doi: 10.21829/myb.2021.2722137

Madera y **Bosques** vol. **27**, núm. **2**, e**2722137** Verano **2021**

Revisiones bibliográficas

Lignina:

composición, síntesis y evolución

Lignin: composition, synthesis and evolution

Agustín Maceda[1], Marcos Soto-Hernández[1], Cecilia B. Peña-Valdivia[1], Carlos Trejo[1] y Teresa Terrazas[2*]

1 Colegio de Postgraduados. Postgrado en Ciencias Agrícolas. Programa de Botánica. Texcoco, Estado de México, Mexico.

2 Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Ciudad de México, México.

* Autor de correspondencia. tterrazas@ib.unam.mx

Resumen

La lignina es una de las principales estructuras de la pared celular de las plantas y varía en su composición entre los grupos taxonómicos. El objetivo de este estudio fue revisar la estructura de la lignina, el proceso de lignificación y las propuestas de patrones de evolución de esta. Para esto se revisó la literatura existente, cada punto se analizó y explicó para finalmente proponer una hipótesis evolutiva del proceso de lignificación en angiospermas. La lignina está compuesta por diversos monómeros y polímeros, su biosíntesis ocurre en plastidios y retículo endoplasmático, para posteriormente polimerizarse mediante diferentes grupos enzimáticos en la pared celular, donde ocurre el proceso de lignificación cooperativa. Durante la evolución de las plantas se desarrollaron los sistemas genéticos y enzimáticos para la biosíntesis de la lignina. Los dos principales tipos de lignina que se acumulan en los elementos traqueales de las plantas son lignina de tipo guayacilo y lignina de tipo siringilo/guayacilo. La presencia de siringilo en especies de *Isoetes*, *Selaginella*, Lycophyta y algas por convergencia evolutiva confirió resistencia a patógenos y rayos UV. La presencia de enzimas promiscuas catalíticamente funcionales propició la aparición de lignina, suberina y cutina, además de que la diversificación anatómica y química de la pared celular en angiospermas favorecieron su distribución en diferentes condiciones ambientales.

PALABRAS CLAVE: convergencia evolutiva, diversificación, guayacilo, lignina, siringilo.

Abstract

Lignin is one of the main structures of the cell wall of plants and its composition varies between taxonomic groups. The objective of this study was to review the structure of lignin, the process of lignification and the proposals of evolutionary patterns of its evolution. For this, the existing literature was reviewed, each point was analyzed and explained to finally propose an evolutionary hypothesis of the lignification process in angiosperms. Lignin is composed of various monomers and polymers, its biosynthesis occurs in plastids and endoplasmic reticulum, to subsequently polymerize through different enzymatic groups in the cell wall, where the cooperative lignification process occurs. During the evolution of plants, the genetic and enzymatic systems for the biosynthesis of lignin were developed. The two main types of lignin that accumulate in the tracheary elements of plants are guayacil-type lignin and syringyl/guayacil type lignin. The presence of syringyl in *Isoetes*, *Selaginella*, Lycophyta and algae species due to evolutionary convergence conferred resistance to pathogens and UV rays. The occurrence of catalytically functional promiscuous enzymes led to the appearance of lignin, suberine and cutin; in addition, the anatomical and chemical diversification of the cell wall in angiosperms allowed their distribution in different environmental conditions.

KEYWORDS: evolutionary convergence, diversification, guaiacyl, lignin, syringyl.

Introducción

La lignina es un heteropolímero que forma parte de la pared celular del tejido vascular de las plantas (Lucas *et al*., 2013) y provee rigidez estructural, así como resistencia a la tensión y presión hídrica (Renault, Werck-Reichhart y Weng, 2019); además, confiere soporte a células especializadas en sostén

y almacenamiento (Lewis y Yamamoto, 1990). La lignina y la celulosa son los principales componentes de la biomasa que pueden ser utilizados en la obtención de productos renovables, como materia prima para biocombustibles y en la identificación de especies maderables (De Souza *et al*., 2020; Yu y Kim, 2020). El estudio de la lignina se enfoca principalmente en la industria (Ekpo, Ogali, Ofodile y Achugasim, 2016), muy pocos estudios se han dirigido a entender los procesos evolutivos como el desarrollo anatómico-químico de los tejidos conductores (Weng y Chapple, 2010).

De manera general, se consideran tres tipos principales de lignina en plantas, uno que presenta lignina de tipo guayacilo e hidroxifenilo (briofitas, licofitas y gimnospermas) (Ralph, 2010), el que presenta lignina de tipo siringilo, guayacilo e hidroxifenilo (predominante en angiospermas) (Barros, Serk, Granlund y Pesquet, 2015) y el que presentan los pastos (monocotiledóneas) que se compone de guayacilo, hidroxifenilo y en menor medida siringilo (Ralph, 2010). La lignina es un polímero fenólico cuya composición es diversa por los diferentes monómeros y enlaces que la componen, que son resultado de las distintas enzimas que participan en la biosíntesis (Barros *et al*., 2015) y durante la polimerización en la pared celular (Ros Barceló *et al*., 2004). Por lo anterior, el objetivo de esta revisión fue documentar las características sobresalientes de la molécula de lignina, su biosíntesis, polimerización en la pared celular y el devenir evolutivo del proceso de lignificación.

Características de la lignina

Molécula

La lignina es un heteropolímero compuesto por tres principales monómeros fenilpropanoides (monolignoles) (Fig. 1): alcohol *p*-cumarílico (*p*-hidroxifenilo), coniferílico (guayacilo) y sinapílico (siringilo) (Grabber, 2005) (Fig. 1). También se consideran como monómeros estructurales a monolignoles acetilados (esteres de coniferilo y esteres de sinapilo), hidroxicinamatos (ácido *p*-cumárico, ferulato y sinapato), coniferaldehído, sinapaldehído, ácido ferúlico y alcohol 5-hidroxiconiferaldehído (Ralph, 2010). Los monolignoles se unen por más de veinte enlaces distintos; sin embargo, los más comunes son: *β*-O-4, *β*-5, 5-5, 4-O-5, *β*-*β*, *β*-1, por lo que se conforman estructuras de guayacilglicerol-*β* aril éter, fenilcumaranos, diarilpropanos, resinol, bifenil y difenil éter (Ralph *et al*., 2004). El principal enlace que se presenta en la lignina son los *β*-aril éteres (*β*-O-4), que es débil comparado con los enlaces *β*-5, *β*-1, *β*-*β*, 5-5, y 5-*O*-4 (Fig. 2) (Lu y Ralph, 2010; Ros Barceló *et al*., 2004). Durante la lignificación, los hidroxicinamatos (*p*-cumarato, ferulato y sinapato) son copolimerizados dentro del polímero de la lignina en conjunto con los monolignoles (Ralph, 2010). Estas copolimerizaciones favorecen la formación de ramificaciones en la estructura de la lignina además de que provocan la acetilación de polisacáridos, como es el caso de los pastos en que los ferulatos y el *p*-cumarato acetilan a los arabinoxilanos (Tuyet Lam, Iiyama y Stone, 1992). Los hidroxicinamatos están involucrados principalmente en la unión entre polisacáridos-polisacáridos, además de la unión entre polisacáridos y lignina (Ralph, 2010).

Por lo tanto, los ferulatos funcionan como sitios de nucleación donde la lignina se acumula (Carnachan y Harris, 2000), debido a que unen los monómeros de la lignina (siringilo y guayacilo) con los polisacáridos estructurales (xilanos y pectinas principalmente) mediante enlaces covalentes de tipo 8-O-4', 5-β, 4-O-β', β-5', 5-5' y 8-β' (Kang *et al*., 2019) (Fig. 2). La presencia de enlaces de tipo éster, entre monolignoles ferulados (F-MG o MS), permite que, mediante métodos de degradación, los monómeros sean fácilmente separados al ser enlaces débiles. Tal es el caso de la lignina de tipo siringilo-guayacilo (angiospermas) que presenta un número mayor de enlaces ésteres de tipo β-O-4 (Fig. 3), por lo que es menos resistente a hidrolisis que la lignina de tipo guayacilo (gimnospermas) (Ralph, 2010). Una nueva lignina de tipo C (alcohol catequilo) se ha detectado en la cubierta de las semillas de especies como vainilla y en cactáceas (Chen *et al*., 2013) pero no en el tejido vascular de otras plantas (Do *et al*., 2007).

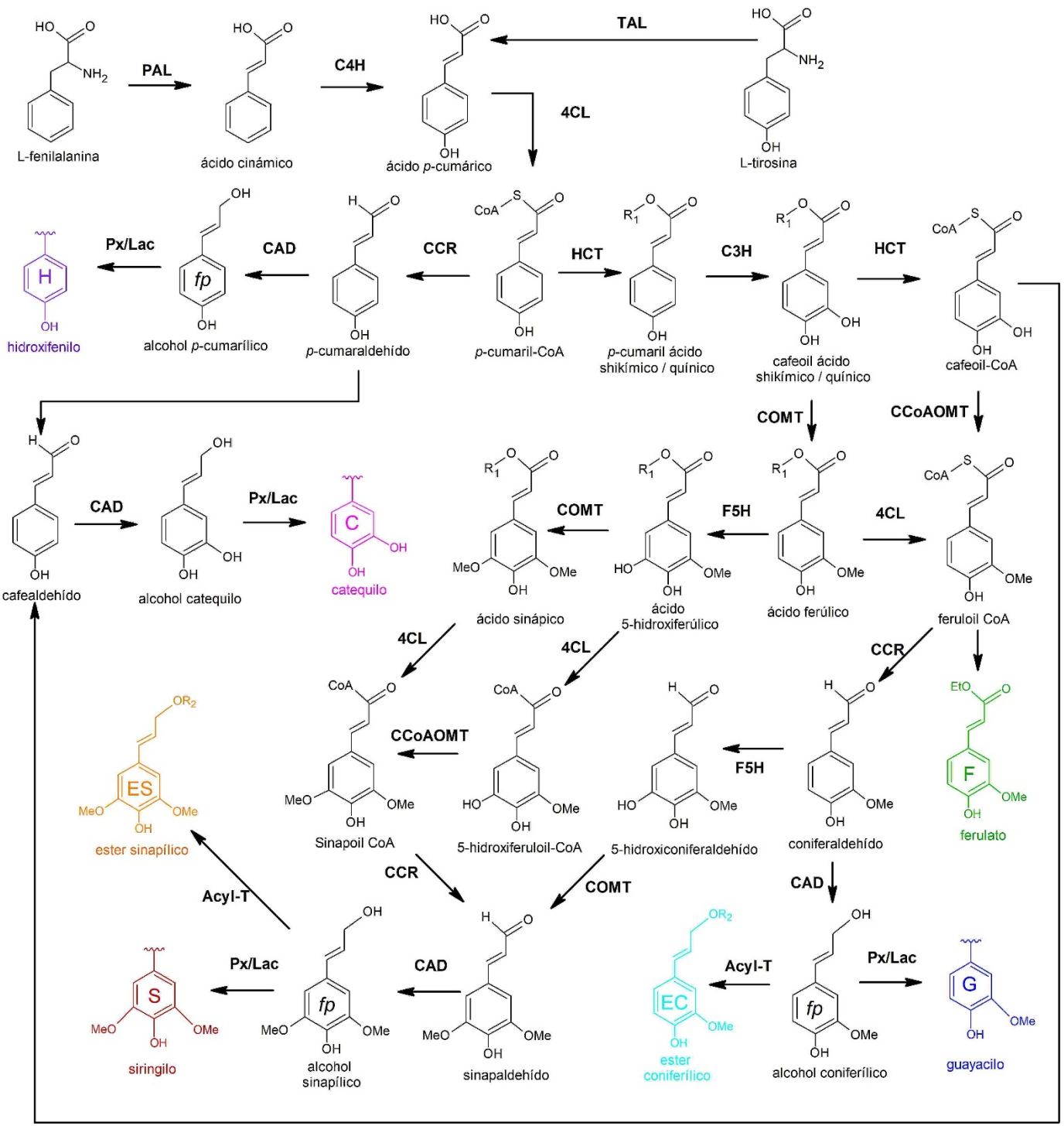

FIGURA 1. Ruta biosintética de la lignina. PAL: Fenilalanina amonia liasa; TAL: Tirosina amonia liasa; C4H: cinamato 4-hidroxilasa; 4CL: 4-cumarato, CoA ligasa; HCT: *p*-hidroxicinamoil-CoA, quinato shikimato *p*-hidroxicinamoiltransferasa; C3H: *p*-cumarato 3-hidroxilasa; CCoACOMT: cafeoil-CoA *O*-metiltransferasa; CCR: cinamoil-CoA reductasa; COMT: ácido caféico / 5-hidroxiconiferaldehído *O*-metiltransferasa; CAD: alcohol cinamílico dehidrogenasa; CCR: cinamoil CoA reductasa; 4CL: 4-(hidroxi)cinamoil CoA ligasa; F5H: ferulato 5-hidrolasa; Acyl-T, aciltransferasa; Px: peroxidasas, Lac: lacasas, *fp*: fenilpropanoide (Modificado de Lu y Ralph, 2010; Tobimatsu *et al.*, 2013).

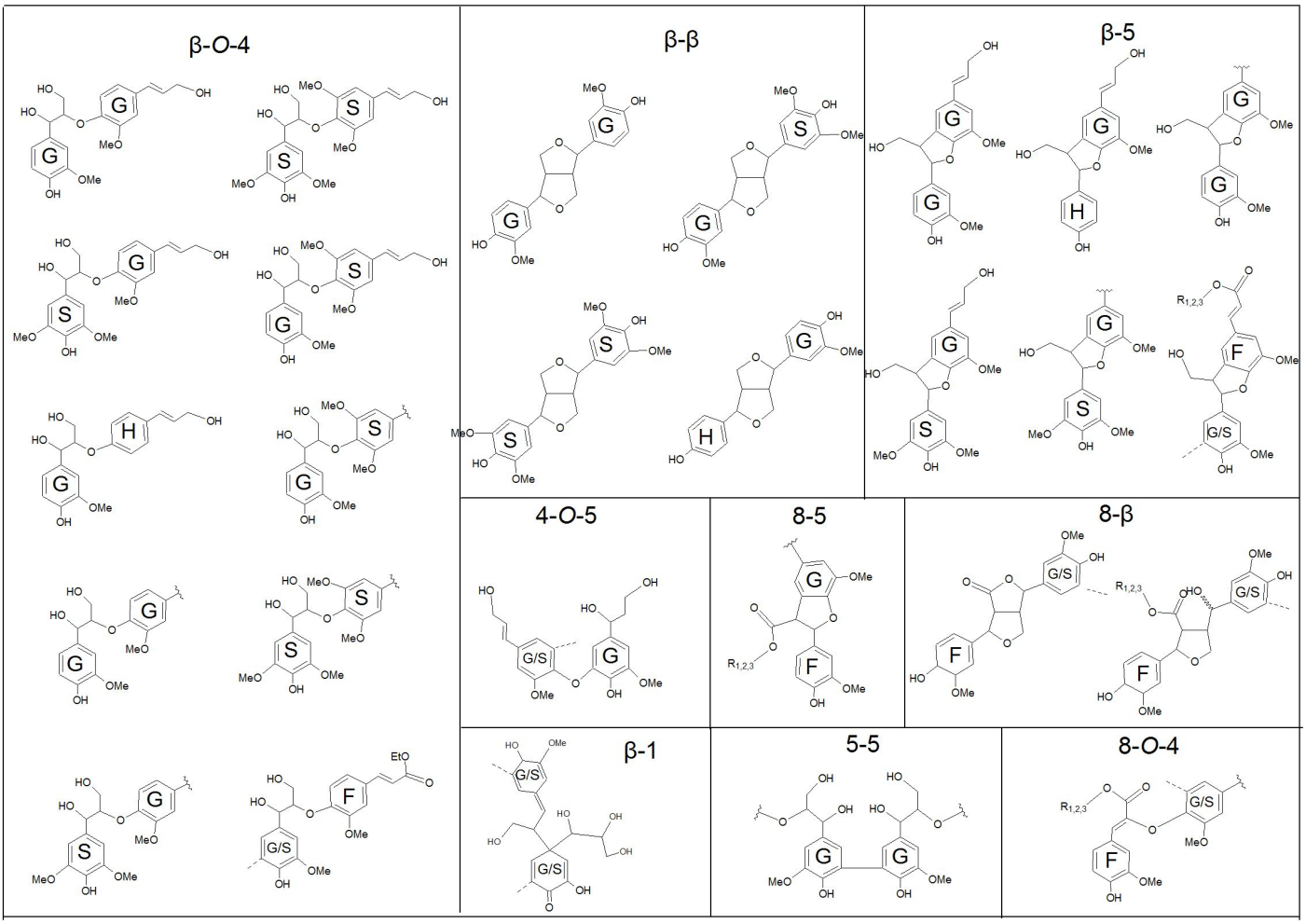

FIGURA 2. Principales enlaces que se presentan durante la polimerización de la lignina.

Biosíntesis de la lignina

La biosíntesis de lignina es energéticamente más costosa que la de celulosas y hemicelulosas (Amthor, 2003). Las plantas no pueden degradar la lignina, por lo que el proceso de su síntesis está muy regulado (Lewis y Yamamoto, 1990). La fenilalanina (en pastos tirosina) es el principal precursor de los monómeros de lignina que se producen mediante la ruta metabólica del ácido shikímico (Maeda, 2016; Xie *et al*., 2018); este proceso se desarrolla en los plastidios (Rippert, Puyaubert, Grisollet, Derrier y Matringe, 2009). La fenilalanina se transforma en ácido cinámico, luego en ácido *p*-cumárico y después en *p*-cumaril CoA. Esta molécula es sustrato en dos rutas, la que formará al alcohol *p*-cumarílico (o lignina H) y la más compleja que producirá los monómeros de la lignina: ácido ferúlico (ferulatos), ácido sinápico, alcohol catequilo (lignina C), alcohol coniferílico (lignina G) y alcohol sinapílico (lignina S; Fig. 1) (Barros *et al*., 2015).

Las principales enzimas durante la formación de los monómeros son la fenilalanina amonia liasa (PAL), cinamato 4-hidroxilasa (C4H), 4-cumarato coenzima A ligasa (4CL), *p*-cumarato 3-hidroxilasa (C3H), quinato *p*-hidroxicinamil-CoA (HCT), cinamil-CoA reductasa (CCR), alcohol cinamílico deshidrogenasa (CAD), cafeoil-CoA O-

metiltransferasa (CCoAOMT) y ácido caféico O-metiltransferasa (COMT) (Vanholme, Demedts, Morreel, Ralph y Boerjan, 2010). La diferenciación de los monolignoles se da por la enzima F5H (sintetiza siringilo) y de los subsecuentes pasos catalizados por las enzimas COMT, 4CL, CCR y CAD (Campbell y Sederoff, 1996). La expresión enzimática va a depender de factores y condiciones estresantes tanto bióticas como abióticas (Moura, Bonine, de Oliveira Fernandes, Dornelas y Mazzafera, 2010). La lignificación comienza en los plastidios y se desarrolla en el retículo endoplasmático, donde la citocromo P450 oxidoreductasa actúa, mientras que en el citoplasma participan las enzimas PAL, 4CL, CCoAOMT, CCR, CAD y COMT (Barros *et al*., 2015). Posteriormente, los monolignoles sintetizados (Fig. 1) son transportados a la pared celular mediante tres sistemas de transporte: difusión pasiva, exocitosis asociada a vesículas y transporte activo dependiente de ATP con transportadores ABC y/o antiportadores asociados a protones (Barros *et al*., 2015).

POLIMERIZACIÓN EN LA PARED CELULAR

El proceso de polimerización de la lignina se da en la pared celular mediante la polimerización oxidativa de los monómeros secretados. Los radicales de los monómeros de lignina se unen entre sí y forman enlaces condensados C-C de tipo 5-5', β-5', β-β y β-1' (Fig. 2) y no condensados C-O-C como β-O-4' (Ros Barceló *et al*., 2004). La polimerización de la lignina es de tipo "endwise", debido a que los nuevos monómeros se acumulan y entrelazan con los dímeros, trímeros y oligómeros que se formaron primero, por lo que se obtiene una molécula lineal que en ocasiones se ramifica por la presencia de enlaces de tipo 5-5 o 4-*O*-5 (Lu y Ralph, 2010). Después de la deshidrogenación de radicales, se polimerizan bajo un estricto control químico denominado "aleatorio". Actualmente, se ha evidenciado la participación de proteínas líderes en la lignificación, las cuales son de dos tipos, las lacasas dependientes de O_2 (Fig. 3) y las peroxidasas dependientes de H_2O_2 (Tobimatsu y Schuetz, 2019). Las enzimas lacasas actúan directamente en todos los monolignoles de la lignina, mediante la oxido-reducción de los *p*-difenoles al utilizar el O_2 (Liang, Davis, Gardner, Cai y Wu, 2006). Estas enzimas forman parte de la polimerización de lignina, su actividad se detecta durante la lignificación del xilema y la transcripción de lacasas se regula de manera similar a la de los monómeros (Koutaniemi, Malmberg, Simola, Teeri y Kärkönen, 2015). La presencia de diferentes isoformas de las lacasas se relaciona con el tipo celular donde se encuentran (Berthet *et al*., 2011), además se pueden observar dos o más lacasas activas al mismo tiempo (Zhao *et al*., 2013).

Las peroxidasas son una familia multigénica (Valério, De Meyer, Penel y Dunand, 2004), el número de isoformas de esta enzima es mucho mayor que las lacasas, y durante la evolución de las plantas se incrementaron a cerca de 138 enzimas en las angiospermas (Weng y Chapple, 2010). Las peroxidasas son afines al alcohol coniferilo (Fagerstedt, Kukkola, Koistinen, Takahashi y Marjamaa, 2010) y muy poco al alcohol sinapílico (Aoyama *et al*., 2002) debido a que el alcohol coniferilo es propenso a la oxidación (Russell, Forrester, Chesson y Burkitt, 1996). Pocas enzimas peroxidasas son capaces de oxidar al alcohol sinapílico por el impedimento estérico que se forma entre el sitio de unión y los metoxilos del alcohol sinapílico (Christensen *et al*., 2001), debido a que se forman contactos hidrófobos desfavorables entre los átomos metoxi del alcohol sinapílico y el esqueleto de la enzima de la peroxidasa (Ostergaard *et al*., 2000). Las enzimas capaces de oxidar los monómeros de siringilo se presentan en las gimnospermas basales y en plantas ancestrales (Ros Barceló *et al*., 2004). Lacasas y peroxidasas pueden tener especificidad durante la polimerización de lignina, como en las células de la banda de Caspary (peroxidasas) y en los elementos traqueales (lacasas) (Zhao *et al*., 2013), mientras que, en algunas especies, ambas enzimas pueden actuar durante el proceso de lignificación de los elementos traqueales (ET) (Sterjiades, Dean, Gamble, Himmelsbach y Eriksson, 1993).

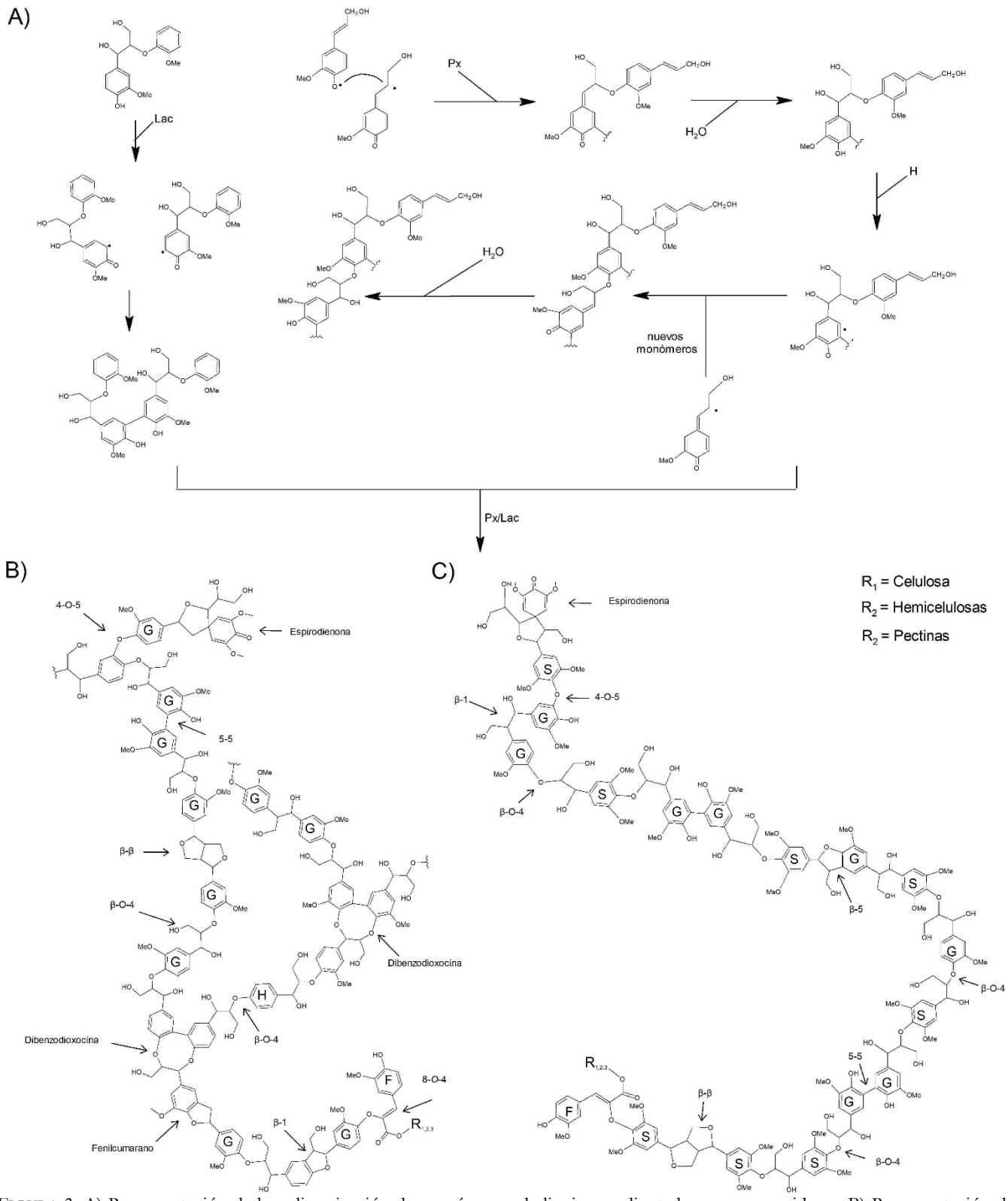

FIGURA 3. A) Representación de la polimerización de monómeros de lignina mediante lacasas y peroxidasas, B) Representación de una molécula de lignina de madera de gimnospermas, C) Molécula típica de lignina de madera de angiospermas.

Lac: lacasa, Px: Peroxidasa, H: Hidroxifenilo, G: Guayacilo, S: Siringilo, F: ferulato (Modificado de Ros Barceló et al., 2004; Z. Liu, Persson y Sánchez-Rodríguez, 2015; Hilgers, Vincken, Gruppen & Kabel, 2018.

Tres posibles modelos para la acción de las enzimas se han propuesto: en el primero hay diferencia secuencial en la intervención debido a la especificidad del substrato, las lacasas producen oligolignoles y posteriormente las peroxidasas los ocupan para seguir polimerizando monómeros (Barros *et al.*, 2015). En el segundo modelo, hay una intervención secuencial debido a una expresión espacio-temporal diferente, ambas enzimas actúan en diferentes sitios y momento, no solo en el tejido lignificado si no en las células cooperativas de la lignificación como el parénquima no lignificado (Ros Barceló, 2005). En el tercer modelo, hay formación de diferentes complejos proteínicos, donde los monolignoles se unen a otros complejos proteínicos que restringe los sitios de unión (Barros *et al.*, 2015). Para que las peroxidasas realicen su función de polimerizar la lignina, la enzima NADPH oxidasa participa en este proceso al proveer a las peroxidasas de oxígeno reactivo durante la lignificación (Zhu, Du, Qian, Zou y Hua, 2013). La NADPH oxidasa forma parte de una familia multigenética de enzimas (Lee, Rubio, Alassimone y Geldner, 2013) y su trabajo lo realiza en conjunto con tres dismutasas superoxidasas (CuZn-SOD, Fe-SOD y Mn-SOD) que utilizan radicales producidos por NADPH oxidasa y transforman en O_2 y H_2O_2 que sirven como sustrato para el funcionamiento de las peroxidasas (Gill y Tuteja, 2010; Sirokmány y Geiszt, 2019).

LIGNIFICACIÓN DE LA PARED CELULAR

La lignificación de la pared celular inicia en las esquinas de la célula (Iiyama, Lam y Stone, 1994), donde la lignina comienza a acumularse y conforme madura la célula se acumula en la pared secundaria de la misma (De Micco y Aronne, 2007). Los ferulatos fungen como sitios de nucleación y la lignina comenzará su acumulación en las paredes celulares (Fig. 4) (Grabber, Ralph y Hatfield, 2002). Durante el desarrollo del xilema primario, la acumulación de la lignina se da principalmente en la pared secundaria (Serk, Gorzsás, Tuominen y Pesquet, 2015) y está compuesta de monómeros de guayacilo (Li *et al.*, 2001). Durante la lignificación del xilema secundario, los guayacilos se presenta en pared primaria, aunque también se acumulan en pared secundaria en los elementos de vaso (Fig. 4) (Herbette *et al.*, 2015). Los guayacilos se depositan al inicio del proceso de lignificación debido a que la madera rica en guayacilo engrosa más rápido por la estructura que permite la formación de puentes de hidrógeno, pero lignifica lento similar a la lignina siringilo (Grabber, 2005); por lo que los elementos conductores acumulan principalmente guayacilo y para ser funcionales debe ocurrir la muerte celular programada (Bollhöner, Prestele y Tuominen, 2012); mientras que la lignina siringilo (S) engrosa y lignifica lento y su acumulación en las paredes secundarias tarda más en desarrollarse (Ruel *et al.*, 2002).

Las fibras comienzan su lignificación en la lámina media y se acumula gradualmente a través de la pared primaria y secundaria (Donaldson, 2001). La acumulación de lignina de tipo S, es la que predomina en la pared celular y su polimerización se da por lacasas y peroxidasas (Zhao *et al.*, 2013). La acumulación de siringilo hipotéticamente se ha considerado que da mayor resistencia y soporte a la pared celular (Li *et al.*, 2001). Para el proceso de lignificación en fibras no es necesaria la muerte celular como ocurre con los elementos traqueales, por lo que se puede presentar una lignificación cooperativa (Ménard y Pesquet, 2015).

LIGNIFICACIÓN COOPERATIVA

En el proceso de lignificación de los elementos traqueales (ET) ocurre la muerte celular programada para conducir agua a través del lumen celular (Kozela y Regan, 2003). Durante el crecimiento de la planta, los ET continúan el proceso de lignificación (Ménard y Pesquet, 2015) mediante lignificación cooperativa (Pesquet *et al.*, 2013). La lignificación cooperativa o hipótesis del buen vecino se presenta cuando las células parenquimáticas (en ocasiones fibras) sintetizan monómeros de lignina que son transportados a los elementos traqueales y se acumulan en sus paredes secundarias (Fig. 4) (Smith *et al.*, 2013). La cooperación en la lignificación puede variar en cada tejido, en el caso de los ET es de tipo cooperativa (Gorzsás, Stenlund, Persson, Trygg y Sundberg, 2011). En las fibras se presenta una relación semiautónoma con el parénquima adyacente (Smith *et al.*, 2013); mientras que las células de la

banda de Caspary presentan autonomía en el proceso de lignificación (Alejandro *et al.*, 2012). La lignificación cooperativa es un proceso descubierto recientemente en la evolución de las plantas, en especial en angiospermas por la presencia de fibras y parénquima que contribuyen a la lignificación de los elementos traqueales (Smith *et al.*, 2017).

Patrón de evolución de la lignificación

La suberina, cutina y lignina son compuestos que tienen similitudes en sus funciones entre ellas la resistencia a la sequía y conferir rigidez estructural. Además, comparten una ruta biosintética ancestral (Fig. 5) (Renault *et al.*, 2017). En el desarrollo de los microorganismos fotosintetizadores, los genes involucrados en la ruta del shikimato, tuvieron varias mutaciones que permitieron la diversificación de la misma. Adicionalmente algunas enzimas funcionaron como enzimas promiscuas catalíticamente funcionales (MPEs) que permitieron la biosíntesis de diferentes polímeros fenólicos estructurales (Niklas, Cobb y Matas, 2017). Una hipótesis menciona que un polímero aromático de la cutícula de musgos fue el predecesor de la biosíntesis de suberina, lignina y cutina por la similitud entre rutas metabólicas (Renault *et al.*, 2017).

En algunos microorganismos, algas rojas y carófitas, se descubrió la presencia de amonia liasas derivadas de fenilalanina y tirosina, además de monómeros similares a la lignina (Sørensen *et al.*, 2011; Barros *et al.*, 2016). La suberina presenta similitud estructural con la lignina (Fig. 5) por el dominio aromático similar (Dixon *et al.*, 2002). Además, las peroxidasas involucradas en la polimerización son muy parecidas entre lignina y suberina (Quiroga *et al.*, 2000) y los ferulatos se unen a la suberina de forma similar a la lignina (Marques, Rencoret, Gutiérrez, Del Río y Pereira, 2016).

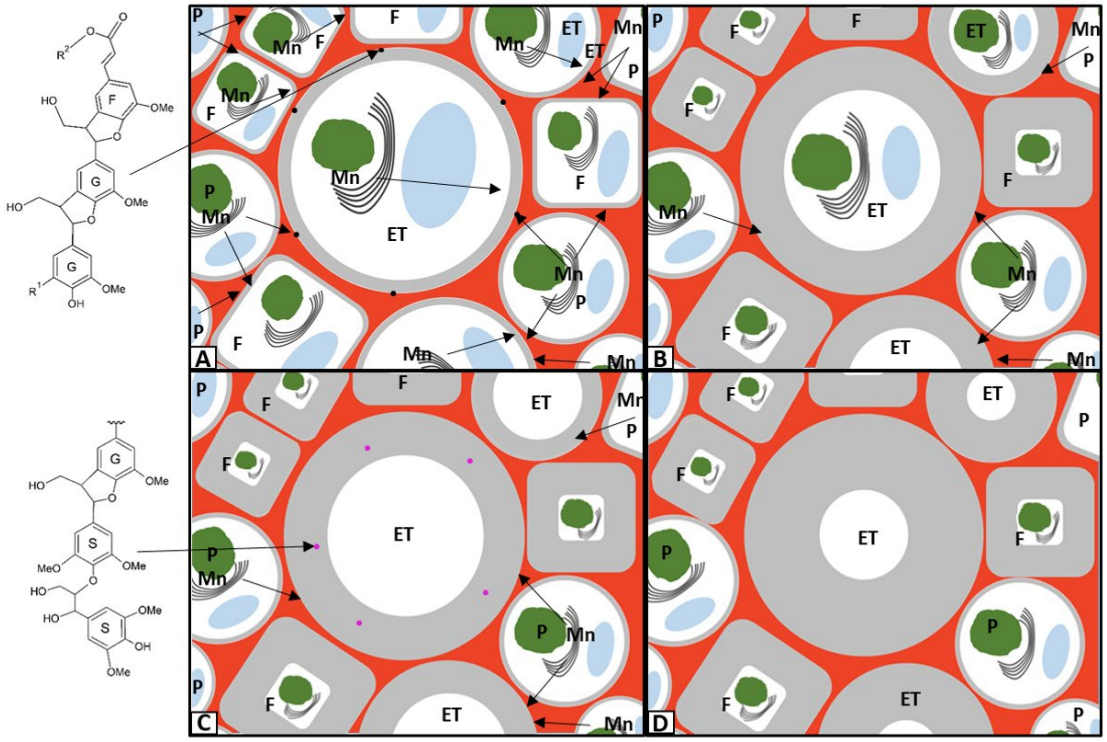

Figura 4. Representación esquemática de la lignificación cooperativa y semicooperativa en el tejido vascular.

A) Al terminar la diferenciación celular, la lignina se produce, transporta y polimeriza en la pared primaria y secundaria de ET y F. Puntos negros representan los sitios de nucleación de la lignina donde se acumula lignina de tipo G. B) La lignina termina de acumularse en los ET y F con la ayuda del parénquima que los rodea. C) Ocurre la muerte celular programada de ET; sin embargo, conforme madura la planta, el parénquima puede proporcionar monolignoles que se acumulan en las paredes de los ET para reforzar su pared. Los puntos fucsia muestran la acumulación de lignina de tipo S/G. D) una vez reforzada la pared se detiene el proceso de lignificación en esta zona. ET: elementos traqueales (traqueidas o elementos de vaso), F: fibras, Mn: monolignoles, P: parénquima.

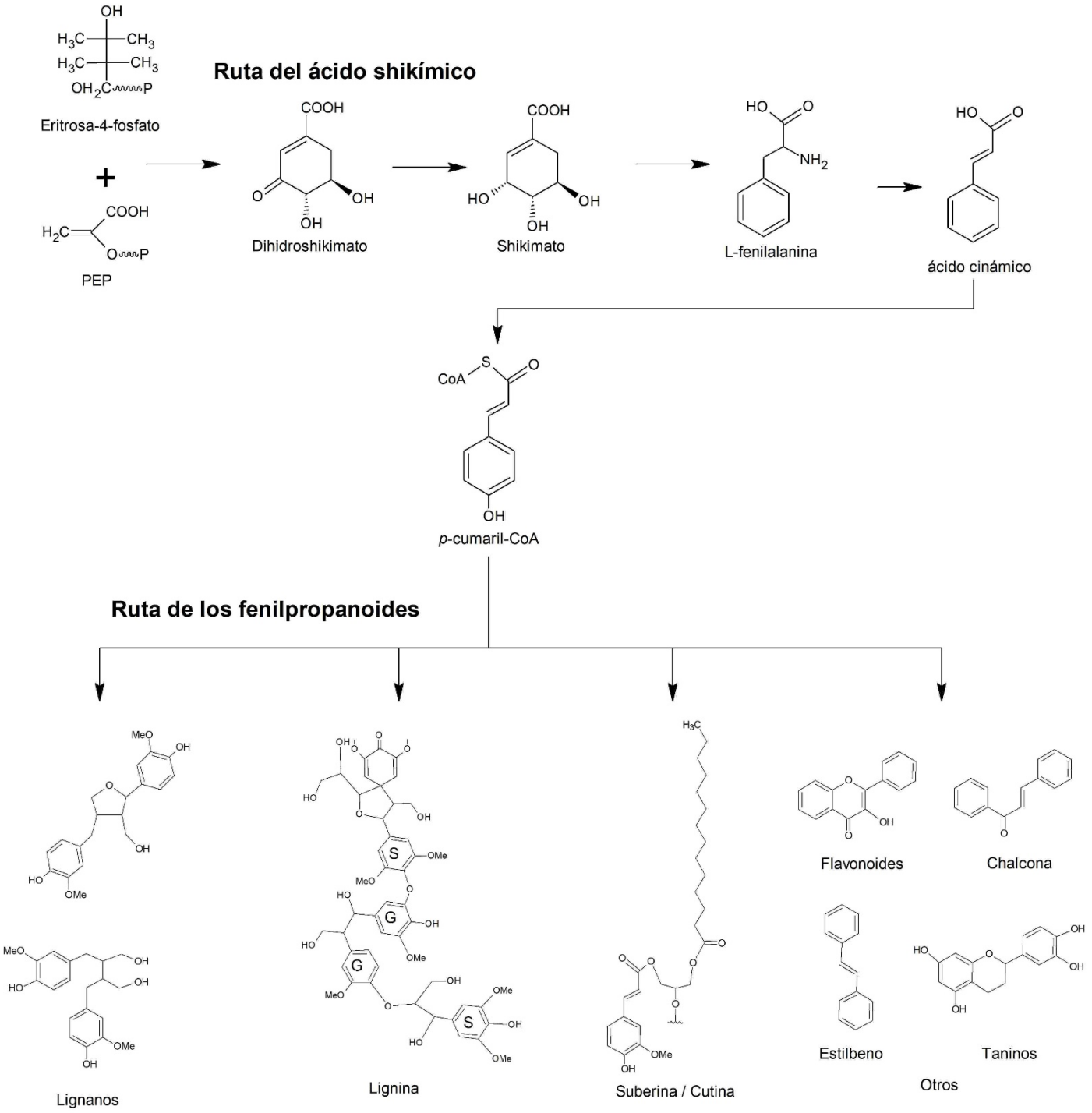

FIGURA 5. Productos derivados de la ruta metabólica del ácido shikímico y de la ruta de los fenilpropanoides (Basado en Vogt, 2010).

La aparición del tejido vascular y los procesos de lignificación tuvieron consecuencias fisiológicas y anatómicas durante el desarrollo de las plantas (Pittermann, 2010). Surgieron diferenciales en el potencial hídrico negativo tanto en condiciones normales como estresantes (Malavasi, Davis y Malavasi, 2016) y se formó una tensión xilemática que provocó la aparición de una estructura firme y resistente en el tejido vascular para evitar el colapso de los

elementos traqueales (Liu, Luo y Zheng, 2018). La resistencia y firmeza que agregó la lignina a la pared celular permitió el desarrollo de elementos de vaso con diámetros de lumen amplio y consecuentemente un mayor flujo de agua (Kozela y Regan, 2003). La lignificación no inició en el tejido vascular, sino que comenzó en los tejidos periféricos de las protraqueofitas (Boyce *et al*., 2003). Durante el devenir evolutivo se generaron mecanismos para mantener la lignificación en el xilema y evitar su proliferación en los tejidos periféricos (Peter y Neale, 2004), un ejemplo de exaptación (Armbruster, Lee y Baldwin, 2009). Durante el proceso de formación de los elementos traqueales intervinieron procesos hormonales que conllevaron a una expansión y elongación celular, deposición de celulosa en la pared secundaria, muerte programada, digestión del citoplasma y formación de un conducto vascular con flujo de agua (Růžička, Ursache, Hejátko y Helariutta, 2015). Seguramente la rigidez de la pared celular surgió posiblemente con fines biomecánicos (Espiñeira *et al*., 2011), contra patógenos (Popper *et al*., 2011) y protección contra rayos UV (Martone *et al*., 2009), antes de la formación de las células conductoras (Weng y Chapple, 2010).

Durante las primeras etapas evolutivas del tejido vascular de las primeras traqueofitas hubo un incremento en la complejidad y robustez mecánica de la pared celular de los ET (Edwards, 2003). Se desarrollaron las traqueidas de los helechos y en sus paredes celulares se acumuló lignina de tipo guayacilo (Luna *et al*., 2015). Es importante señalar que para *Selaginella* se presenta lignina de tipo S que es similar a la detectada en angiospermas (Weng, Banks y Chapple, 2008). Sin embargo, es derivada de una convergencia evolutiva ya que las enzimas que participan en la biosíntesis son diferentes entre ambos grupos (Weng y Chapple, 2010). La presencia de lignina de tipo guayacilo se mantuvo durante el desarrollo de las gimnospermas, pero algunas especies de angiospermas primitivas y gimnospermas compartieron características en la proporción de guayacilo y de siringilo en los elementos traqueales (Jin, Shao, Katsumata y Iiyama, 2007). Con el surgimiento de las angiospermas, la especialización de las células del tejido vascular (fibras, elementos de vaso, parénquima) (Scholz *et al*., 2013), permitió que este grupo abarcara nuevos nichos ecológicos en el tiempo (Feild *et al*., 2000). La especialización del tejido vascular en angiospermas favoreció la aparición de estrategias para mitigar problemas de embolismos y cavitaciones (Maherali, Pockman y Jackson, 2004), como la diversificación en los engrosamientos de la pared celular secundaria (anulares, helicoidales, reticulares) (Sperry, 2003) que permitieron una mayor humectabilidad y eficiencia en el ascenso del agua (Kohonen y Helland, 2009), la diversificación de las punteaduras para evitar embolismos (Li *et al*., 2016), la diversificación de las placas de perforación (Pereira, Domingues-Junior, Jansen, Choat y Mazzafera, 2018), así como la diversificación en la composición de las moléculas de lignina de la pared celular (Espiñeira *et al*., 2011). Un ejemplo de esta diversificación anatómica y química estructural como protección contra patógenos se da en la familia Cactaceae (Reyes-Rivera, Canché-Escamilla, Soto-Hernández y Terrazas, 2018; Maceda *et al*., 2019).

El cambio evolutivo en las angiospermas de traqueidas a elementos de vaso, al principio no fue necesariamente una ventaja adaptativa al comprometerse la resistencia a la sequía de las angiospermas (Carlquist, 1992); por lo que los cambios se dieron en la venación de las hojas donde se desarrolló el tejido conductor con elementos de vasos (Feild y Wilsony, 2012) y en condiciones ambientales estables (Sperry, Hacke, Feild, Sano y Sikkema, 2007). Con el tiempo, la diversificación de los elementos de vaso, junto con la diversificación de la estructura de la lignina permitió que las angiospermas prevalecieran y dominaran diferentes ambientes (Augusto, Davies, Delzon y de Schrijver, 2014). Además de la diversificación anatómica y química, se diversificaron los complejos enzimáticos que participan en la polimerización de lignina y otros compuestos (Mohnen, 2008). Por ejemplo, la presencia de peroxidasas se dio en plantas terrestres y prevaleció durante la evolución de los diferentes linajes (Duroux y Welinder, 2003), especialmente las peroxidasas que oxidan a los monómeros de siringaldehído que se han localizado en algas y briofitas, y que su estructura se diversificó en las angiospermas, por lo

que son consideradas como proteínas altamente expresadas que evolucionaron y continúan evolucionando lentamente (Gómez Ros *et al*., 2007). Es importante resaltar que las peroxidasas afines a guayacilo, constituyen al estado más derivado de la familia de peroxidasas debido a que su mecanismo de síntesis surge durante el desarrollo de las traqueofitas (Gómez Ros *et al*., 2007). La diversificación genética y enzimática de las peroxidasas permitió que la molécula de lignina se conformara de una manera más compleja que la detectada en gimnospermas y otros grupos basales donde predomina la lignina guayacilo (Bakalovic *et al*., 2006).

Los monómeros de siringilo están presentes en una gran cantidad de grupos taxonómicos como *Isoetes*, *Selaginella*, Lycophyta, helechos acuáticos y gnetofitas (Weng, Li, Stout y Chapple, 2008), por convergencia evolutiva (Espiñeira *et al*., 2011) o como una característica basal y que posiblemente se suprimió durante la diversificación de las especies que presentan solo lignina de tipo guayacilo e hidroxifenilo (Martone *et al*., 2009). En angiospermas, la presencia de lignina con diferente proporción de S/G, formó una barrera física con una composición química diversa (Lacayo, Hwang, Ding y Thelen, 2013), lo que disminuyó la especificidad de enzimas degradadoras de la madera de bacterias y hongos al existir una aletoriedad en la polimerización de la lignina (Skyba, Douglas y Mansfield, 2013). Esta diversidad permitió que las angiospermas pudieran establecerse exitosamente en diferentes condiciones ambientales (Feild y Wilsony, 2012). Durante la divergencia de las angiospermas con respecto a las gimnospermas hubo cambios genéticos. Surgió un control maestro para la síntesis de lignina S asociado a la presencia de los genes F5H y NST, que únicamente se han encontrado en las angiospermas (Zhao *et al*., 2010) y posiblemente evolucionaron como método de defensa ante diferentes patógenos (Menden, Kohlhoff y Moerschbacher, 2007). Incluso se han preservado en angiospermas marinas, donde su acumulación se da para proteger los tejidos de patógenos a pesar del costo energético que conlleva (Klap, Hemminga y Boon, 2000).

La diversificación en la composición química de las angiospermas va de la mano con los porcentajes de lignina que se acumulan en las plantas, porque la proporción de S/G/H, varía de manera intraespecífica (posición en el tallo, tipo de célula, xilema o floema) (Pomar, Merino y Barceló, 2002) e interespecífica (tamaño de la planta, forma de crecimiento) (Ros Barceló *et al*., 2004). La hipótesis de diversificación anatómica y química de la pared celular aún está en discusión, pero abre la posibilidad de entender el por qué de la diversidad de las angiospermas.

Consideraciones finales

La lignina es un heteropolímero complejo en su estructura y evolución; la molécula se conforma por diversos monómeros. Durante la biosíntesis de la lignina participan complejos enzimáticos y genéticos como el gen F5H que determina la presencia del monómero de siringilo. La polimerización de la lignina en la pared celular se da por la acción de dos grupos enzimáticos principales, las peroxidasas y las lacasas. El número de peroxidasas es mayor que el de lacasas y su diversificación se dio con el surgimiento de las angiospermas. La lignificación cooperativa se da entre elementos conductores (traqueidas y elementos de vaso) y parénquima-fibras, lo que refuerza el tejido vascular durante el desarrollo de la planta.

Durante la evolución surgieron cambios en el proceso de lignificación en las plantas, ya que permitieron la adaptación a diversas condiciones ambientales, principalmente terrestres. La aparición de la ruta biosintética de los monómeros de la lignina surgió inicialmente como método de defensa contra patógenos y como protección contra rayos UV, posteriormente se acumuló en los elementos traqueales y permitió el desarrollo del xilema de las plantas. Las enzimas promiscuas catalíticamente funcionales (MPEs), permitieron el surgimiento de nuevos polímeros estructurales, lo que dio origen a la lignina, la suberina y la cutina. La aparición de monómeros de siringilo a lo largo de la historia evolutiva de las plantas, nos muestra la convergencia evolutiva de los procesos biosintéticos; por lo que la diversificación anatómica y química de la pared celular, fue una de las ventajas adaptativas de las

angiospermas para distribuirse y adaptarse exitosamente a diferentes condiciones ambientales.

Referencias

Alejandro, S., Lee, Y., Tohge, T., Sudre, D., Osorio, S., Park, J., … Martinoia, E. (2012). AtABCG29 is a monolignol transporter involved in lignin biosynthesis. *Current Biology*, *22*(13), 1207–1212. doi: 10.1016/j.cub.2012.04.064

Amthor, J. S. (2003). Efficiency of lignin biosynthesis: a quantitative analysis. *Annals of Botany*, *91*(6), 673–695. doi: 10.1093/aob/mcg073

Aoyama, W., Sasaki, S., Matsumura, S., Mitsunaga, T., Hirai, H., Tsutsumi, Y., & Nishida, T. (2002). Sinapyl alcohol-specific peroxidase isoenzyme catalyzes the formation of the dehydrogenative polymer from sinapyl alcohol. *Journal of Wood Science*, *48*(6), 497–504. doi: 10.1007/BF00766646

Armbruster, W. S., Lee, J., & Baldwin, B. G. (2009). Macroevolutionary patterns of defense and pollination in *Dalechampia* vines: Adaptation, exaptation, and evolutionary novelty. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *106*(43), 18085–18090. doi: 10.1073/pnas.0907051106

Augusto, L., Davies, T. J., Delzon, S., & de Schrijver, A. (2014). The enigma of the rise of angiosperms: Can we unite the knot? *Ecology Letters*, *17*(10), 1326–1338. doi: 10.1111/ele.12323

Bakalovic, N., Passardi, F., Ioannidis, V., Cosio, C., Penel, C., Falquet, L., & Dunand, C. (2006). PeroxiBase: A class III plant peroxidase database. *Phytochemistry*, *67*(6), 534–539. doi: 10.1016/j.phytochem.2005.12.020

Barros, J., Serk, H., Granlund, I., & Pesquet, E. (2015). The cell biology of lignification in higher plants. *Annals of Botany*, *115*(7), 1053–1074. doi: 10.1093/aob/mcv046

Barros, J., Serrani-Yarce, J. C., Chen, F., Baxter, D., Venables, B. J., & Dixon, R. A. (2016). Role of bifunctional ammonia-lyase in grass cell wall biosynthesis. *Nature Plants*, *2*(6), 16050. doi: 10.1038/NPLANTS.2016.50

Berthet, S., Demont-Caulet, N., Pollet, B., Bidzinski, P., Cézard, L., le Bris, P., … Jouanin, L. (2011). Disruption of LACCASE4 and 17 results in tissue-specific alterations to lignification of *Arabidopsis thaliana* stems. *Plant Cell*, *23*(3), 1124–1137. doi: 10.1105/tpc.110.082792

Bollhöner, B., Prestele, J., & Tuominen, H. (2012). Xylem cell death: Emerging understanding of regulation and function. *Journal of Experimental Botany*, *63*(3), 1081–1094. doi: 10.1093/jxb/err438

Boyce, C., Kevin, C., Cody, G. D., Fogel, M. L., Hazen, R. M., Alexander, M. O., … Alexander, D. (2003). Chemical evidence for cell wall lignification and the evolution of tracheids in early Devonian plants. *International Journal of Plant Sciences*, *164*(5), 691–702. doi: 10.1086/377113

Campbell, M. M., & Sederoff, R. R. (1996). Variation in lignin content and composition: Mechanisms of control and implications for the genetic improvement of plants. *Plant Physiology*, *110*(1), 3–13. doi: 10.1104/pp.110.1.3

Carlquist, S. (1992). Pit membrane remnants in perforation plates of primitive dicotyledons and their significance. *American Journal of Botany*, *79*(6), 660. doi: 10.2307/2444882

Carnachan, S. M., & Harris, P. J. (2000). Ferulic acid is bound to the primary cell walls of all gymnosperm families. *Biochemical Systematics and Ecology*, *28*(9), 865–879. doi: 10.1016/S0305-1978(00)00009-0

Chen, F., Tobimatsu, Y., Jackson, L., Nakashima, J., Ralph, J., & Dixon, R. A. (2013). Novel seed coat lignins in the Cactaceae: structure, distribution and implications for the evolution of lignin diversity. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, *73*(2), 201–211. doi: 10.1111/tpj.12012

Christensen, J. H., Overney, S., Rohde, A., Ardiles Diaz, W., Bauw, G., Simon, P., … Boerjan, W. (2001). The syringaldazine-oxidizing peroxidase PXP 3-4 from poplar xylem: cDNA isolation, characterization and expression. *Plant Molecular Biology*, *47*(5), 581–593. doi: 10.1023/A:1012271729285

De Micco, V., & Aronne, G. (2007). Anatomical features, monomer lignin composition and accumulation of phenolics in 1-year-old branches of the Mediterranean *Cistus ladanifer* L. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *155*(3), 361–371. doi: 10.1111/j.1095-8339.2007.00705.x

De Souza, R. E., Gomes, F. J. B., Brito, E. O., Costa-Lelis, R. C., Ribas-Batalha, L. A., Almeida-Santos, F., & Longue-Junior, D. (2020). A review on lignin sources and uses. *Journal of Applied Biotechnology and Bioenergy*, *7*, 100–105. doi: 10.15406/jabb.2020.07.00222

Dixon, R. A., Achnine, L., Kota, P., Liu, C.-J., Reddy, M. S. S., & Wang, L. (2002). The phenylpropanoid pathway and plant defence-a genomics perspective. *Molecular Plant Pathology*, *3*(5), 371–390. doi: 10.1046/j.1364-3703.2002.00131.x

Do, C.-T., Pollet, B., Thévenin, J., Sibout, R., Denoue, D., Barrière, Y., … Jouanin, L. (2007). Both caffeoyl Coenzyme A 3-O-methyltransferase 1 and caffeic acid O-methyltransferase 1 are involved in redundant functions for lignin, flavonoids and sinapoyl malate biosynthesis in *Arabidopsis*. *Planta*, *226*(5), 1117–1129. doi: 10.1007/s00425-007-0558-3

Donaldson, L. A. (2001). Lignification and lignin topochemistry - An ultrastructural view. *Phytochemistry*, *57*(6), 859–873. doi: 10.1016/S0031-9422(01)00049-8

Duroux, L., & Welinder, K. G. (2003). The peroxidase gene family in plants: a phylogenetic overview. *Journal of Molecular Evolution*, *57*(4), 397–407. doi: 10.1007/s00239-003-2489-3

Edwards, D. (2003). Xylem in early tracheophytes. *Plant, Cell and Environment*, *26*(1), 57–72. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.00878.x

Ekpo, I., Ogali, R., Ofodile, S., & Achugasim, O. (2016). Comparison of biomass content for the evaluation of cellulosic ethanol fuel production from predominant perennial grasses in south-south, Nigeria. *International Journal of Applied Science and Technology*, *6*(2), 38–46.

Espiñeira, J. M., Novo Uzal, E., Gómez Ros, L. V, Carrión, J. S., Merino, F., Ros Barceló, A., & Pomar, F. (2011). Distribution of lignin monomers and the evolution of lignification among lower plants. *Plant Biology (Stuttgart, Germany)*, *13*(1), 59–68. doi: 10.1111/j.1438-8677.2010.00345.x

Fagerstedt, K. V, Kukkola, E. M., Koistinen, V. V. T., Takahashi, J., & Marjamaa, K. (2010). Cell wall lignin is polymerised by class III secretable plant peroxidases in Norway spruce. *Journal of Integrative Plant Biology*, *52*(2), 186–194. doi: 10.1111/j.1744-7909.2010.00928.x

Feild, T. S., Zweiniecki, M. A., Brodribb, T., Jaffre, T., Donoghue, M. J., & Holbrook, N. M. (2000). Structure and function of tracheary elements in *Amborella trichopoda*. *International Journal of Plant Sciences*, *161*(5), 705–712. doi: 10.1086/314293

Feild, T.S., & Wilsony, J. P. (2012). Evolutionary voyage of angiosperm vessel structure-function and its significance for early angiosperm success. *International Journal of Plant Sciences*, *173*(6), 596–609. doi: 10.1086/666099

Gill, S. S., & Tuteja, N. (2010). Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry : PPB*, *48*(12), 909–930. doi: 10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Gómez Ros, L. V, Gabaldón, C., Pomar, F., Merino, F., Pedreño, M. A., & Barceló, A. R. (2007). Structural motifs of syringyl peroxidases predate not only the gymnosperm-angiosperm divergence but also the radiation of tracheophytes. *The New Phytologist*, *173*(1), 63–78. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01898.x

Gorzsás, A., Stenlund, H., Persson, P., Trygg, J., & Sundberg, B. (2011). Cell-specific chemotyping and multivariate imaging by combined FT-IR microspectroscopy and orthogonal projections to latent structures (OPLS) analysis reveals the chemical landscape of secondary xylem. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, *66*(5), 903–914. doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04542.x

Grabber, J. H. (2005). How do lignin composition, structure, and cross-linking affect degradability? A review of cell wall model studies. *Crop Science*, *45*, 820–831. doi: 10.2135/cropsci2004.0191

Grabber, J. H., Ralph, J., & Hatfield, R. D. (2002). Model studies of ferulate-coniferyl alcohol cross-product formation in primary maize walls: implications for lignification in grasses. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *50*(21), 6008–6016. doi: 10.1021/jf0205312

Herbette, S., Bouchet, B., Brunel, N., Bonnin, E., Cochard, H., & Guillon, F. (2015). Immunolabelling of intervessel pits for polysaccharides and lignin helps in understanding their hydraulic properties in *Populus tremula* × *alba*. *Annals of Botany*, *115*(2), 187–199. doi: 10.1093/aob/mcu232

Hilgers, R., Vincken, J.-P., Gruppen, H., & Kabel, M. A. (2018). Laccase/mediator systems: their reactivity toward phenolic lignin structures. *ACS Sustainable Chemistry & Engineering*, *6*(2), 2037–2046. doi: 10.1021/acssuschemeng.7b03451

Iiyama, K., Lam, T. B.-T., & Stone, B. A. (1994). Covalent cross-links in the cell wall. *Plant Physiology*, *104*(2), 315–320. doi: 10.1104/pp.104.2.315

Jin, Z., Shao, S., Katsumata, K. S., & Iiyama, K. (2007). Lignin characteristics of peculiar vascular plants. *Journal of Wood Science*, *53*(6), 520–523. doi: 10.1007/s10086-007-0891-y

Kang, X., Kirui, A., Dickwella Widanage, M. C., Mentink-Vigier, F., Cosgrove, D. J., & Wang, T. (2019). Lignin-polysaccharide interactions in plant secondary cell walls revealed by solid-state NMR. *Nature Communications*, *10*(1), 347. doi: 10.1038/s41467-018-08252-0

Klap, V. A., Hemminga, M. A., & Boon, J. J. (2000). Retention of lignin in seagrasses: Angiosperms that returned to the sea. *Marine Ecology Progress Series*, *194*, 1–11. doi: 10.3354/meps194001

Kohonen, M. M., & Helland, Å. (2009). On the function of wall sculpturing in xylem conduits. *Journal of Bionic Engineering*, *6*(4), 324–329. doi: 10.1016/S1672-6529(08)60131-6

Koutaniemi, S., Malmberg, H. A., Simola, L. K., Teeri, T. H., & Kärkönen, A. (2015). Norway spruce (*Picea abies*) laccases: characterization of a laccase in a lignin-forming tissue culture. *Journal of Integrative Plant Biology*, *57*(4), 341–348. doi: 10.1111/jipb.12333

Kozela, C., & Regan, S. (2003). How plants make tubes. *Trends in Plant Science*, *8*(4), 159–164. doi: 10.1016/S1360-1385(03)00050-5

Lacayo, C. I., Hwang, M. S., Ding, S. Y., & Thelen, M. P. (2013). Lignin depletion enhances the digestibility of cellulose in cultured xylem cells. *PLoS ONE*, *8*(7), e68266. doi: 10.1371/journal.pone.0068266

Lee, Y., Rubio, M. C., Alassimone, J., & Geldner, N. (2013). A mechanism for localized lignin deposition in the endodermis. *Cell*, *153*(2), 402–412. doi: 10.1016/j.cell.2013.02.045

Lewis, N. G., & Yamamoto, E. (1990). Lignin: occurrence, biogenesis and biodegradation. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *41*, 455–496. doi: 10.1146/annurev.pp.41.060190.002323

Li, L., Xiao Fei Cheng, Leshkevich, J., Umezawa, T., Harding, S. A., & Chiang, V. L. (2001). The last step of syringyl monolignol biosynthesis in angiosperms is regulated by a novel gene encoding sinapyl alcohol dehydrogenase. *Plant Cell*, *13*(7), 1567–1585. doi: 10.1105/tpc.13.7.1567

Li, S., Lens, F., Espino, S., Karimi, Z., Klepsch, M., Schenk, H. J., … Jansen, S. (2016). Intervessel pit membrane thickness as a key determinant of embolism resistance in angiosperm xylem. *IAWA Journal*, *37*(2), 152–171. doi: 10.1163/22941932-20160128

Liang, M., Davis, E., Gardner, D., Cai, X., & Wu, Y. (2006). Involvement of AtLAC15 in lignin synthesis in seeds and in root elongation of *Arabidopsis*. *Planta*, *224*(5), 1185–1196. doi: 10.1007/s00425-006-0300-6

Liu, Q., Luo, L., & Zheng, L. (2018). Lignins: Biosynthesis and biological functions in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, *19*(2), 335. doi: 10.3390/ijms19020335

Liu, Z., Persson, S., & Sánchez-Rodríguez, C. (2015). At the border: the plasma membrane-cell wall continuum. *Journal of Experimental Botany*, *66*(6), 1553–1563. doi: 10.1093/jxb/erv019

Lu, F., & Ralph, J. (2010). Lignin. In Run-Cang (Ed.), *Cereal Straw as a Resource for Sustainable Biomaterials and Biofuels* (pp. 169–207). doi: 10.1016/B978-0-444-53234-3.00006-7

Lucas, W. J., Groover, A., Lichtenberger, R., Furuta, K., Yadav, S. R., Helariutta, Y., … Kachroo, P. (2013). The plant vascular system: evolution, development and functions. *Journal of Integrative Plant Biology*, *55*(4), 294–388. doi: 10.1111/jipb.12041

Luna, M. L., Giacosa, J. P. R., Giudice, G. E., Fernández, P. V., Ciancia, M., & Saparrat, M. C. N. (2015). Structure and chemistry of the xylem of arborescent species of *Blechnum* from South America. *IAWA Journal*, *36*(1), 3–21. doi: 10.1163/22941932-00000081

Maceda, A., Soto-Hernández, M., Peña-Valdivia, C. B., Trejo-López, C., & Terrazas, T. (2019). Differences in the structural chemical composition of the primary xylem of Cactaceae: a topochemical perspective *Frontiers in Plant Science*, *10*, 1497. doi: 10.3389/fpls.2019.01497

Maeda, H. A. (2016). Lignin biosynthesis: Tyrosine shortcut in grasses. *Nature Plants*, *2*(6), 1–2. doi: 10.1038/NPLANTS.2016.80

Maherali, H., Pockman, W. T., & Jackson, R. B. (2004). Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology*, *85*(8), 2184–2199. doi: 10.1890/02-0538

Malavasi, U. C., Davis, A. S., & Malavasi, M. de M. (2016). Lignin in woody plants under water stress: A review. *Floresta e Ambiente*, *23*(4), 589–597. doi: 10.1590/2179-8087.143715

Marques, A. V., Rencoret, J., Gutiérrez, A., Del Río, J. C., & Pereira, H. (2016). Ferulates and lignin structural composition in cork. *Holzforschung*, *70*(4), 275–289. doi: 10.1515/hf-2015-0014

Martone, P. T., Estevez, J. M., Lu, F., Ruel, K., Denny, M. W., Somerville, C., & Ralph, J. (2009). Discovery of lignin in seaweed reveals convergent evolution of cell-wall architecture. *Current Biology*, *19*(2), 169–175. doi: 10.1016/j.cub.2008.12.031

Ménard, D., & Pesquet, E. (2015). Cellular interactions during tracheary elements formation and function. *Current Opinion in Plant Biology*, *23*, 109–115. doi: 10.1016/j.pbi.2014.12.001

Menden, B., Kohlhoff, M., & Moerschbacher, B. M. (2007). Wheat cells accumulate a syringyl-rich lignin during the hypersensitive resistance response. *Phytochemistry*, *68*(4), 513–520. doi: 10.1016/j.phytochem.2006.11.011

Mohnen, D. (2008). Pectin structure and biosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, *11*(3), 266–277. doi: 10.1016/j.pbi.2008.03.006

Moura, J. C. M. S., Bonine, C. A. V., de Oliveira Fernandes, V. J., Dornelas, M. C., & Mazzafera, P. (2010). Abiotic and biotic stresses and changes in the lignin content and composition in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, *52*(4), 360–376. doi: 10.1111/j.1744-7909.2010.00892.x

Niklas, K. J., Cobb, E. D., & Matas, A. J. (2017). The evolution of hydrophobic cell wall biopolymers: from algae to angiosperms. *Journal of Experimental Botany*, *68*(19), 5261–5269. doi: 10.1093/jxb/erx215

Ostergaard, L., Teilum, K., Mirza, O., Mattsson, O., Petersen, M., Welinder, K. G., … Henriksen, A. (2000). Arabidopsis ATP A2 peroxidase. Expression and high-resolution structure of a plant peroxidase with implications for lignification. *Plant Molecular Biology*, *44*(2), 231–243. doi: 10.1023/a:1006442618860

Pereira, L., Domingues-Junior, A. P., Jansen, S., Choat, B., & Mazzafera, P. (2018). Is embolism resistance in plant xylem associated with quantity and characteristics of lignin? *Trees - Structure and Function*, 32, 349–358. doi: 10.1007/s00468-017-1574-y

Pesquet, E., Zhang, B., Gorzsás, A., Puhakainen, T., Serk, H., Escamez, S., … Tuominen, H. (2013). Non-cell-autonomous postmortem lignification of tracheary elements in *Zinnia elegans*. *Plant Cell*, *25*(4), 1314–1328. doi: 10.1105/tpc.113.110593

Peter, G., & Neale, D. (2004). Molecular basis for the evolution of xylem lignification. *Current Opinion in Plant Biology*, *7*(6), 737–742. doi: 10.1016/j.pbi.2004.09.002

Pittermann, J. (2010). The evolution of water transport in plants: an integrated approach. *Geobiology*, *8*(2), 112–139. doi: 10.1111/j.1472-4669.2010.00232.x

Pomar, F., Merino, F., & Barceló, A. R. (2002). O-4-Linked coniferyl and sinapyl aldehydes in lignifying cell walls are the main targets of the Wiesner (phloroglucinol-HCl) reaction. *Protoplasma*, *220*(1–2), 17–28. doi: 10.1007/s00709-002-0030-y

Popper, Z. A., Michel, G., Hervé, C., Domozych, D. S., Willats, W. G. T., Tuohy, M. G., … Stengel, D. B. (2011). Evolution and diversity of plant cell walls: from algae to flowering plants. *Annual Review of Plant Biology*, *62*(1), 567–590. doi: 10.1146/annurev-arplant-042110-103809

Quiroga, M., Guerrero, C., Botella, M. A., Barceló, A., Amaya, I., Medina, M. I., … Valpuesta, V. (2000). A tomato peroxidase involved in the synthesis of lignin and suberin. *Plant Physiology*, *122*(4), 1119–1127. doi: 10.1104/pp.122.4.1119

Ralph, J. (2010). Hydroxycinnamates in lignification. *Phytochemistry Reviews*, *9*(1), 65–83. doi: 10.1007/s11101-009-9141-9

Ralph, J., Lundquist, K., Brunow, G., Lu, F., Kim, H., Schatz, P. F., … Boerjan, W. (2004). Lignins: Natural polymers from oxidative coupling of 4-hydroxyphenyl- propanoids. *Phytochemistry Reviews*, *3*(1–2), 29–60. doi: 10.1023/B:PHYT.0000047809.65444.a4

Renault, H., Alber, A., Horst, N. A., Basilio Lopes, A., Fich, E. A., Kriegshauser, L., … Werck-Reichhart, D. (2017). A phenol-enriched cuticle is ancestral to lignin evolution in land plants. *Nature Communications*, *8*. doi: 10.1038/ncomms14713

Renault, H., Werck-Reichhart, D., & Weng, J. K. (2019). Harnessing lignin evolution for biotechnological applications. *Current Opinion in Biotechnology*, *56*, 105–111. doi: 10.1016/j.copbio.2018.10.011

Reyes-Rivera, J., Canché-Escamilla, G., Soto-Hernández, M., & Terrazas, T. (2018). Structural characterization of lignin in four cacti wood: implications of lignification in the growth form and succulence. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 1518. doi: 10.3389/fpls2018.01518

Rippert, P., Puyaubert, J., Grisollet, D., Derrier, L., & Matringe, M. (2009). Tyrosine and phenylalanine are synthesized within the plastids in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, *149*(3), 1251–1260. doi: 10.1104/pp.108.130070

Ros Barceló, A. (2005). Xylem parenchyma cells deliver the H2O2 necessary for lignification in differentiating xylem vessels. *Planta*, *220*(5), 747–756. doi: 10.1007/s00425-004-1394-3

Ros Barceló, A., Gómez Ros, L. V., Gabaldón, C., López-Serrano, M., Pomar, F., Carrión, J. S., & Pedreño, M. A. (2004). Basic peroxidases: The gateway for lignin evolution? *Phytochemistry Reviews*, *3*(1–2), 61–78. doi: 10.1023/B:PHYT.0000047803.49815.1a

Ruel, K., Montiel, M. D., Goujon, T., Jouanin, L., Burlat, V., & Joseleau, J. P. (2002). Interrelation between lignin deposition and polysaccharide matrices during the assembly of plant cell walls. *Plant Biology*, *4*(1), 2–8. doi: 10.1055/s-2002-20429

Russell, W. R., Forrester, A. R., Chesson, A., & Burkitt, M. J. (1996). Oxidative coupling during lignin polymerization is determined by unpaired electron delocalization within parent phenylpropanoid radicals. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, *332*(2), 357–366. doi: 10.1006/abbi.1996.0353

Růžička, K., Ursache, R., Hejátko, J., & Helariutta, Y. (2015). Xylem development - from the cradle to the grave. *The New Phytologist*, *207*(3), 519–535. doi: 10.1111/nph.13383

Scholz, A., Rabaey, D., Stein, A., Cochard, H., Smets, E., & Jansen, S. (2013). The evolution and function of vessel and pit characters with respect to cavitation resistance across 10 *Prunus* species. *Tree Physiology*, *33*(7), 684–694. doi: 10.1093/treephys/tpt050

Serk, H., Gorzsás, A., Tuominen, H., & Pesquet, E. (2015). Cooperative lignification of xylem tracheary elements. *Plant Signaling and Behavior*, *10*(4), 1–5. doi: 10.1080/15592324.2014.1003753

Sirokmány, G., & Geiszt, M. (2019). The relationship of NADPH oxidases and heme peroxidases: Fallin' in and out. *Frontiers in Immunology*, *10*(MAR). doi: 10.3389/fimmu.2019.00394

Skyba, O., Douglas, C. J., & Mansfield, S. D. (2013). Syringyl-rich lignin renders poplars more resistant to degradation by wood decay fungi. *Applied and Environmental Microbiology*, *79*(8), 2560–2571. doi: 10.1128/AEM.03182-12

Smith, R. A., Schuetz, M., Karlen, S. D., Bird, D., Tokunaga, N., Sato, Y., … Samuels, A. L. (2017). Defining the diverse cell populations contributing to lignification in *Arabidopsis* stems. *Plant Physiology*, *174*(2), 1028–1036. doi: 10.1104/pp.17.00434

Smith, R. A., Schuetz, M., Roach, M., Mansfield, S. D., Ellis, B., & Samuels, L. (2013). Neighboring parenchyma cells contribute to *Arabidopsis* xylem lignification, while lignification of interfascicular fibers is cell autonomous. *Plant Cell*, *25*(10), 3988–3999. doi: 10.1105/tpc.113.117176

Sørensen, I., Pettolino, F. A., Bacic, A., Ralph, J., Lu, F., O'Neill, M. A., … Willats, W. G. T. (2011). The charophycean green algae

provide insights into the early origins of plant cell walls. *The Plant Journal: For Cell and Molecular Biology*, *68*(2), 201–211. doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04686.x

Sperry, J S, Hacke, U. G., Feild, T. S., Sano, Y., & Sikkema, E. H. (2007). Hydraulic consequences of vessel evolution in angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, *168*, 1127–1139. doi: 10.1086/520726

Sperry, J. S. (2003). Evolution of water transport and xylem structure. *International Journal of Plant Sciences*, *164*(SUPPL. 3), 115–127. doi: 10.1086/368398

Sterjiades, R., Dean, J. F. D., Gamble, G., Himmelsbach, D. S., & Eriksson, K. E. L. (1993). Extracellular laccases and peroxidases from sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) cell-suspension cultures - Reactions with monolignols and lignin model compounds. *Planta*, *190*(1), 75–87. doi: 10.1007/BF00195678

Tobimatsu, Y., Chen, F., Nakashima, J., Escamilla-Treviño, L. L., Jackson, L., Dixon, R. A., & Ralph, J. (2013). Coexistence but independent biosynthesis of catechyl and guaiacyl/syringyl lignin polymers in seed coats. *Plant Cell*, *25*(7), 2587–2600. doi: 10.1105/tpc.113.113142

Tobimatsu, Y., & Schuetz, M. (2019). Lignin polymerization: how do plants manage the chemistry so well? *Current Opinion in Biotechnology*, *56*, 75–81. doi: 10.1016/j.copbio.2018.10.001

Tuyet Lam, T. B., Iiyama, K., & Stone, B. A. (1992). Cinnamic acid bridges between cell wall polymers in wheat and phalaris internodes. *Phytochemistry*, *31*(4), 1179–1183. doi: 10.1016/0031-9422(92)80256-E

Valério, L., De Meyer, M., Penel, C., & Dunand, C. (2004). Expression analysis of the *Arabidopsis* peroxidase multigenic family. *Phytochemistry*, *65*(10), 1331–1342. doi: 10.1016/j.phytochem.2004.04.017

Vanholme, R., Demedts, B., Morreel, K., Ralph, J., & Boerjan, W. (2010). Lignin biosynthesis and structure. *Plant Physiology*, *153*(3), 895–905. doi: 10.1104/pp.110.155119

Vogt, T. (2010). Phenylpropanoid Biosynthesis. *Molecular Plant*, *3*(1), 2–20. doi: 10.1093/mp/ssp106

Weng, J.-K., Banks, J. A., & Chapple, C. (2008). Parallels in lignin biosynthesis: A study in *Selaginella moellendorffii* reveals convergence across 400 million years of evolution. *Communicative & Integrative Biology*, *1*(1), 20–22. doi: 10.4161/cib.1.1.6466

Weng, J.-K., Li, X., Stout, J., & Chapple, C. (2008). Independent origins of syringyl lignin in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *105*(22), 7887–7892. doi: 10.1073/pnas.0801696105

Weng, J. K., & Chapple, C. (2010). The origin and evolution of lignin biosynthesis. *New Phytologist*, *187*(2), 273–285. doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03327.x

Xie, M., Zhang, J., Tschaplinski, T. J., Tuskan, G. A., Chen, J. G., & Muchero, W. (2018). Regulation of lignin biosynthesis and its role in growth-defense tradeoffs. *Frontiers in Plant Science*, *9*, 1427. doi: 10.3389/fpls.2018.01427

Yu, O., & Kim, K. H. (2020). Lignin to materials: A focused review on recent novel lignin applications. *Applied Sciences*, *10*(13), 4626. doi: 10.3390/app10134626

Zhao, Q., Nakashima, J., Chen, F., Yin, Y., Fu, C., Yun, J., … Dixon, R. A. (2013). LACCASE is necessary and nonredundant with PEROXIDASE for lignin polymerization during vascular development in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, *25*(10), 3976–3987. doi: 10.1105/tpc.113.117770

Zhao, Q., Wang, H., Yin, Y., Xu, Y., Chen, F., & Dixon, R. A. (2010). Syringyl lignin biosynthesis is directly regulated by a secondary cell wall master switch. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(32), 14496–14501. doi: 10.1073/pnas.1009170107

Zhu, Y., Du, B., Qian, J., Zou, B., & Hua, J. (2013). Disease resistance gene-induced growth inhibition is enhanced by rcd1 independent of defense activation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, *161*(4), 2005–2013. doi: 10.1104/pp.112.213363

Manuscrito recibido el 11 de marzo de 2020

Aceptado el 11 de diciembre de 2020

Publicado el 22 de diciembre de 2021

Este documento se debe citar como:

Maceda, A., Soto-Hernández, M., Peña-Valdivia, C. B., Trejo, C., & Terrazas, T. (2021). Lignina: composición, síntesis y evolución, *Madera y Bosques*, *27*(2), e2722137. doi: 10.21829/myb.2021.2722137