductors formats per cèl·lules allargades (al voltant dels 5 mm de llargària) i fusiformes que compleixen al mateix temps funcions de conducció i de sosteniment. El proplast mor en diferenciar-se completament i, atès que les parets són primes encara que estan lignificades, el lumen és relativament gran. L'aigua que hi circula passa d'unes cèl·lules a unes altres via simplast travessant els porus areolats de les parets laterals. Es considera que, filogenèticament, les traqueïdes deriven de les fibres de l'esclerènquima i són més primitives que els elements dels vasos (que veurem a continuació). Són l'únic element conductor de pteridòfits i de gimnospermes, encara que també apareixen, però en poca quantitat, en les angiospermes.

Hi ha diferents tipus de traqueïdes, que podeu observar en les pàgines següents:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/vtxylem/lateral2/tracdiag.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/vtxylem/lateral2/tracdiag.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/vtxylem/lateral2/707n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/vtxylem/lateral2/707n.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/vtxylem/lateral2/30703.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/vtxylem/lateral2/30703.html)

- ✓ Els **elements conductors** o **traqueals** són cèl·lules amb una paret cel·lular secundària gruixuda, dura i lignificada, en les quals el contingut protoplàsmic s'elimina després de la diferenciació. Són cèl·lules de major diàmetre i més aplanades que les traqueïdes i s'uneixen longitudinalment per a formar tubs anomenats vasos o tràquees. L'aigua hi circula també via simplast, però en aquest cas, a més de travessar els porus areolats de les parets laterals, ho fa majorment per les perforacions de les parets transversals. Aquesta és la característica més evident dels vasos: el fet que hi ha una continuïtat real entre la llum dels dos elements adjacents i la saba bruta passa ràpidament entre les cares basal i apical, no lateralment com en el cas de les traqueïdes.

Els engruiximents de la paret cel·lular secundària poden ser anulars, helicoidals, reticulats i puntejat. En les pàgines següents trobareu imatges de diferents tipus de tràquees:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/vtxylem/lateral2/tracdiag.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/vtxylem/lateral2/tracdiag.html)

- ✓ **Fibres del xilema.** Són elements no conductors més curts amb parets més gruixudes que les traqueïdes. La funció és de sosteniment i de protecció.

- ✓ **Cèl·lules parenquimàtiques.** Normalment tenen funció de reserva (emmagatzemen midó) per a començar l'activitat cambial en primavera. Intercanvien substàncies amb les cèl·lules conductores.

### 7.3 Característiques generals del floema

En grec, *phloeos* significa 'escorça tendra'. El floema (també anomenat *líber* o *teixit cribrós*) és el teixit vascular encarregat del transport de nutrients orgànics, especialment sucres, produïts durant la fotosíntesi. És a dir, transporta la saba elaborada (constituïda per un 90% de sacarosa, proteïnes estructurals, enzims, aminoàcids, ATP, vitamines, fitohormones, etc.) des d'on es produeix fins a on es consumeix.

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/mg0700.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/mg0700.html)

El floema també està format per elements de transport i elements no vasculars. Els elements conductors són la **cèl·lula cribrosa** i els **tubs cribrosos**; els elements no conductors són les **fibres d'esclerènquima** i les **cèl·lules parenquimàtiques**. Aquestes últimes acompanyen els elements conductors. Tant les cèl·lules cribroses com els tubs cribrosos són cèl·lules vives amb la paret primària gruixuda, no tenen nucli i han perdut el tonoplast.

- ✓ Les **cèl·lules cribroses**. Constitueixen l'únic element conductor del floema present en gimnospermes, però també estan presents en angiospermes. Són cèl·lules fusiformes, de 20 a 30 µm de diàmetre i una longitud de fins a 1 mm. Es comuniquen entre si lateralment mitjançant grups de camps de porus primaris que formen les **àrees cribroses** (camps de plasmodesmes de les puntejades primàries). Es relacionen funcional i morfològicament amb una cèl·lula parenquimàtica especialitzada anomenada **cèl·lula aluminífera**.
- ✓ **Els tubs cribrosos**. Estan formats per cèl·lules individuals (de 20 a 40 µm de diàmetre i 150 µm de longitud) que es disposen en files longitudinals i es comuniquen entre si mitjançant **plaques cribroses** (especialitzacions per afavorir el transport axial) A més, tenen àrees cribroses en les parets laterals per comunicar-se amb els tubs cribrosos contigus i amb les cèl·lules parenquimàtiques especialitzades que els acompanyen, les **cèl·lules annexes**. Constitueixen l'element conductor majoritari en angiospermes. En les pàgines següents podeu observar imatges de tubs cribrosos de diferents plantes:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/103025.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/103025.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/103007.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/103007.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/0938n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/0938n.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/0805n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/vtphloem/sieve1/0805n.html)

## 7.4 Estructura del càmbium vascular

El desenvolupament dels teixits vasculars secundaris a partir del càmbium és típic de les dicotiledònies i gimnospermes. El càmbium es desenvolupa entre el xilema i el floema primaris, posició que es mantindrà durant tota la vida de la planta. Així, el xilema secundari es va formant cap a l'interior de la tija o de l'arrel i el floema cap a l'exterior. En la pàgina web següent, trobareu una animació didàctica sobre l'activitat del càmbium

<http://bcs.whfreeman.com/thelifewire/content/chp35/35020.html>

Després que el creixement primari s'haja completat, una porció del procàmbium es diferencia per crear el càmbium del cos secundari, el qual s'anomena **càmbium fascicular**. Les bandes del càmbium fascicular s'uneixen entre si per mitjà de noves bandes addicionals de càmbium, el **càmbium interfascicular**, que es diferencia a partir del parènquima interfascicular.

Hi ha plantes en què el càmbium és actiu al llarg de tota la vida de la planta, com és el cas de les plantes que creixen a les regions tropicals. En canvi, en regions amb climes estacionals ben definits, el càmbium cessa en l'activitat en arribar les condicions desfavorables, normalment a la tardor, i entra en un estat de latència que pot durar des del final de l'estiu fins a la primavera següent, en què torna a fer-se actiu. Aquesta activitat dona lloc als anells de creixement.

En algunes monocotiledònies totes les cèl·lules del procàmbium es diferencien en teixits vasculars primaris; també es desenvolupen nous teixits vasculars després que s'haja completat el creixement primari, però el creixement lateral deriva d'un meristema perifèric que va afegint nous feixos a l'estructura preexistent. Així, en algunes palmàcies s'observa un engruiximent considerable a causa d'un meristema primari, però aquestes plantes mai arriben a tenir el diàmetre troncal de les dicotiledònies arbòries.

### 7.4.1 Tipus de cèl·lules cambials

Segons la llargària, s'observen dos tipus de cèl·lules cambials:

- ✓ **Cèl·lules fusiformes.** Són cèl·lules grans i molt allargades. Originen totes les cèl·lules del sistema vascular secundari disposades en el sentit de l'eix longitudinal de la tija o arrel. Les cèl·lules originades no només inclouen les estrictament vasculars (tràquees i traqueïdes del xilema, i tubs cribosos i elements dels tubs cribosos del floema), sinó també les fibres esclerenquimàtiques i el parènquima axial que acompanyen els components vasculars.
- ✓ **Cèl·lules radials.** Més petites que les anteriors i quasi isodiamètriques. Són menys nombroses que les fusiformes i es disposen disseminades formant plaques d'un gruix variable. Originen les cèl·lules del parènquima radiomedular que, juntament amb el parènquima axial, acompanyen els elements vasculars del xilema i floema secundaris. En les angiospermes, les plaques de cèl·lules radials estan formades per moltes cèl·lules, mentre que en les gimnospermes les plaques de cèl·lules radials són d'una sola cèl·lula de gruix.



## 7.4.2 Tipus de càmbium vascular

Hi ha dos tipus de càmbium vascular d'acord amb la distribució de les cèl·lules:

- ✓ **Càmbium estratificat.** Les cèl·lules fusiformes són poc allargades i d'una grandària similar. Es característic que es disposen formant files horitzontals en les quals totes les cèl·lules se situen al mateix nivell, de manera que els límits cel·lulars superior i inferior de cada fila de cèl·lules formen línies paral·leles entre si.
- ✓ **Cambium no estratificat.** Les cèl·lules fusiformes són de longitud variable que i se solapen parcialment, per la qual cosa tenen una aparença desordenada. Aquest tipus es considera menys evolucionat que l'estratificat.

Podeu trobar imatges del xilema i floema de diverses plantes en les pàgines següents:

[http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap7xylem/chapter\\_7.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap7xylem/chapter_7.htm)

[http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap15wood/chapter\\_15.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap15wood/chapter_15.htm)

[http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap8phloem/chapter\\_8.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap8phloem/chapter_8.htm)

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/vascularcambium.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/xylemdevelopment.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/primaryxylem.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/earlysecondaryxylem.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/phloem.htm>



## 8 Teixits secretors

La secreció és un fenomen freqüent en les plantes; de fet, la formació de la paret cel·lular i la cutícula, la suberització i la deposició de cera, representen processos secretors. Els tricomes glandulars en l'epidermis també segreguen diversos productes com ara el nèctar, mucíl·lags, perfum, etc. A més, hi ha cèl·lules, grups de cèl·lules o estructures més complexes relacionades amb el parènquima, que segreguen substàncies específiques. En aquests casos, els productes de la secreció s'acumulen en espais extracel·lulars, el quals es poden formar de forma lisígena o esquizogènica. En les adreces web següents podeu observar imatges de cèl·lules que acumulen lípids i mucíl·lags:

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/9.1-1.htm>

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/9.1-2.htm>

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/9.1-3.htm>

Els espais secretors lisígens, que solen ser cavitats subepidèrmiques, estan formats per un conjunt de cèl·lules secretores la paret de les quals s'ha destruït. En canvi, els espais secretors esquizogènics es localitzen més aviat en zones internes, solen formar canals i en el procés de secreció no hi ha destrucció cel·lular.

### 8.1 Teixits secretors interns

Podem trobar diferenciacions cel·lulars especialitzades en la secreció de diverses substàncies en l'epidermis o en teixits situats profundament. Aquestes cèl·lules poden trobar-se aïllades (com és el cas de les cèl·lules disseminades en el mesòfil de les fulles), formar fileres, o grups cel·lulars voluminosos. Però, els teixits secretors interns més característics són els canals o conductes secretors. Aquests conductes es formen perquè les cèl·lules es divideixen al voltant d'un ampli espai intercel·lular on les cèl·lules secretores aboquen la secreció. Per exemple, els conductes resinífers.

#### 8.1.1 Conductes resinífers

Alguns autors pensen que estan relacionats amb les lesions, ja que de vegades estan confinats prop de les ferides, però encara es discuteix si la resina es una secreció normal o patològica. La resina està constituïda per trementina i colofònia. La primera és un compost orgànic que s'utilitza per a la fabricació de dissolvents, pintures, laques, sabó, etc. La colofònia s'usa per a fabricar vernissos i adhesius.

Els conductes resinífers són estructures allargades, comunes en les coníferes, constituïdes per cèl·lules que envolten una cavitat on segreguen la resina. El conducte es forma de manera esquizògena: les cèl·lules epitelial es divideixen i deixen amplis espais intercel·lulars. Les cèl·lules que formen aquests canals contenen un proplast viu amb plastidis que presenten pocs tilacoides, abundant midó i reticle endoplasmàtic. En *Pinus*, la cavitat està envoltada per una capa de cèl·lules amb parets primes i sense lignificar però riques en substàncies pèctiques, la **capa de cèl·lules epitelials**. Per fora hi ha una o més capes de cèl·lules amb parets gruixudes no lignificades denominades **cèl·lules de la beina**.

Podeu observar imatges de conductes resinífers en:

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/resinglands.htm>

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/9.3-5.htm>

## 8.1.2 Laticífers

Els teixits laticífers són tubs presents en 20 famílies de plantes, localitzats predominantment en l'escorça, moltes vegades associats al floema, però també en la medul·la i el mesòfil foliar.

Contenen un líquid blanc i viscos, el **làtex**, una emulsió d'aigua amb una gran varietat de substàncies: sals, àcids orgànics, alcaloides, sucres, tanins, proteïnes, resines, olis essencials, mucíl·lags, midó, cautxú i carotens. La funció no és ben coneguda; es considera un subproducte del metabolisme i, per tant, els laticífers podrien tenir una funció excretora. També se suggereix que, en coagular-se, participa en el tancament de ferides i com a sistema de defensa contra insectes predadors. El làtex ha tingut una àmplia utilització industrial per la riquesa en cautxú, però actualment, en lloc seu s'utilitzen polímers artificials.

Segons el procés de formació, els tubs laticífers es classifiquen en dos tipus:

- ✓ **Laticífers apocítics** (no articulats). Cada cèl·lula s'allarga enormement i es ramifica per tota la planta sense anastomosar-se, bifurcant-se successivament. Per a acompanyar el creixement, els nuclis es divideixen per mitosi i van quedant repartits amb regularitat en la cèl·lula, que acaba sent multinucleada amb el citoplasma viu. Aquests laticífers poden ser:

- No ramificats, com ara en *Vinca*, *Cannabis* i *Urtica*.
- Ramificats. Freqüents en *Nerium*, *Ficus* i *Euphorbia*.

Exemple de laticífers no articulats en teniu en la pàgina web següent:

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/9.2-1.htm>

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/9.2-4.htm>

- ✓ **Laticífers simplàstics** (articulats). Es formen per fusió de diverses cèl·lules mononucleades, que es diferencien a partir de les parenquimàtiques, i en reabsorbir-se les parets transversals divisòries, queden multinucleades. Formen una xarxa de tubs intercomunicats. També es poden subdividir en dos tipus:
- No ramificats. Presents en *Musa*, *Allium* i *Ipomea*.
  - Ramificats. En *Papaver*, *Hedera* i *Carica*.

Hi ha diferents imatges de laticífers en:

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/9.2-2.htm>

<http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/9.2-4.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/laticifers.htm>

### 8.1.3 Conductes gomífers

Les cèl·lules que constitueixen el conducte segreguen les gomes per un procés de modificació i lisi de la paret cel·lular secundària, les restes de la qual s'emmagatzemen en la cèl·lula (que acaba morint). La cavitat del conducte es forma per un mecanisme lisigen en cèl·lules parenquimàtiques, de manera que van formant-se cavitats o canals on les cèl·lules que constitueixen la paret segreguen la goma.

La gomosi constitueix un mecanisme de defensa, i pot ser causada per un excés continuat d'aigua al terra, per fongs i bacteris, per traumatismes i per glaçades. Els virus també poden determinar la formació de gomes en fruits d'espècies del gènere *Prunus*.

Podem observar imatges de cèl·lules, glàndules i conductes secretors en:

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/secretorycavitiesandcanals.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/secretorycells.htm>

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/secretoryglands.htm>

[http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/chapter\\_9.htm](http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/webchap9secretory/chapter_9.htm)



## 9 La tija

D'una banda, la tija és l'eix sobre el qual s'insereixen les fulles a les quals proporciona el suport mecànic necessari. També dona suport a les flors i els fruits, que creixen en posicions que faciliten la pol·linització i la dispersió de les llavors. D'altra banda, la tija constitueix una via per a la conducció de l'aigua i dels nutrients minerals des de les arrels fins a les fulles, així com un mitjà de transport d'aliments, hormones i altres metabòlits d'una regió de la planta a una altra. Les funcions principals són, per tant, la conducció i suport, però també l'emmagatzematge d'aigua i de substàncies de reserva, la respiració, la fotosíntesi i la reproducció.

Aquest òrgan deriva de l'hipocòtil en l'embrió com a resultat de l'activitat del meristema apical caulinar. Aquest meristema origina òrgans laterals i forma els primordis de les fulles i els primordis dels brots laterals. Els primordis de les branques solen presentar-se un poc apartats de l'àpex, en les gemmes axil·lars. Les flors o inflorescències es desenvolupen també a partir dels meristemes apicals, els quals experimenten canvis estructurals i fisiològics molt profunds al principi del període de reproducció de la planta.

Per a alguns autors el concepte de *brot* inclou totes les parts aèries de la planta. Aquells llocs de la tija en els quals es presenten les fulles són els *nusos*, mentre que els *entrenusos* són les regions de la tija sense fulles que separen els nusos entre si. Així, en una tija típica es poden distingir tres parts ([http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/nature/basic/np010.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/nature/basic/np010.html)):

- ✓ *Nus*: és la regió de la tija a la qual s'insereixen les fulles.
- ✓ *Entrenús*: És la regió compresa entre dos nusos.
- ✓ *Gemma axil·lar*: Localitzades en els nusos, la seua funció és formar branques.

### 9.1 Distribució dels teixits en la tija primària

En general, la distribució dels teixits en la tija primària segueix un patró de tres capes concèntriques, que són, de fora cap a dins:

- ✓ **Epidermis**, que recobreix l'òrgan externament. És semblant a l'epidermis de les fulles, amb estomes i pèls. Serà substituïda per la peridermis en les dicotiledònies de creixement secundari.

- ✓ **Còrtex.** És la zona de la tija situada entre l'epidermis i els teixits vasculars. Està format per parènquima (clorofil·lic o de reserva), un col·lènquima subepidèrmic i l'esclerènquima (fibres o esclereides). També pot haver-hi conductes secretors, segons les espècies.
- ✓ **Cilindre central,** que conté el sistema vascular, discontinu en herbàcies i més o menys continu en vegetals que presenten creixement secundari. Quan és discontinu està format per feixos vasculars intercalats entre radis de parènquima medul·lar. La part central del cilindre està ocupada per una medul·la de parènquima, que habitualment deixa un gran espai buit central.

Els feixos vasculars tenen, generalment, el floema extern i el xilema intern. En les monocotiledònies no hi ha càmbium entre floema i xilema, i la distribució dels feixos vasculars pot ser: a) dispersos per tota la tija, b) situats en posició central o c) limitar-se a dos cercles concèntrics si la medul·la és buida (figura 9.1.a). En les dicotiledònies, els feixos vasculars conserven el procàmbium a partir del qual es forma el càmbium fascicular. En cada feix s'observa una regió interna amb cèl·lules petites, de parets gruixudes: el xilema. La regió més externa del feix, amb cèl·lules encara més petites que les anteriors, és el floema. Juntament amb el floema hi ha un grup de cèl·lules més grans, poligonals, de parets gruixudes: les fibres d'esclerènquima. En dicotiledònies, la distribució dels feixos vascular és ben diferent de la de monocotiledònies: sols hi ha un anell de feixos vasculars externament (Figura 9.1.b).

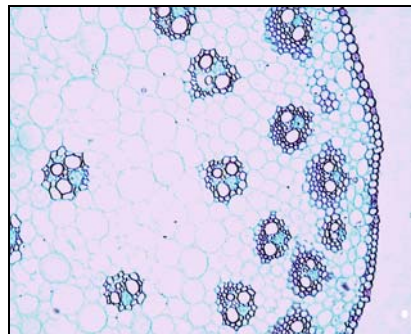
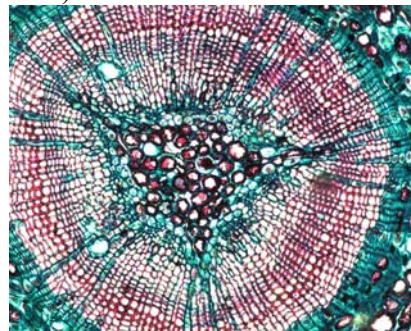


Figura 9.1 a) Cilindre central de monocotiledònia.



9.1 b) Cilindre central de dicotiledònia



## 9.2 Distribució dels teixits en la tija secundària

Quan acaben el desenvolupament primari, les plantes que presenten creixement secundari, i generalment en la primavera, les zones properes als meristemes apicals són responsables del creixement en longitud de la planta i només desenvolupen creixement primari. La resta de la tija presenta creixement secundari. La medul·la parenquimàtica desapareix, i el seu lloc és ocupat pel xilema.

El creixement secundari és conseqüència de l'activitat de dos meristemes secundaris laterals: el càmrium i el fel·logen. L'activitat meristemàtica del càmrium no sols té lloc en el feixos, sinó també entre ells, de manera que el càmrium és únic. Les divisions del càmrium produiran xilema secundari en la part interna i floema en l'externa. Si les estacions climàtiques estan ben definides, el càmrium inicia l'activitat cada primavera i l'atura a la tardor. Així es formen anells concèntrics de creixement. En cada anell, la zona interior és més clara, amb vasos de gran calibre i poc nombrosos. Correspon al primer xilema format en la temporada de creixement. La zona externa és més fosca, amb vasos nombrosos de petit calibre, i de color fosc. Pel que fa al floema, també hi ha un floema inicial amb vasos grans i poc nombrosos, i un floema tardà amb vasos més nombrosos de diàmetre petit.

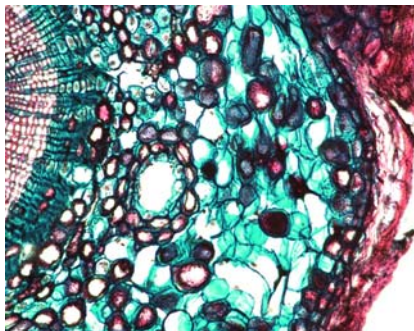


Figura 9.2 a) Peridermis i còrtex de *Pinus* sp

Altres característiques que distingeixen els elements conductors primaris i secundaris són:

- ✓ Els elements traqueals primaris solen ser més llargs.
- ✓ En el xilema i floema secundaris, a més dels elements verticals (originats de les cèl·lules cambials fusiformes), hi ha elements de posició horitzontal, com és el cas dels radis de parènquima acompanyant (formades a partir de les cèl·lules cambials radials).

A més, en la major part dels arbres, la part interna del tronc mor i es torna inactiu. Les substàncies de reserva migren, les parets cel·lulars reforcen les parets amb lignina i s'impregnen de tanins, gomes, resines, compostes aromàtics, etc. Finalment, els vasos s'obliteren i els protoplasmes moren. Així doncs, el tronc està constituït per dues parts: el duramen o part morta de l'arbre i l'albeca o part viva. Quant als teixits protectors, la peridermis substitueix a l'epidermis.

En la pàgina següent trobareu diverses imatges de la tija de monocotiledònies i de dicotiledònies:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/stemprim/index.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/stemprim/index.html)

### 9.3 Modificacions de la tija

Encara que les funcions principals de les tiges són el suport i la conducció, poden presentar modificacions específiques en alguns tipus de plantes. Les modificacions més comunes són:

- ✓ **Rizoma:** tija horitzontal subterrània que manca de fulles assimiladores i té gemmes que poden generar brots i també arrels.
- ✓ **Tubercle:** els tubercles són porcions allargades i terminals dels rizomes, que acumulen substàncies de reserva.
- ✓ **Bulb:** la porció de la tija és petita i té una gemma central terminal que produeix una tija erecta, fulles, a més d'una gemma axil·lar que produirà un bulb nou per a l'any següent. Emmagatzemen nutrients en escates foliars.
- ✓ **Circell caulinar:** són estructures enroscades i primes, sensibles als estímuls per contacte, amb la funció de subjectar a la planta. Presenten nusos en les aixelles foliars.
- ✓ **Cladodi:** tija verda amb l'aparença d'una fulla, capaç de fer la fotosíntesi. Pot produir flors, fruits i fulles temporals (Exemple: Opuntia).
- ✓ **Espina:** la majoria són projeccions o parts modificades de tiges, fortament lignificades i acabades en punta. No s'han de confondre amb els agullons, que són prolongacions epidèrmiques derivades de pèls.
- ✓ **Estoló:** són tiges prostrades, que creixen damunt el sòl o subterràniament, i en cadascun dels nusos es formen tant arrels com a plançons. Per exemple, en les maduixes en cadascun dels nusos es formen arrels i fulles.

## 10 L'arrel

L'arrel és la primera estructura que es desenvolupa a partir de l'embrió i constitueix la porció inferior de l'eix de la planta. Com que té geotropisme positiu, creix en sentit invers a la tija. La seua funció més coneguda és l'absorció d'aigua i sals minerals, però, a més, té una funció d'emmagatzematge.

Generalment, hi ha una arrel principal i unes ramificacions laterals cada vegada més primes. Aquest tipus d'arrel, característic de les gimnospermes i de les dicotiledònies, s'anomena *axonomorfa*. En el cas de les monocotiledònies les arrels s'originen de la tija i formen arrels adventícies, totes de la mateixa grandària, en un sistema radicular denominat *fasciculat*.

A causa de l'absència de nusos i entrenusos, l'estructura de l'arrel és senzilla i bastant similar al llarg de tota l'extensió.

### 10.1 L'arrel durant el creixement primari

L'arrel creix inicialment en longitud a causa de l'activitat del meristema apical radicular, i les cèl·lules s'hi organitzen formant una estructura denominada arrel primària. Independentment del grup de plantes, una arrel primària presenta una **epidermis** o **rizodermis**, en general uniseriada, que manca d'estomes i presenta pèls radicals a la zona de maduració (regió on ja no hi ha activitat del meristema apical). Els pèls radicals són expansions epidèrmiques amb una membrana que permet el pas d'aigua i de substàncies nutritives. [http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootprim/basic2/1117n.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootprim/basic2/1117n.html)

Sota l'epidermis està el **còrtex**, que en les arrels és característicament ample (molt més que el de la tija) i està constituït per parènquima especialitzat en l'emmagatzematge, encara que en les arrels aèries el parènquima pot ser clorofil·lic i en les arrels aquàtiques s'especialitza com a parènquima aerífer. Les cèl·lules parenquimàtiques del còrtex deixen nombrosos espais intercel·lulars pels quals circula l'aigua absorbida en els pèls i en l'epidermis (via apoplast). A més, les cèl·lules parenquimàtiques es relacionen entre si mitjançant plasmodesmes que permeten el pas de les sals minerals (via simplast).

Un tret distintiu de les arrels en creixement primari és la presència d'una **endodermis** en la capa més interna del còrtex, formada per una única capa de

cèl·lules compactes amb parets primàries anticlinals parcialment impregnades amb suberina. En les cèl·lules endodèrmiques joves s'hi observa una cinta denominada Banda de Caspary.

[http://www.els.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootprim/strip3/103006.html](http://www.els.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootprim/strip3/103006.html)

[http://www.els.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootprim/strip3/103015.html](http://www.els.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootprim/strip3/103015.html)

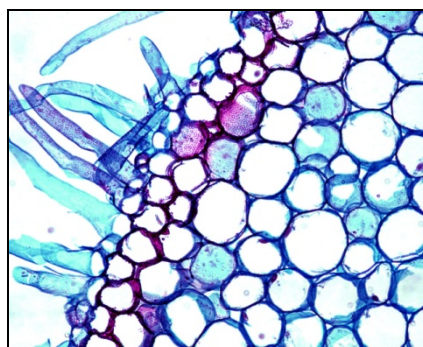
Es tracta d'un engruiximent cel·lular que va acompanyat del dipòsit de lignina i suberina, on no s'observen plasmodesmes, en contraposició amb allò que ocorre en la resta de la paret d'aquestes cèl·lules endodèrmiques. Sota l'endodermis i abans d'arribar als teixits vasculars trobem una o dues capes de cèl·lules parenquimàtiques de parets molt primes que constitueixen el pericicle, el qual conserva la capacitat meristemàtica i forma els primordis de les arrels laterals. El pericicle pot estar absent, com és el cas de plantes aquàtiques o algunes paràsites.

En el centre de l'arrel se situen els teixits vasculars i el parènquima associat. El xilema i el floema primaris es disposen en cordons separats i alterns. No obstant això, en les arrels adventícies de les monocotiledònies, els cordons de xilema i floema s'hi disposen de manera circular, per la qual cosa es diu que són poliarques.

La distribució dels teixits en l'arrel primària és la següent:

[http://www.els.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootprim/basic2/10302997.html](http://www.els.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootprim/basic2/10302997.html)

- ✓ **Cilindre cortical**, format per l'epidermis i el parènquima cortical. L'epidermis és monoestratificada, molt prima, sense cutícula ni estomes. Els únics pèls que té són els pèls absorbents formats per l'expansió lateral de les cèl·lules epidèrmiques. Com que està sotmesa a un desgast continu, quan les cèl·lules epidèrmiques moren, són substituïdes per cèl·lules suberificades procedents del parènquima cortical.



*Figura Cilindre cortical d'arrel primària*

- ✓ **Còrtex**. Està més desenvolupat que en la tija, però no presenta teixits de sosteniment. Les dues capes del còrtex que limiten respectivament amb l'epidermis i el cilindre central se suberitzen i formen dues capes aïllants: exoderma i endoderma. L'endoderma té la funció de barrera per a impedir el transport apoplàstic entre el cilindre central i el cortical.
- ✓ **Cilindre central**. La capa més externa del cilindre central, el pericicle, està formada per una o diverses capes de cèl·lules parenquimàtiques

amb capacitat de divisió. Són les cèl·lules que donaran lloc a les arrels secundàries. En dicotiledònies, els vasos de xilema i floema s'alternen sense formar feixos conjunts. En monocotiledònies, tenen una estructura més difusa.

## 10.2 L'arrel durant el creixement secundari

Només l'arrel principal i les laterals més grans de gimnospermes i dicotiledònies tenen creixement secundari típic, que produeix el creixement en grossor. El creixement secundari s'inicia quan el procàmbium i certes porcions del pericicle es diferencien a càmbium vascular, que comença l'activitat originant floema secundari cap a l'exterior i xilema secundari cap a l'interior.

Les estructures que trobem en una arrel secundària, des de la superfície fins a l'interior, són les següents:

- ✓ **Epidermis/còrtex/peridermis:** Pot haver-hi arrels amb creixement secundari més o menys desenvolupat. Les menys desenvolupades tenen epidermis i un còrtex superficial format principalment per teixit parenquimàtic, denominat parènquima cortical. En les arrels amb creixement secundari avançat l'epidermis i el còrtex se substitueixen per l'escorça o peridermis.
- ✓ **Floema secundari:** Es forma a partir del càmbium vascular, cap a la part exterior.
- ✓ **Càmbium vascular:** És el meristema lateral principal responsable del creixement en grossor de l'arrel. Produeix floema secundari cap a l'exterior i xilema secundari cap a l'interior. Conforme l'arrel va creixent en grossor el càmbium vascular es va allunyant de l'eix central.
- ✓ **Xilema secundari:** Produït pel càmbium vascular. Forma la fusta i en les arrels gruixudes és teixit mort. El xilema secundari més recent és el més superficial.
- ✓ **Xilema primari:** Es troba en la part més interna de l'arrel i es va produir durant el creixement primari.

## 10.3 Diferències entre la tija i l'arrel

	<i>TIJA</i>	<i>ARREL</i>
Origen de ramificació	Meristema apical	Pericicle
Cilindre cortical	<i>Estret</i>	<i>Ample</i>
Epidermis	Amb estomes	Sense estomes
Cilindre central	<i>Ample</i>	<i>Estret</i>
Disposició de xilema i floema	Xilema i floema en feixos vasculars	Xilema i floema es disposen de manera alterna

## 10.4 Elements característics de l'arrel

A continuació, descrivim alguns elements característics propis de l'arrel:

- ✓ **Caliptra.** Tradicionalment ha estat considerada com una estructura que serveix per a protegir el meristema apical i per a facilitar la penetració de l'arrel a través del sòl durant el creixement. La caliptra és l'òrgan que controla la georeacció de l'arrel, i és indispensable per al geotropisme positiu. Està formada per cèl·lules parenquimàtiques vives en diverses fases de diferenciació, amb el nucli en la part superior i grans de midó en la part basal (denominats estatolits), que són els responsables de transmetre l'estímul gravitatori. Les cèl·lules es disposen en fileres radials, de les quals, les cèl·lules centrals formen un eix anomenat *columela*. Les cèl·lules apicals es diferencien en cèl·lules perifèriques que juntament amb les cèl·lules epidèrmiques secreten el mucigel (substància viscosa composta principalment per polisacàrids elaborats en els dictiosomes). Les cèl·lules perifèriques es desprenen a mesura que l'arrel s'obri pas en el sòl. En plantes aquàtiques, es desenvolupa la caliptra, però degenera aviat.
- ✓ **Micorrizes.** Les micorrizes són una simbiosi entre arrels de plantes superiors i fongs del sòl especialitzats. Aquesta associació permet incrementar la superfície d'exploració de l'arrel i millorar el creixement i adaptació de la planta al medi. Constitueixen una simbiosi especialment important, ja que són capaces d'absorbir i transportar fòsfor, zinc, manganès i coure, tots nutrients essencials. Els fongs se'n beneficien obtenint carbohidrats de la planta hoste.

Hi ha dos tipus de micorrizes: les **endomicorrizes** i les **ectomicorrizes**. Les primeres són les més freqüents. Entre les Gimnospermes només presenten endomicorrizes *Taxus baccata*, *Sequoia sempervirens*, *Sequoia gigantea* i *Ginkgo biloba*. Els fongs més freqüents són generalment Zygomycetes, amb hifes no septades i les associacions fong/hoste no són molt específiques. Les hifes del fong penetren les cèl·lules del còrtex de l'arrel, sense trencar el plasmalema o el tonoplast (el fong mai penetra l'endodermis) i hi formen unes protuberàncies anomenades *vesícules*, que queden revestides per la membrana plasmàtica, on té lloc l'intercanvi entre fong i hoste. Les hifes s'estenen diversos centímetres per fora de l'arrel i així incrementen la quantitat de nutrients absorbits.  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootsec/mycorr5/110501.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootsec/mycorr5/110501.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootsec/mycorr5/ross4p4.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootsec/mycorr5/ross4p4.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootsec/mycorr5/ross4p5.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootsec/mycorr5/ross4p5.html)

Les **ectomicorrizes**. Són característiques de certs grups d'arbres i arbustos de regions temperades. Respecte als fongs que hi participen són basidiomicets principalment, encara que també hi ha molts ascomicets. El fong creix entre les cèl·lules de l'arrel, les envolta sense penetrar-les, i forma una estructura característica, *la xarxa d'Hartig*. A més, les arrels estan envoltades per una beina formada pel fong, el *mantell fúngic*. Les hormones que secreta el fong provoquen la ramificació de l'arrel, que adopta un aspecte característicament

esponjós i ramificat. Els pèls absorbents sovint estan absents, ja que són reemplaçats per les hifes fúngiques.  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootsec/myco rr5/110502.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootsec/myco rr5/110502.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/rootsec/myco rr5/103019.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/rootsec/myco rr5/103019.html)

- ✓ **Nòduls radicals.** Són associacions simbiòtiques molt específiques entre bacteris i plantes superiors, sobretot en lleguminoses. La planta proporciona al bacteri compostos carbonatats com a font d'energia i un entorn protector, i rep nitrogen en una forma utilitzable per a la formació de proteïnes. La formació de nòduls es produeix després que les plantes segreguen compostos que els bacteris formadors de nòduls detecten al sòl. Els bacteris expressen els gens que els permeten entrar en els pèls radicals, de manera que el creixement del pèl s'altera, i es forma cap a dins una estructura tubular anomenada *bri d'infecció*. El bri es dirigeix a la base del pèl i, a través de les parets cel·lulars, va a l'interior del còrtex.

Els bacteris indueixen la divisió cel·lular en les cèl·lules corticals, que es tornen meristemàtiques. A causa de la contínua proliferació de bacteris i de cèl·lules corticals, es formen uns creixements tumorals que constitueixen els nòduls.





# 11 La fulla

Són els òrgans fotosintètics de les plantes, ja que les cèl·lules presenten una enorme quantitat de cloroplasts. A més, són les principals responsables de controlar la transpiració per evitar la pèrdua excessiva d'aigua.

Les fulles es poden dividir en dues parts: pecíol i el limbe. El **pecíol** és una estructura més o menys llarga i cilíndrica que, en els nusos, uneix el limbe al tronc. En l'angle que es forma entre el tronc i el pecíol se situen les gemmes axil·lars de les quals partiran noves branques. Les fulles que no tenen pecíol s'anomenen *sèssils*. El **limbe** és la part de la fulla encarregada de fer la fotosíntesi i regular la transpiració, ja que conté la majoria dels estomes i del parènquima clorofil·lic. La cara superior del limbe (normalment l'adaxial) és l'anvers i la inferior (normalment l'abaxial) el revers. La seua variabilitat morfològica és enorme i està condicionada pel medi ambient.

## 11.1 Estructura histològica de la fulla

En general, quant a la disposició dels teixits, podem parlar d'una estructura primària senzilla que consta de:

- ✓ **Epidermis.** L'epidermis de l'anvers o adaxial presenta capes de cutina i cera i, en general, manca d'estomes. L'epidermis del revers o abaxial, per contra, presenta una gran densitat d'estomes (figura 11.1).
- ✓ Una capa de **col·lènquima** formada per cèl·lules vives, amb una paret cel·lulòsica gruixuda. El **mesòfil o parènquima clorofil·lic**, format pel *parènquima en palissada* i el *parènquima esponjós* (Figura 11.1). El primer es troba en la part superior del mesofil·le de la fulla, i està constituït per cèl·lules parenquimàtiques llargues i primes, juntes i amb molts cloroplasts. Pot estar format per una o diverses capes de cèl·lules. En la zona del revers, les cèl·lules són més arrodonides i amb espais intercel·lulars; es tracta del *parènquima esponjós*.
- ✓ **Sistema vascular.** Està format per una xarxa de vasos que s'estén per tota la fulla, a través dels quals circulen l'aigua (xilema) i els productes assimilats (floema). Les transferències entre el sistema vascular i els teixits fotosintètics es produeixen en les nervacions més primes, i el transport té lloc a través de les nervacions majors. Les nervacions menors es troben en el parènquima esponjós; cadascuna està formada per un feix de xilema en l'anvers i floema en el revers.

Els **feixos vasculars o nervis** presenten una disposició característica segons el tipus de fulla. En les dicotiledònies, es diferencien dos nivells d'organització: la venació major i la venació menor.

- *Venació major.* Es tracta d'una vena mitjana o principal de diverses venes primàries, més prominent en la cara inferior. En el centre s'hi troben el xilema i el floema, envoltats per l'esclerènquima. Els teixits vasculars de les fulles són generalment primaris, però de vegades es pot observar un cànchium funcional i floema i xilema secundaris.
- *Venació menor.* Les venes menors de les fulles de les dicotiledònies formen una xarxa molt regular. Estan envoltades per una beina fascicular parenquimàtica o esclerenquimàtica d'una sola capa de cèl·lules de gruix. Podeu observar la venació d'una dicotiledònia típica en les següents pàgines:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/leafbas/vas3/062313.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/leafbas/vas3/062313.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/leafbas/vas3/mg0417.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/leafbas/vas3/mg0417.html)

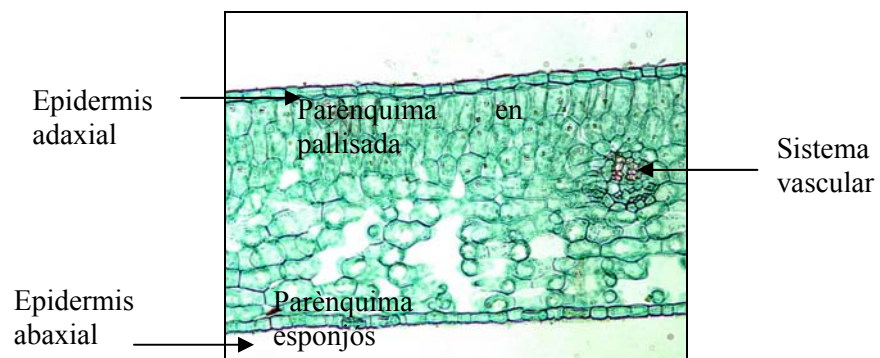


Figura 19.1 Tall transversal de fulla de dicotiledònia

## 11.2 Adaptacions de les fulles

L'estructura histològica de la fulla presenta variacions segons les característiques de l'hàbitat. Així, podem trobar fulles mesòfiles (en ambients amb aigua abundant), fulles xeròfiles (amb ambients que pateixen períodes de deficiència hídrica) i fulles hidròfiles (d'ambients aquàtics).

### 11.2.1 Característiques morfològiques de les fulles mesòfiles

- ✓ Presenten parènquima en palissada i esponjós.
- ✓ Generalment són gruixudes.
- ✓ Epidermis poc cutinitzada.
- ✓ Estomes abundants.

### 11.2.2 Característiques morfològiques de les fulles xeròfiles

- ✓ Redueixen la grandària cel·lular i augmenten el gruix de les parets cel·lulars.
- ✓ Presenten un increment del parènquima en palissada a costa de l'esponjós.
- ✓ Major densitat del sistema vascular.
- ✓ Abundància de l'esclerènquima, que fa que siguin dures.
- ✓ Estomes enfonsats o protegits en criptes.
- ✓ Cutícula gruixuda.

### 11.2.3 Característiques morfològiques de les fulles hidròfiles

- ✓ Generalment són primes i presenten molts espais aeris.
- ✓ En l'epidermis s'observen pocs estomes.

En la pàgina següent trobareu imatges de fulles adaptades a diferents hàbitats:

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/leafeco/index.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/leafeco/index.html)

Observareu fulles de diferents gimnospermes en:

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/gymnospermleaves.htm>

Observareu fulles de diferents monocotiledònies en:

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/monocotleaves.htm>

Observareu fulles de diferents dicotiledònies en:

<http://botweb.uwsp.edu/anatomy/dicotleafxs.htm>



## 12 La flor

La flor és l'òrgan que es forma en el brot durant la fase reproductiva de la vida de les plantes espermatòfites, és a dir, gimnospermes i angiospermes. Tots dos grups de plantes tenen flors, però en el cas de les gimnospermes les flors són en realitat inflorescències que no donaran lloc a un fruit. Per contra les angiospermes presenten flors típiques que després de la fecundació formaran llavors tancades en fruits.

Les flors apareixen durant l'època reproductiva de les plantes mitjançant un procés denominat floració. Com totes els òrgans de la planta, s'originen a partir de l'activitat meristemàtica: el meristema apical caulinar es converteix en un àpex per a la reproducció. En realitat podria considerar-se com una porció de tija altament modificada on les fulles sofreixen canvis dràstics per a convertir-se en les diferents parts de la flor.

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit3/rep3p1.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit3/rep3p1.html)

En la flor es produeix la formació dels gàmetes masculins i femenins en dos processos denominats respectivament microesporogènesi i macroesporogènesi. En la majoria dels casos, tant el gametòfit masculí, o gra de pol·len, com el gametòfit femení, o sac embrionari, es produeixen en la mateixa flor. Són hermafrodites. No obstant això, en algunes espècies la producció dels gametòfits masculins i femenins ocorren en flors diferents situades en la mateixa planta (monoiques) o en plantes diferents (espècies dioiques).

En la flor ocorre també la fecundació que comporta la formació del zigot (diploide) que després de successives divisions mitòtiques es converteix en embrió i posteriorment en la llavor. Però la flor també contribueix a la formació del fruit per modificació de les parets de l'ovari, on es troben els zigots.

En aquesta pàgina analitzarem l'estructura de la flor d'angiospermes perquè representen al grup de plantes més abundants i diverses, i les més fàcils d'observar.

### 12.1 Parts de la flor

Una flor típica és un conjunt de fulles especialitzades, els *antòfils* que s'insereixen generalment sobre el receptacle en *verticils*. Està formada per calze, corol·la, carpels i antereres.

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit1/reps1p1.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit1/reps1p1.html)

### 12.1.1 Peduncle

La part que uneix la flor a la tija és el *peduncle*, les flors que no en tenen són sèssils. Quan el peduncle dóna suport a un grup de flors, l'estructura que uneix cada flor amb el peduncle és el *pedicel*. El peduncle o el pedicel formen una estructura terminal denominada *receptacle* des d'on parteixen les altres estructures de la flor.

### 12.1.2 Periant

La part externa i estèril de la flor, el *periant*, té una funció protectora. Consta del conjunt de pètals o *corol·la* i el conjunt de sèpals o *calze*. Els pètals es diferencien dels sèpals pel seu colorit i la seua major varietat morfològica. L'organització histològica de pètals i sèpals sembla la de la fulla.

- ✓ Els **pètals** es caracteritzen per la varietat morfològica i cromàtica i els sèpals pel contingut en cloroplasts i clorofil·les que li confereixen el típic color verd. Les parets de les cèl·lules epidèrmiques freqüentment són convexes o papil·loses, especialment en la cara adaxial. [http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit1/reps1p5.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit1/reps1p5.html). Algunes cèl·lules epidèrmiques dels pètals contenen olis essencials volàtils, responsables de la fragància característica de les flors. El mesòfil generalment no presenta parènquima clorofil·lic, sinó parènquima fonamental. El color dels pètals resulta de la presència de pigments: carotenoides, i flavonoides, principalment antocianines, el color dels quals depèn del pH.

El color blanc de moltes flors és conseqüència del fenomen de reflexió total de la llum. Els pètals poden presentar espais d'aire en posició subepidèrmica o una capa de cèl·lules amb abundants grans de midó, i en tots dos casos la llum es reflecteix.

El sistema vascular consisteix generalment en un nervi major i una sèrie de nervis petits.

- ✓ Els **sèpals** són principalment estructures protectores de la flor. La peridermis dels sèpals presenta estomes i tricomes, així com una cutícula més o menys desenvolupada. El mesòfil sol estar constituït per cèl·lules isodiamètriques, amb grans espais intercel·lulars.

### 12.1.3 Part reproductora

La part reproductora està formada pels *estams*, que constitueixen la part masculina de la flor o androceu, i el *pistil*, que és la part femenina o gineceu.

- ✓ **L'androceu** està format pel conjunt d'estams, els més evolucionats dels quals consten d'un filament que acaba en una antera: una estructura allargada amb una invaginació medial que la divideix en dos lòbuls, cadascun amb dos sacs pol·línics on ocorre la microesporogènesi o formació de grans de pol·len. [http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/reproduc/subunit1/mals1p2.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/reproduc/subunit1/mals1p2.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/reproduc/subunit1/mals1p4.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/reproduc/subunit1/mals1p4.html)

- En el tall transversal d'una antera jove s'observen les capes següents: Epidermis o exoteci, prima i contínua. En el filament sol estar cutinizada i pot presentar estomes i tricomes.
  - Teixit mecànic o endoteci, capa fibrosa sobre les vores externes dels sacs pol·línics.  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/reproduc/subunit1/mals1p6.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/reproduc/subunit1/mals1p6.html)
  - De 2 a 4 estrats de cèl·lules parenquimàtiques, que aviat degeneren ràpidament.
  - Teixit nutricional o tapetum. Sol estar format per una única capa de cèl·lules de grandària variable multinucleades o poliploides. Serveix com a font de nutrients per a les cèl·lules mare del pol·len i per a les micròspores que, posteriorment, donaran lloc als gametòfits masculins.  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/reproduc/subunit1/mals1p5.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/reproduc/subunit1/mals1p5.html)
  - Teixit esporogen o arquespori, constitueix cada sac pol·línic. I està format de dues capes de cèl·lules.
- ✓ En el **gineceu** té lloc la macrosporogènesi o formació de la macròspora i finalment el gametòfit femení o sac embrionari. El gineceu està format per un o diversos pistils, cadascun amb fulles modificades denominades carpels que es doblen sobre si mateixos i formen una estructura típica en botella. La base dilatada del pistil és l'ovari, on es troba el gametòfit femení. El tub s'anomena estil i la part superior estigma. En els marges s'hi troba la placenta, que dona origen als òvuls o primordis seminals.  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit1/rep1p6.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit1/rep1p6.html)  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit2/rep2p1.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit2/rep2p1.html)

L'estigma està compost per cèl·lules que secreten substàncies que actuen en els processos d'incompatibilitat o rebuig dels grans de pol·len no adequats. L'epidermis de l'estigma, per tant, és glandular i normalment presenta papil·les que estan cobertes per una cutícula.  
[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit2/rep2p2.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit2/rep2p2.html)

En la part central de l'estil apareix un teixit molt similar al teixit glandular de l'estigma, el teixit de transmissió, que és l'encarregat de proporcionar nutrients al teixit del tub pol·línic durant el creixement. A més, s'observa en l'estil una epidermis externa coberta de cutícula on poden haver-hi estomes, un teixit parenquimàtic fonamental de parets fines i els feixos vasculars corresponents.

L'ovari està constituït per dues capes epidèrmiques, un teixit parenquimàtic fonamental de cèl·lules poc diferenciades, i teixits conductors.

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit2/refs2p5.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit2/refs2p5.html). Els òvuls naixen en la placenta, i el nombre de placentes d'un ovari sol ser igual al nombre de carpels. L'òvul es desenvolupa a partir de la placenta de l'ovari i és el lloc de formació de les macròspores i del desenvolupament dels sacs embrionaris.[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit2/refs2p4.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit2/refs2p4.html)

L'òvul es diferencia en la *nucel·la*, cos central de teixit amb cèl·lules vegetatives i esporògenes, un o dos teguments que emboliquen la nucel·la.

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit1/refs1p7.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit1/refs1p7.html)

[http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant\\_Antomy/plant/repro/subunit2/refs2p6.html](http://www.cls.zju.edu.cn/sub/fulab/plant_Antomy/plant/repro/subunit2/refs2p6.html)



## Bibliografia

ALBERTS, B. i al., *Biologia molecular de la cèl·lula*, Editorial Omega, Barcelona, 2008.

ALONSO, J.R.. *Manual de Histología Vegetal*. Editorial Mundi-Prensa, Madrid, 2011.

CONESA, J.A. i al., *Estructura i organització d'angiospermes*, Ed. Universitat de Lleida, 1997.

ESAU, K. *Anatomía vegetal*. 3a ed. revisada i actualitzada. Barcelona: Omega, 1985.

EVERT, R. F. (2006). *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function and development*. 3th ed. Hoboken, N. J.: John Wiley & Sons.

MA, Z.; COOPER, C.; KIM, H-J; JANICK-BUCKNER, D. (2009) «A Study of Rubisco through Western Blotting and Tissue Printing Techniques». *CBE—Life Sciences Education*, 8:140–146.

PANIAGUA, R. i al., *Citología e histología vegetal y animal*. 4a ed. McGraw-Hill–Interamericana, 2007.

RAVEN, P.H. i al., *Biología de las plantas*, tom 1. Ed. Reverté, 1991.

PETERSON, R. L.; PETERSON, C. A.; MELVILLE, L. H. (2008). *Teaching plant anatomy through creative laboratory exercises*. Ottawa: NRC Press: National Research Council of Canada.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. (2006). *Plant physiology*. 4th ed. Sunderland: Sinauer Associates.

### Adreces d'Internet:

Atlas of plant anatomy (Kraus and Pinasecchi)

<<http://atlasveg.ib.usp.br/English/index.html>> [Consulta: 6 de novembre de 2012].

Atlas of Plant Anatomy (P. Schulte)

<<http://sols.unlv.edu/Schulte/Anatomy/Anatomy.html>> [Consulta: 16 de setembre de 2012].

Molinas, Marisa (2007). *Histologia Vegetal. Guia Didàctica.*

<[http://www3.udg.edu/publicacions/vell/electroniques/Diagnostic\\_Histologic\\_Animal/bloc/IMPR\\_Diagnostic\\_histo\\_vegetal.pdf](http://www3.udg.edu/publicacions/vell/electroniques/Diagnostic_Histologic_Animal/bloc/IMPR_Diagnostic_histo_vegetal.pdf)> [Consulta: 22 de novembre de 2012].

Photographic atlas of plant anatomy (Curtis et al.)

<<http://botweb.uwsp.edu/anatomy>> [Consulta: 9 d'octubre de 2012].

The virtual plant < <http://virtualplant.ru.ac.za/Main/ANATOMY/VP-Introd.htm>> [Consulta: 10 de novembre de 2012].

Unitat de Biologia Cel·lular, Universitat de Girona, *Histologia Vegetal, Guia*

*Didàctica*, < <http://histologia.24ixs.net/presentacio.htm>> [Consulta: 5 de maig de 2012].

Plant anatomy (Mauseth) < <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab>>

[Consulta: 30 de novembre de 2012].

Formation en biologie végétale <[http://www.afd-](http://www.afd-ld.org/~fdp_bio/content.php?page=morpho_meristem&skin=modiia)

[ld.org/~fdp\\_bio/content.php?page=morpho\\_meristem&skin=modiia](http://www.afd-ld.org/~fdp_bio/content.php?page=morpho_meristem&skin=modiia)>

[Consulta: 30 d'agost de 2012].

BOT 201 & BOT 201 Lab - General Information

<<http://www.biologie.uni-hamburg.de/online/library/webb/BOT201/BOT201/201-98Theme.htm>> [Consulta: 25 d'agost de 2012].

<<http://www.biologie.uni-hamburg.de/online/library/webb/BOT201/Angiosperm/MagnoliophytaLab99/MagnoliosidaLab.htm>> [Consulta: 25 d'agost de 2012].