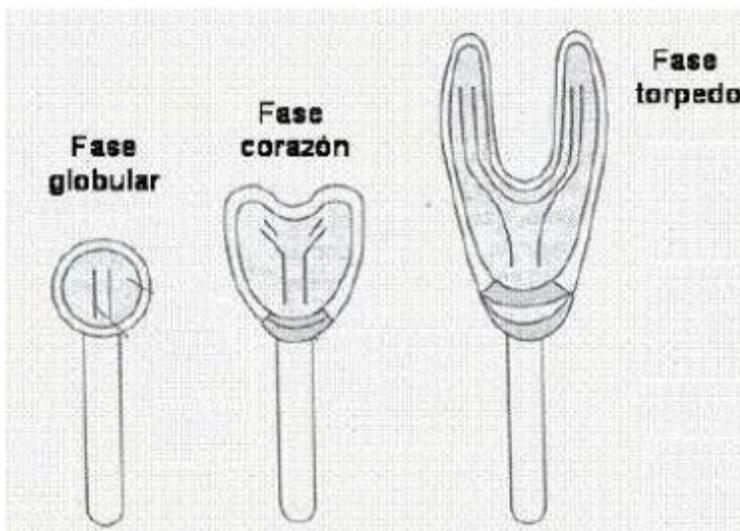


¿Cómo es el Crecimiento, desarrollo y diferenciación.

Introducción. Concepto de crecimiento. Análisis del crecimiento vegetal. Embriogénesis. Meristemos. Desarrollo de la raíz y del tallo. Diferenciación celular. Senescencia y muerte celular programada. Concepto de hormona vegetal. Sensibilidad diferencial. Modelo de acción hormonal.

La embriogénesis es el **proceso fisiológico** mediante el cual el cigoto se divide para dar lugar a un individuo. Hasta que el individuo está completamente formado se llama **embrión**. Puedes leer más sobre la embriogénesis en el artículo que le dedicamos a la **embriogénesis en animales** aquí (próximamente). En el caso de la embriogénesis animal el cigoto se divide de forma simétrica para dar dos células. Por el contrario, en vegetales las divisiones del cigoto son asimétricas.



Esquema de los principales estadios del embrión vegetal.

En **algas pardas la embriogénesis es más sencilla que en plantas vasculares**. Por ello se emplean como modelo para estudiar el proceso. Tras la primera división del cigoto ya está establecida la **polaridad del alga**, es decir, desde que son solo dos células ya está decidido qué célula dará lugar a la **parte aérea y cual a la subterránea o de anclaje** del alga. Esta polaridad viene dada por el **punto de entrada del gameto masculino en el femenino**. Aunque **la luz o la gravedad pueden alterar la división celular para repolarizarla**.

En **angiospermas** la embriogénesis es **más complicada** que en algas, teniendo más capas celulares. Como planta modelo se ha utilizado *A. thaliana*, de la que puedes leer más [aquí](#). En ellas la **primera división celular** también queda **establecida una**

polaridad. Sin embargo en plantas evolucionadas la **célula de arriba dará lugar a la planta y la inferior, más pequeña, dará lugar al suspensorio**, tejido que transportará el alimento desde las células de almacenamiento del fruto que acompañan al cigoto. Los estadios de la embriogénesis vegetal se denominan por la **morfología que presentan vistos al microscopio**:

Globular, cuando el cigoto se ha dividido **hasta alcanzar las 64 células**. En ese punto la planta empieza a tomar su siguiente morfología "**corazón**", con un esbozo de lo que serán los **cotiledones y la raíz**. Seguidamente la morfología **torpedo**, con los **cotiledones más aparentes** y en medio de ellos se esboza ya el **meristemo apical que se elonga longitudinalmente**. En el lado contrario se aprecia ya el inicio de la raíz. Tras esto el embrión maduro **empieza a elongar la raíz y los cotiledones**, gracias a los cuales obtendrá la energía para desarrollar el resto de la planta.

Cuando ya está establecida la polaridad y el embrión está maduro se mantienen dos grupos de células indiferenciadas. Uno dará lugar a la raíz principal de la que saldrán el resto y otro tanto pasa en la parte aérea. Estas células madre se denominan meristemas apicales de raíz (RAM) y tallo (SAM). Los estudios han demostrado que el SAM y el RAM se organizan de forma independiente, cada uno con sus propios genes.

La embriogénesis es un proceso muy complejo en el que interviene más de 20.000 genes, algunos de ellos se transcriben solo en momentos puntuales mientras que otros permanecen activos durante el proceso, como los que transcriben para proteínas de degradación del material de reserva almacenado en la semilla. Cuando empiezan a tomar forma los cotiledones empiezan a expresar los genes propios de estos órganos.

El desarrollo de la raíz es el proceso mediante el cual el meristemo da origen a células hijas que se diferencian en los sistemas de tejido de este órgano.

A diferencia del meristema apical del tallo, el meristema apical de la raíz produce células en dos direcciones; células que contribuyen al crecimiento del eje de la raíz y células que intervienen en el crecimiento de la cofia o caliptra. El desarrollo de una raíz es de 3 a 7 horas en vegetales

Crecimiento longitudinal

Región de división celular

Es también conocida como zona meristemática y corresponde a la región de la raíz en donde se producen los llamados *tejidos primarios* debido a que son los primeros en originarse en la raíz. Los primeros tejidos meristemáticos de la raíz son el protodermo, el meristema base y el procambium.

Región de elongación[editar]

Las células producidas en la zona meristemática presentan un tamaño pequeño y son muy parecidas unas a otras. La región de elongación corresponde a la zona en la que

dichas células se elongan verticalmente mediante la absorción de agua hacia la vacuola. Este es el mecanismo principal mediante el cual la raíz crece longitudinalmente. Dicho estiramiento requiere sin embargo, un aumento en la cantidad de citoplasma celular.

En la región de elongación también se inicia el proceso de diferenciación y especialización celular.

Región de maduración

Corresponde a la zona en la que los *tejidos primarios* o meristemáticos maduran y se transforman en tejidos especializados.

Durante la especialización o diferenciación, el protodermo da lugar a la epidermis de las raíces jóvenes, el meristema base produce el córtex y el procambium se transforma en tejidos vasculares maduros.

Crecimiento lateral

El crecimiento lateral se inicia con la rediferenciación de células que se localizan a cierta distancia del meristema apical de la raíz y dentro de la epidermis.

Este tipo de crecimiento no es tan organizado como el crecimiento de apéndices laterales en el tallo (dirigido por meristemas axilares) sino que ocurre como una respuesta a condiciones ambientales tales como diferentes concentraciones de nutrientes, de manera que la densidad de raíces laterales aumenta en áreas con concentraciones mayores de nutrientes.

Dado que las células que dan origen a las raíces laterales se encuentran dentro de la epidermis, es necesario que las nuevas raíces se abran paso por entre los tejidos de la raíz principal. Las primeras divisiones celulares son denominadas divisiones anticlinales que son aquellas durante las que se crean nuevas paredes celulares perpendiculares a la superficie externa. Luego, se producen una serie de divisiones periclinales que producen paredes celulares paralelas a la superficie externa junto con nuevas capas, cada una de las cuales tendrá un determinado destino.

Mediante experimentos de escisión de raíces se demostró que el meristema lateral de la raíz sólo se vuelve autónomo luego de haberse establecido de tres a cinco capas celulares.

Debido a que las raíces laterales son producidas por el periciclo, se han propuesto dos factores como responsables del control del crecimiento de raíces en unas regiones de este tejido y no en otras. Uno de los factores es la competencia inata definida por una posición cercana al polo del protoxilema y otro factor es un mecanismo de espaciamiento influido por hormonas como la auxina.

Destinos celulares

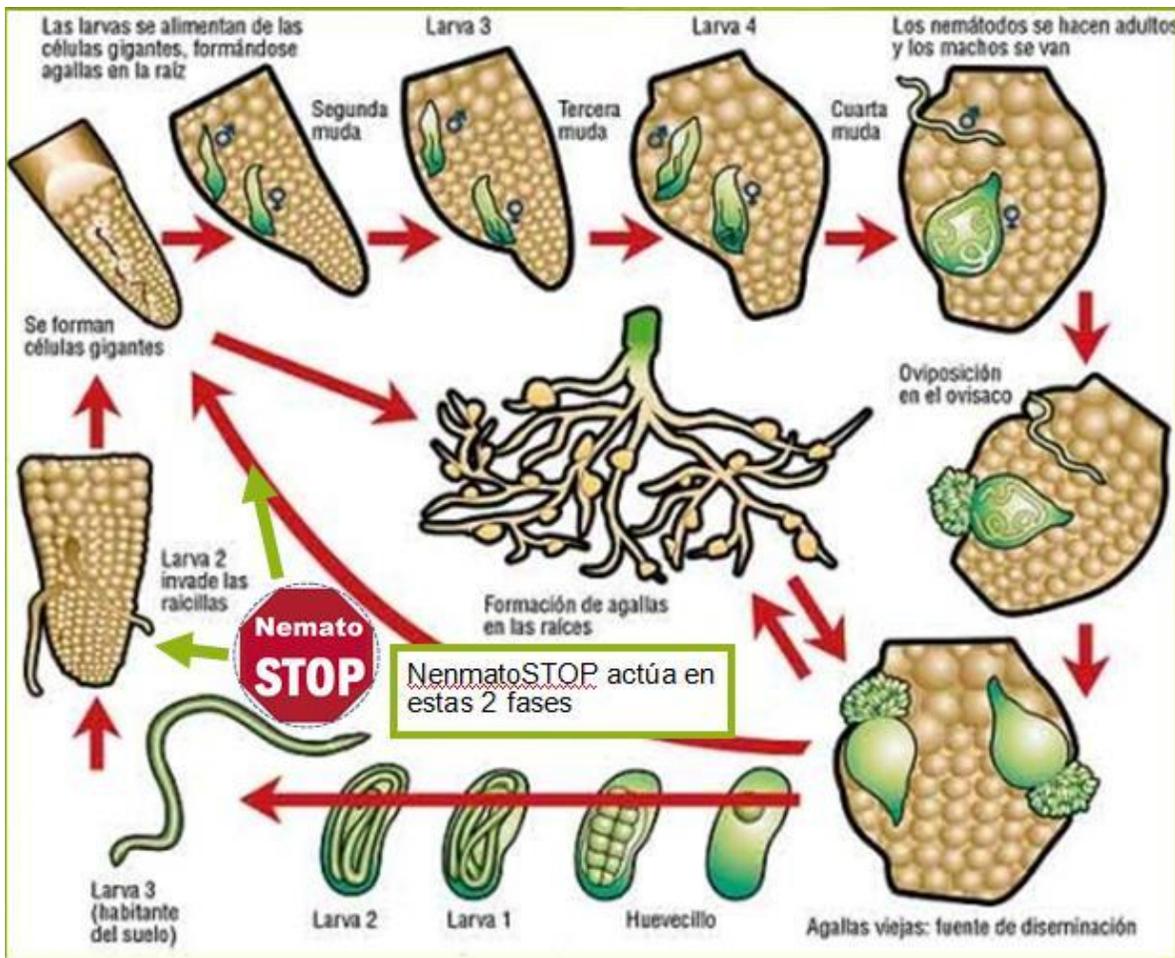
Inmerso en el meristema, se encuentra un grupo de células con una muy baja tasa de división que se denomina centro quiescente. *Arabidopsis*, presenta cuatro células centrales que constituyen el centro quiescente y cuatro grupos de células iniciales. Un tipo de células iniciales producen la epidermis, un segundo tipo produce el córtex y la endodermis, un tercer tipo da lugar al periciclo y un cuarto tipo da origen a la caliptra.

Mediante experimentos de ablación por láser, eliminando células individuales, se ha demostrado que el destino final de las células producidas por el meristema apical de la raíz depende de la posición de dichas células y no de su linaje o procedencia. Esto indica que sería posible reemplazar células de un tejido por células de otro pues su función es plástica y puede cambiar con la posición.

El descubrimiento de mutantes de *Arabidopsis* ayuda a entender los diferentes destinos celulares y patrones establecidos durante el desarrollo de la raíz y su relación con grupos de genes. Los mutantes *scarecrow (scr)* y *short root (shr)* carecen de una capa de células entre la epidermis y el periciclo. El gen *scr* da lugar a una célula endodérmica pequeña y a una célula de la corteza más grande luego de una división; por su parte, el gen *shr* se encarga de la especificación de las células endodérmicas. Las células mutantes para *shr* no desarrollan características endodérmicas. Los mutantes de *scr* sin embargo, sí presentan diferenciación en endodermo y corteza.

El establecimiento de un patrón axial puede llegar a ser dependiente de morfógenos tales como auxina.

Hormonas relacionadas con el desarrollo



Como es la Naturaleza química de las Auxinas. La Relación entre la estructura y actividad biológica. El Metabolismo del AIA. Transporte. Efectos fisiológicos. Mecanismo de acción. Aplicaciones agronómicas.

Auxina

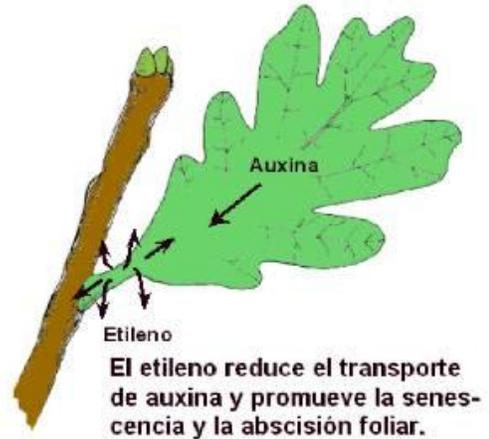
Varios experimentos sugieren la importancia de la auxina como hormona que regula la diferenciación de tejidos vasculares, formación de ramas laterales y sobre todo, formación del polo embrionario de la raíz y mantenimiento de una organización celular alrededor de la radícula o raíz embrionaria.

Los estudios que han sugerido que la auxina desempeña un rol importante en el desarrollo de la raíz se basan en el estudio del mutante *gn* (*gnom*) que carece de un polo de la raíz y (según se demostró), no posee PIN1 que es una proteína transportadora de auxina. Por tanto, la inhabilidad de los mutantes *gn* se debe a que no se forma un polo basal por la ausencia de una distribución asimétrica de la proteína PIN1.

(A) Fase de mantenimiento de la hoja



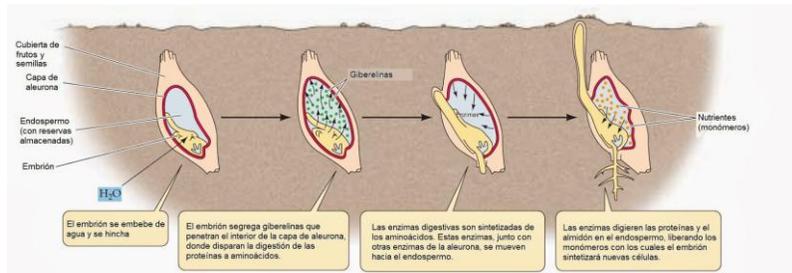
(B) Fase de inducción a la abscisión



(C) Fase de abscisión



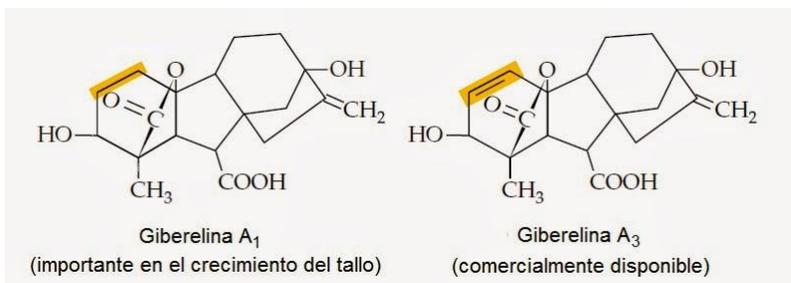
Como es la Naturaleza química de las Estructura de las Giberelinas. Extracción y valoración. Relación entre la estructura y actividad biológica. Biosíntesis y metabolismo. Lugares de síntesis y transporte. Efectos fisiológicos. Mecanismo de acción. Aplicaciones agrícolas.



Participación de las giberelinas en la germinación de las semillas

Las giberelinas son un tipo de regulador de crecimiento que afecta a una amplia variedad de fenómenos de desarrollo en las plantas, incluidas la elongación celular y la germinación de las semillas. El nombre se debe a un hongo del género *Gibberella*. Unos

científicos japoneses descubrieron que dicho hongo segregaba una sustancia química que hacía que los tallos de arroz infectados alcanzaran gran altura antes de caer, conocida como *bakanea* o "plántulas tontas". Esta sustancia química recibió el nombre de giberelina y, más tarde, se descubrió que aparecía de forma natural en las plantas, en cantidades reguladas y de diversas formas. Hay más de 110 giberelinas diferentes, pero para cada especie vegetal sólo unas pocas son biológicamente activas. Al igual que la auxina, las giberelinas se sintetizan en los meristemos apicales, hojas jóvenes y embriones. Mientras que las auxinas y las citocininas están formados por aminoácidos y bases, las giberelinas están formadas por la unión de unidades de isoprenoides de cinco carbonos, que juntas forman una característica estructura que contiene cuatro anillos.



Las giberelinas son uno de los varios tipos de reguladores implicados en la elongación del tallo. Como ya sabemos, se cree que las auxinas estimulan el crecimiento celular al activar las proteínas expansinas, que actúan como enzimas que aflojan las paredes. Las giberelinas podrían facilitar el movimiento de las expansinas para que se sitúen en la posición correcta en la pared celular. Además, aumentan la concentración celular de auxina, lo que podría explicar su increíble efecto en la elongación celular. La aplicación de giberelinas puede invertir el enanismo en numerosos mutantes enanos recesivos con bajos niveles de giberelina. Los investigadores examinan los mutantes que presentan elongación celular inhibida para descubrir cómo diversas hormonas y fotorreceptores participan e interactúan en la elongación celular.

Las giberelinas desempeñan un papel fundamental tanto en el crecimiento embrionario como en la germinación de la semilla. En semillas germinantes de cebada, una ruta de transducción de señales presenta giberelinas que estimulan la producción de la enzima alfa-amilasa, que rompe el almidón para aportar glucosa a las plántulas. En otra ruta, también en la cebada, las giberelinas activan la secreción de esta enzima. Las giberelinas también fomentan la germinación de semillas. El regulador ácido abscísico (ABA), prolonga la dormancia de las semillas, caracterizada por la gran concentración de ABA y la baja concentración de giberelinas en el embrión. Con el tiempo, el ABA se deteriora y se incrementa la síntesis de giberelinas. El proceso que permite a las semillas germinar después de un periodo de tiempo inmediato a su formación se suele conocer con el

nombre de "postmaduración". Después de la imbibición, la absorción pasiva de agua por parte de la semilla, las giberelinas liberadas por el embrión anuncian que es el momento de que la semilla cese la dormancia y comience a germinar.



Cuando plantas como la col (repollo) son asperjadas con giberelinas, estas y otras plantas pueden producir brotes muy grandes.

Las giberelinas también promueven la floración de algunas plantas, incluidas aquellas que normalmente necesitan un tratamiento frío que suele recibir del invierno, así como aquellos que "florece prematuramente" para formar una inflorescencia de cierta altura en su segundo año de crecimiento. En la agricultura y en algunos experimentos que emplean plantas nativas para la restauración de la tierra, puede acelerarse la floración almacenando semillas o plantas a temperaturas que rozan la congelación antes de plantarlas, lo que sustituye el efecto de un largo invierno. La práctica de utilizar un tratamiento frío para acelerar la floración se conoce como vernalización (del latín *vernus*, primavera) porque reduce el periodo de dormancia previo a la primavera. Los botánicos han descubierto que tratar los vegetales con giberelinas tiene el mismo efecto que la vernalización, es decir, la estación de crecimiento es más corta y la floración es más rápida. Dichos tratamientos suelen aplicarse en regiones templadas con periodos

vegetativos cortos, pues una floración acelerada puede marcar la diferencia entre el éxito y el fracaso de un cultivo.

Las giberelinas también contribuyen a la formación de los frutos, lo que resulta en útiles aplicaciones comerciales. Por ejemplo, cuando se aplican a racimos de uvas en desarrollo, las giberelinas promueven el alargamiento de los entrenudos del tallo y aumentan el tamaño de las uvas. El resultado son uvas mucho más grandes, de mayor valor comercial, que a la vez sufren menos enfermedades producidas por hongos y bacterias, ya que existe más espacio entre las uvas para la circulación de aire.

Aplicaciones comerciales

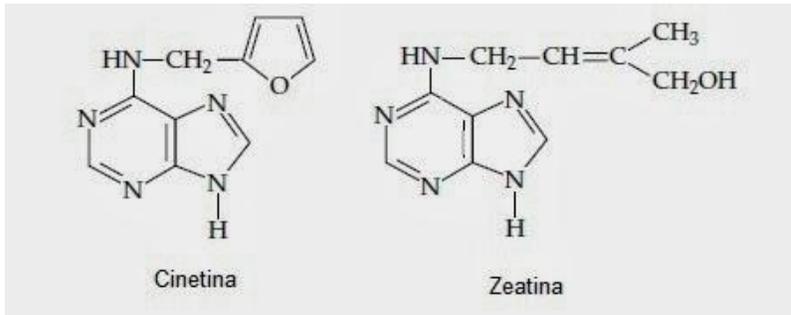
La giberelina disponible comercialmente es el ácido giberélico o GA3, que se obtiene por fermentación de los extractos del hongo *Gibberella*. Las aplicaciones de GA's se utilizan en la producción de uva sin semillas y en la de manzanas, para aumentar el tamaño y la calidad de las mismas, mientras que en los cítricos autoincompatibles incrementan el cuajado del fruto. En general, las GA's son capaces de estimular el cuajado de especies que contienen un número reducido de óvulos, como el melocotón, el albaricoque o la cereza. En los cítricos, el cambio de coloración de verde a naranja se retrasa con GA's, un tratamiento que además previene diversas alteraciones de la corteza.

Las GA's se utilizan para estimular el desarrollo del tallo de la caña de azúcar y en la alcachofa, y del petiolo en el apio. El incremento y adelanto en la producción de malta a partir de los granos de cebada también es una aplicación comercial de estos compuestos. Las GA's se usan, asimismo, para romper la latencia de tubérculos de papa, o como inductores de la germinación del arroz y de variedades enanas. En la mejora vegetal de gimnospermas, se utilizan para inducir floración precoz y en calabaza, para incrementar la proporción de flores masculinas.

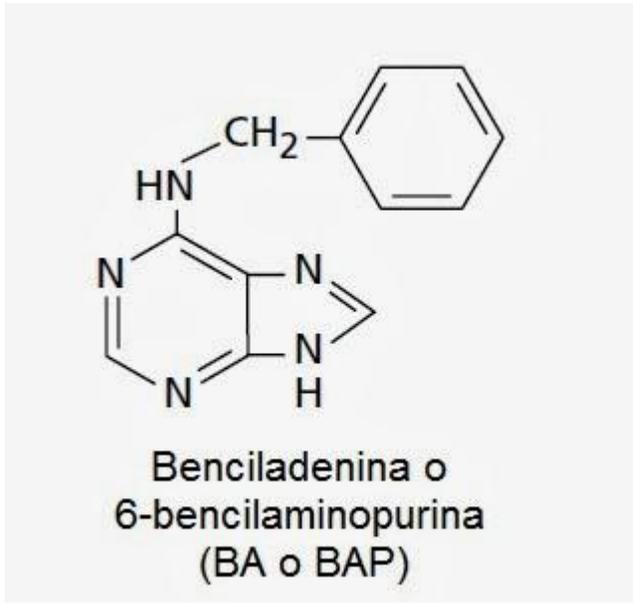
Los inhibidores de la síntesis de GA's, o retardadores del desarrollo, como el paclobutrazol, se utilizan en floricultura para reducir el desarrollo de especies como crisantemos o nochebuenas, mientras que en los cereales se pretende evitar el "encamado" y en las especies frutales, el crecimiento excesivo del árbol.

Como es la Naturaleza química de las Citoquininas. Extracción y valoración. Relación entre la estructura y actividad biológica. Metabolismo de citoquininas. Lugares de síntesis y transporte. Efectos fisiológicos. Mecanismo de acción.. Aplicaciones comerciales.

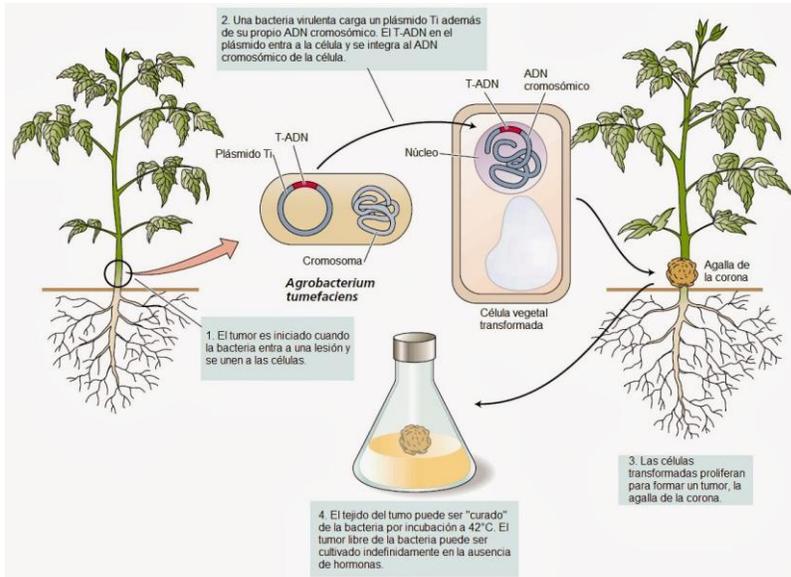
Citocininas



Las citocininas o citoquininas influyen en el crecimiento vegetal de varias maneras, incluidos el control de la división y diferenciación celulares, contrarrestando la dominancia apical, y retrasando el envejecimiento de las hojas. El nombre de citocininas se refiere a su papel en la división celular o citocinesis. Suelen ser formas modificadas de adenina y, originariamente, se descubrieron como resultado de una serie de experimentos realizados en plantas de tabaco, cuyo fin era encontrar agentes químicos estimulantes del crecimiento celular. Las citocininas se sintetizan en la raíz y se transportan a través del xilema a otros órganos de la planta, donde fomentan de manera general un estado más juvenil de desarrollo. Por ejemplo, en el tallo, promueven el crecimiento de las yemas axilares. Si el meristemo apical del vástago se daña o se retira, aumenta la proporción citocinina-auxina en las yemas axilares, promoviéndose así un crecimiento más rápido de dichas yemas. La aplicación directa de las citocininas puede también impulsar el crecimiento de las yemas incluso si el meristemo apical está intacto. Las citocininas retrasan el envejecimiento de las hojas y aumentan su longevidad de diversas maneras, entre ellas la atracción de aminoácidos desde otras partes de la planta. Aunque los científicos han observado varios efectos de las citocininas, aún no terminan de comprender la ruta de transducción de señal de estos reguladores de crecimiento.



En el cultivo de tejidos vegetales las citocininas están asociadas tanto con la división celular como con la diferenciación que conduce a la producción de yemas del vástago. Las citocininas en sí mismas presentan pocos efectos en las células de cultivo, pero cuando se aplican junto con la auxina, las células cultivadas comienzan a dividirse y diferenciarse. Tales efectos dependen en gran medida de la concentración de los reguladores. Si se aplica únicamente auxina, las células cultivadas se alargan, pero no se dividen. Si se añade también una citocinina, los efectos dependen de la proporción auxina-citocinina. Si la concentración de citocinina es baja en comparación con la de auxina, las células crecen, se dividen y se diferencian, convirtiéndose en raíces. Si la concentración de citocinina es moderada, las células crecen y se dividen rápidamente para producir una masa de células no diferenciadas denominada callo, pero no llegan a diferenciarse. Si hay una concentración elevada de citocinina, las células crecen, se dividen y se diferencian, convirtiéndose en yemas del vástago. Se ha sabido que los efectos de la citocinina y de la auxina en los tejidos son aplicables a numerosos tipos de plantas.



Agrobacterium tumefaciens es una bacteria que vive en el suelo y es capaz de infectar plantas dicotiledóneas e integrar su material genético para formar un tumor (este es inducido por la producción de citocininas) y así producir aminoácidos que son esenciales en el desarrollo de la bacteria. La característica de transferir material genético es utilizada como un protocolo habitual para la transformación de vegetales.

Descubrimiento de las citocininas (citoquininas)

En 1892, Wiesner y un poco más tarde, Haberland (1913) propusieron que existen hormonas que estimulan la división celular. Sin embargo, hasta en 1955, Miller *et al.* aislaron de tejidos animales el compuesto que estimulaba fuertemente las divisiones celulares en las plantas. La estructura de este compuesto se identificó y la sustancia se le nombró cinetina.

El descubrimiento en las plantas de compuestos con propiedades semejantes a las de la cinetina estuvo relacionado con el desarrollo de la técnica de cultivo *in vitro* de tejidos. Se había observado que las células de tejidos cultivados *in vitro* se dividen más intensamente en presencia de agua de coco. Por lo tanto, se pensó que en el agua de coco se encuentran sustancias con propiedades semejantes a las de la cinetina. Después, Miller en 1961 y Letham en 1963, aislaron de semillas inmaduras de maíz (*Zea mays*) un compuesto que estimulaba fuertemente las divisiones celulares en plantas. Se determinó su estructura química y se le nombró zeatina.

En los años siguientes se aislaron muchos otros compuestos con propiedades semejantes a las de la cinetina y zeatina. Todo el grupo de estos compuestos fue inicialmente nombrado cininas (o quininas). Sin embargo este nombre fue sustituido por el de "citocininas" ya que con el nombre de quininas los zoólogos les llamaron a algunas

proteínas de los animales. El nombre de citocininas (en España citoquininas, abreviación CK) caracteriza de alguna manera la acción de estos compuestos -estimulación de la citocinesis-.

Aplicaciones comerciales

Las citocininas tienen una gran importancia económica. La industria de la micropropagación está basada en la habilidad de las citocininas, sólo o en combinación con las auxinas, para promover el rebrote de las yemas axilares y la neoformación de tallos adventicios.

La capacidad de las citocininas para reducir la dominancia apical también es la base de su empleo en una serie de preparados comerciales que incrementan la ramificación de plantas con interés frutícola (manzano) u ornamental (claveles o rosales). En este caso, se emplean, principalmente, preparados basados en BAP o en citocininas sintéticas. En combinación con giberelinas, las citocininas también se utilizan para controlar la forma y el tamaño de los frutos de algunas variedades de manzano.

EL reciente descubrimiento de citocininas aromáticas sintéticas que inhiben selectivamente el ciclo celular en plantas y animales abre grandes posibilidades para la búsqueda de nuevos agentes con actividad anticancerígena.

Bibliografía.

<https://biologia.laguia2000.com/fisiologia-vegetal/embriogenesis-en-plantas>

https://es.wikipedia.org/wiki/Desarrollo_de_la_ra%C3%ADz

<http://fisiolvegetal.blogspot.com/2012/10/citocininas.htm>

<http://fisiolvegetal.blogspot.com/2012/10/giberelinas.html>