

Morfología de Plantas Vasculares

Tema 16. TEJIDOS CONDUCTORES O VASCULARES

16.1. FLOEMA

El floema está íntimamente asociado al xilema, formando el sistema vascular de la planta.

El floema es el tejido conductor encargado del transporte de nutrientes orgánicos, especialmente azúcares, producidos por la parte aérea fotosintética y autótrofa, hacia las partes basales subterráneas, no fotosintéticas, heterótrofas de las plantas vasculares.

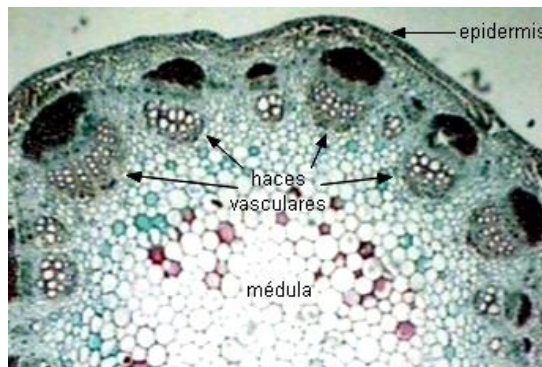
El término floema fue acuñado por Nageli en 1858; deriva del griego "phloios" que significa corteza. También se usan para designarlo los términos **líber**, **leptoma**, **tejido criboso**.

Leptoma es un término debido a Haberlandt y corresponde a las células del floema con paredes primarias: elementos cribosos, células acompañantes y células parenquimáticas; se le contraponen el término "hadroma" para las células conductoras del xilema.

ORIGEN

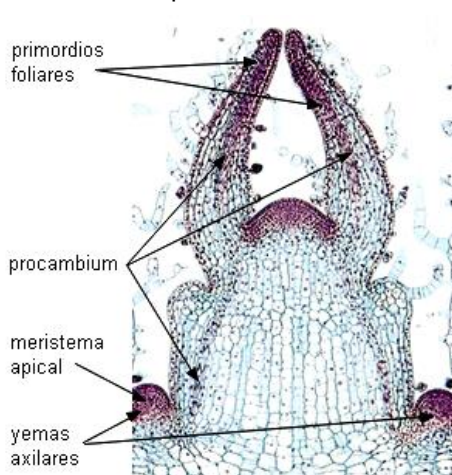
Se reconocen dos tipos de floema: el primario y el secundario. En el vástago, el **floema primario** se encuentra asociado al xilema primario constituyendo los **haces vasculares**.

Sector de un transcorte de tallo primario de *Helianthus* (girasol)



El floema primario, igual que el xilema primario, se origina a partir del **procambium**.

Meristema apical caulinar: *Coleus*



Meristema apical radical: *Zea mays*

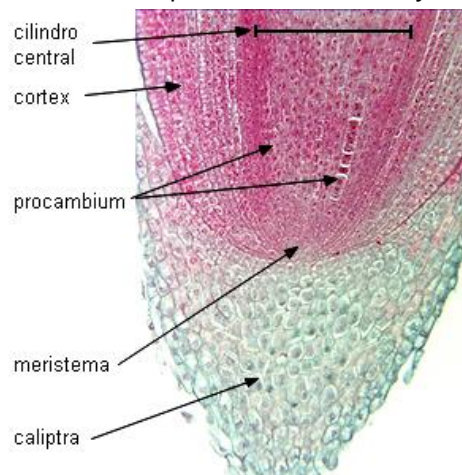
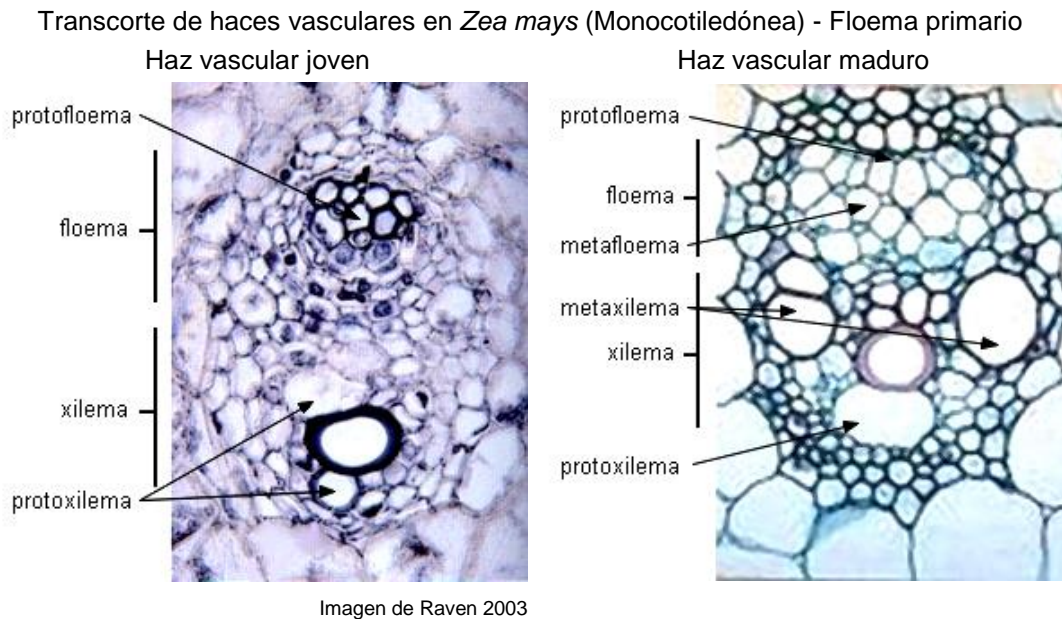


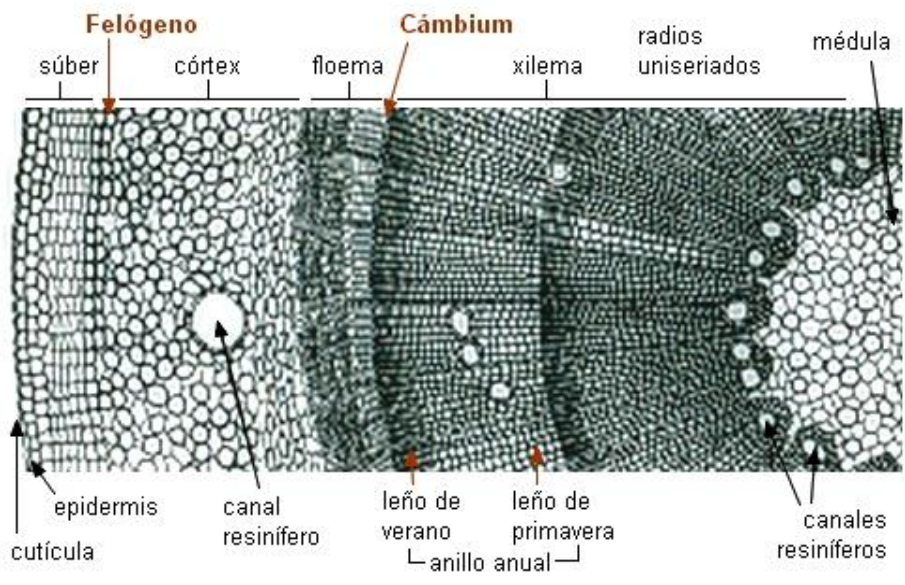
Imagen de Mauseth

Se diferencia en **protofloema** y **metafloema**. El primero madura en las partes de la planta que aún están creciendo en extensión, y sus elementos cribosos pronto se vuelven inactivos. El **metafloema** se diferencia más tarde, completa su maduración después que el órgano ha terminado su crecimiento en longitud. En las plantas que no poseen crecimiento secundario, constituye el floema funcional de los órganos adultos.



El **floema secundario**, igual que el xilema secundario, se origina en el **cámbium**, ubicado hacia la periferia de tallo o raíz. Posee un sistema axial y un sistema radial, que se continúa con el del xilema secundario a través del cámbium.

Sector de transcorte de tallo secundario de *Pinus* - Posición de los meristemas secundarios



16.2. TIPOS DE CELULAS QUE COMPONEN EL FLOEMA

El floema, igual que el xilema, es un tejido complejo, heterogéneo, formado por diferentes tipos de células: elementos de conducción (elementos cribosos), elementos de sostén (células esclerenquimáticas), elementos parenquimáticos y elementos glandulares.

Grupo	Tipos de células	Función
Elementos cribosos	Células cribosas	Conducción de nutrientes orgánicos a larga distancia
	Miembros de tubos cribosos	
Elementos esclerenquimáticos	Fibras	Sostén, a veces almacenamiento de azúcares
	Esclereidas	
Elementos parenquimáticos	Células acompañantes	Carga y descarga de tubos cribosos: traslado radial
	Células albuminosas	
	Células parenquimáticas axiales	Almacenamiento
	Células parenquimáticas radiales	
Elementos glandulares e idioblastos		Secreción, depósito

ELEMENTOS CRIBOSOS

Células del floema en *Nicotiana tabacum*, en verde un tubo criboso

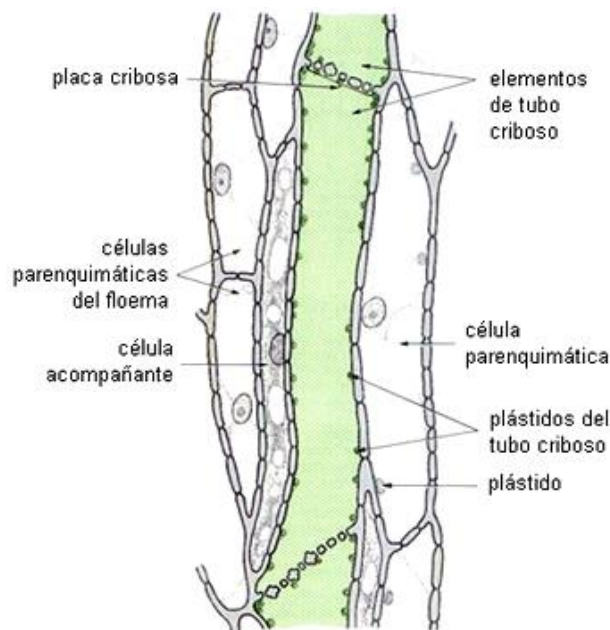


Imagen de Rost, 1979

Son los elementos más especializados, se caracterizan por sus protoplastos modificados y sus conexiones celulares especiales. Fueron descubiertos por Hartig en 1837. Hay dos tipos: **células cribosas** y **miembros de tubos cribosos**. Sus características comunes son:

Pared celular

Celulósica y primaria. Su espesor es variable, algunas familias primitivas de angiospermas (*Magnolia*, *Persea*) presentan paredes laterales con engrosamientos nacarados. Estos espesamientos están compuestos por muchas capas de microfibrillas de celulosa densamente dispuestas, y pectinas. En algunas especies es tan marcado el engrosamiento que casi ocluye el lumen. Aparentemente la función de estas paredes sería la de facilitar el transporte radial por apoplasto.

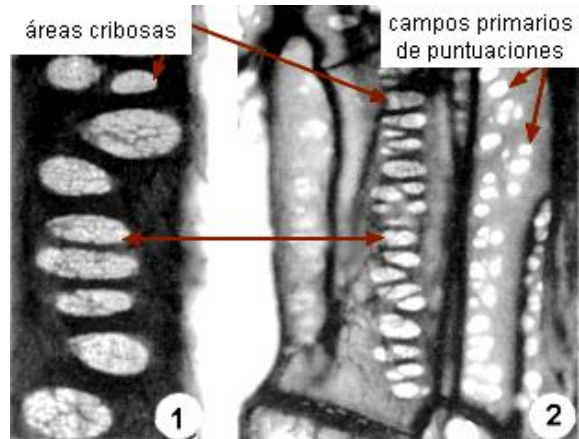
Algunas gimnospermas, según Esau, presentan engrosamientos nacarados de naturaleza secundaria; otros autores no están de acuerdo, consideran que se trata de paredes primarias.

Comunicaciones intercelulares

Los elementos cribosos se comunican entre sí a través de **áreas cribosas**. Éstas son áreas deprimidas de la pared provistas de poros a través de los cuales se conectan los protoplastos de elementos vecinos por medio de cordones citoplasmáticos. Se diferencian de los campos primarios de puntuaciones por dos rasgos: 1) el tamaño de los poros, generalmente mucho mayor que el de los plasmodesmos, se pueden observar con microscopio óptico, y 2) la presencia de un cilindro visible de calosa, que rodea al cordón citoplasmático y puede aparecer también en la superficie del área cribosa.

Comunicaciones intercelulares en corte longitudinal de floema de *Cucurbita* sp.

- 1- áreas cribosas en paredes laterales de elementos cribosos
- 2- campos primarios de puntuaciones en células parenquimáticas



Imágenes de Esau 1953

La calosa es un carbohidrato, polímero de la glucosa con enlaces β 1-3. Es sintetizada en la membrana plasmática, aparentemente por las mismas rosetas de proteínas enzimáticas que sintetizan la celulosa. No es refringente, se tiñe de azul con azul de anilina o azul de resorcina. Se encuentra también una delgada capa de calosa rodeando cada plasmodesmo, está en los tubos polínicos, rodeando las células madres de los granos de polen, en cistolitos y en las paredes celulares de ciertos hongos.

Las áreas cribosas vistas de frente se ven como una zona deprimida con un número variable de poros rodeados por anillos de calosa. En corte se observan como porciones adelgazadas de la pared, con cordones que pasan de una célula a la otra.

Las áreas cribosas son menos especializadas: sus poros y cordones citoplasmáticos son de menor diámetro, igual que los cilindros de calosa. Se hallan generalmente en las paredes laterales de los elementos cribosos.

Las placas cribosas son más especializadas, sus poros son de gran diámetro, hasta 15μ , y generalmente se encuentran en las paredes terminales de los elementos de tubos cribosos.

Esquema de una placa cribosa

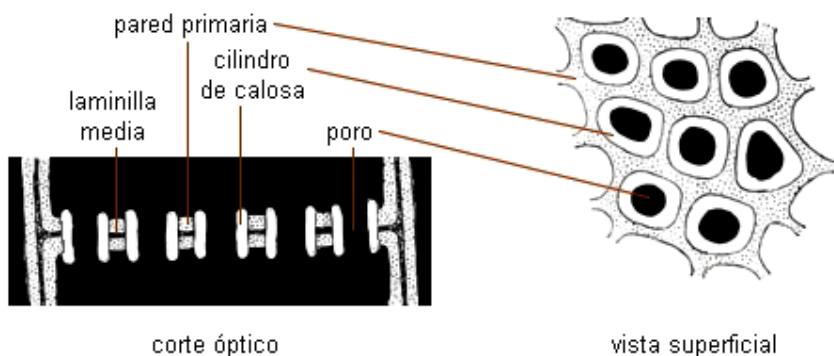


Imagen de Esau 1972.

Hay dos tipos de placas cribosas: **simple** y **compuesta**.

La placa cribosa simple consta de una sola área cribosa.

Placa cribosa simple en transcorte de tubo criboso de *Cucurbita sp.*, zapallo

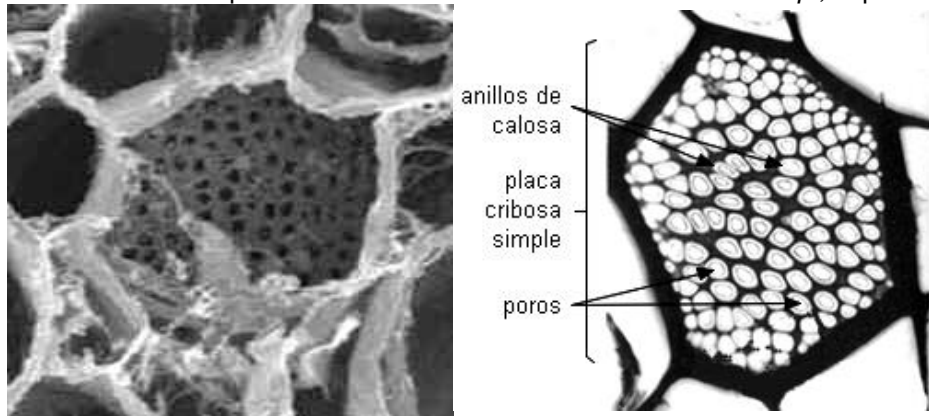
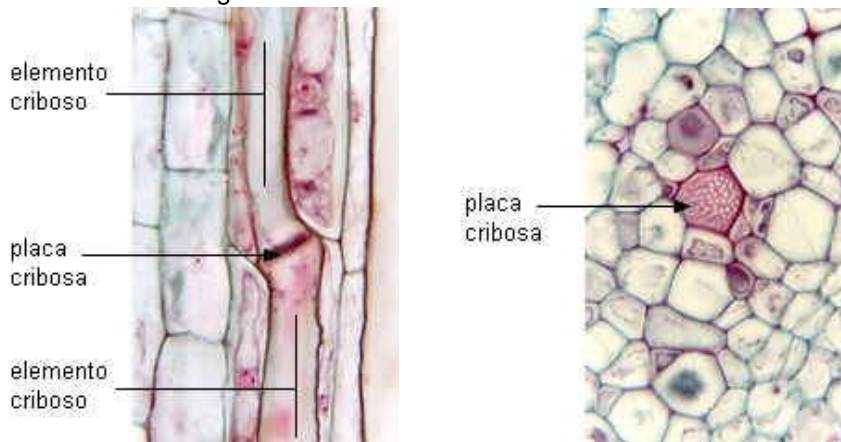


Foto MEB, Ana Ma. Gonzalez

Imagen de Esau 1953

Las placas cribosas se encuentran generalmente en las paredes terminales casi horizontales de los tubos cribosos.

Placa cribosa simple en *Cucumis*
en corte longitudinal en corte transversal



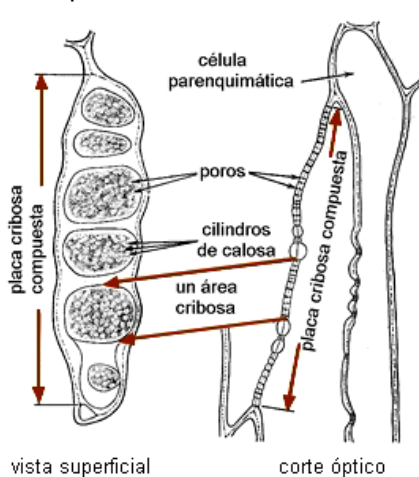
Imágenes de Mauseth,

Las placas cribosas compuestas presentan varias a numerosas áreas cribosas

Placas cribosas compuestas en miembros de tubos cribosos - corte longitudinal.

Esquema en *Nicotiana tabacum*

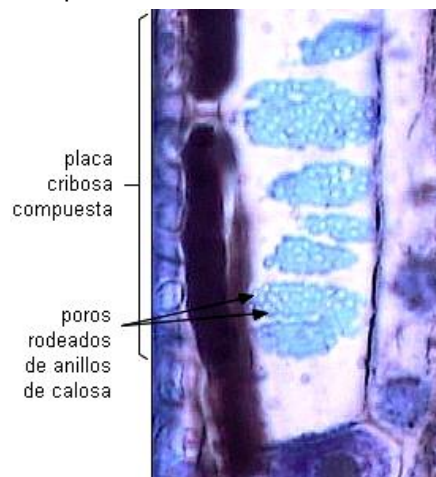
Vista superficial en corte radial de *Salix sp*



vista superficial

corte óptico

Esquemas de Esau 1972



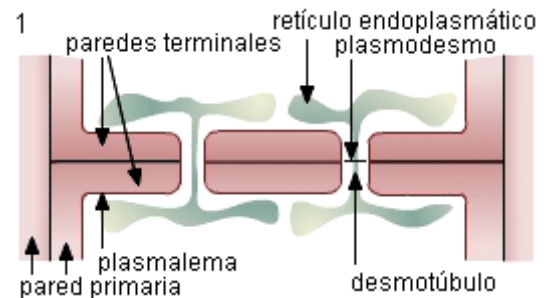
16.3. Formación de poros y deposición de calosa

Se ha comprobado que la calosa se sintetiza rápidamente como respuesta a injurias. Se encuentra también en suspensión en el citoplasma y cuando la célula es lastimada precipita contribuyendo a taponar los poros.

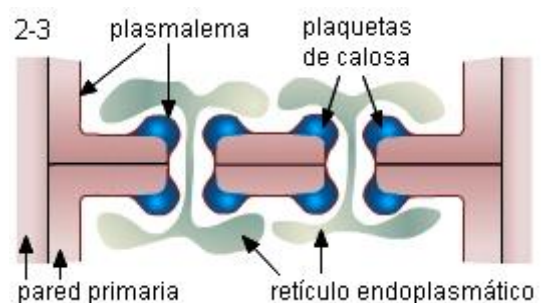
En plantas superiores, el material procesado con técnicas para microscopía óptica y electrónica muestra acumulaciones características de calosa en los futuros poros de las células en diferenciación; en cambio en algunas plantas inferiores no aparece calosa en el desarrollo de los poros (Esau & Thorsch, 1985). En *Lemna minor* no se deposita calosa durante la formación de los poros (Walsh & Melaragno, 1976).

Secuencia de formación de poros - Esquemas de ultraestructura

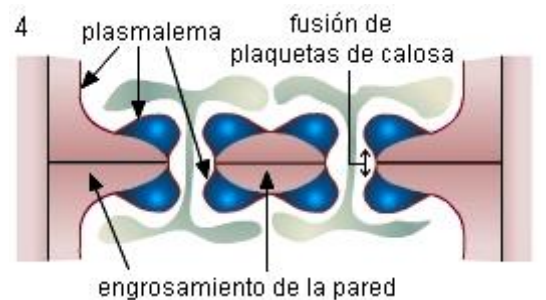
1. El sitio de la pared donde se formará cada poro está atravesado por un **plasmodesmo**, y frecuentemente en ese lugar la pared es más gruesa. **Cisternas circulares del RE**, próximas a la pared se hallan asociadas al plasmodesmo en ambas células, y conectadas a través del **desmotúbulo**. Determinan así la zona de deposición de **calosa**.



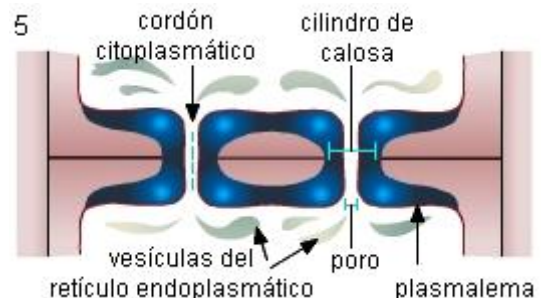
2. La calosa se deposita en forma de **plaquetas** entre la membrana plasmática y la pared primaria. Las plaquetas incrementan gradualmente en superficie y espesor.



3. La **pared celular** aumenta de espesor, especialmente entre los futuros poros. A la altura de los futuros poros aparentemente la fase amorfa de la pared primaria y finalmente la laminilla media son reemplazadas por calosa.



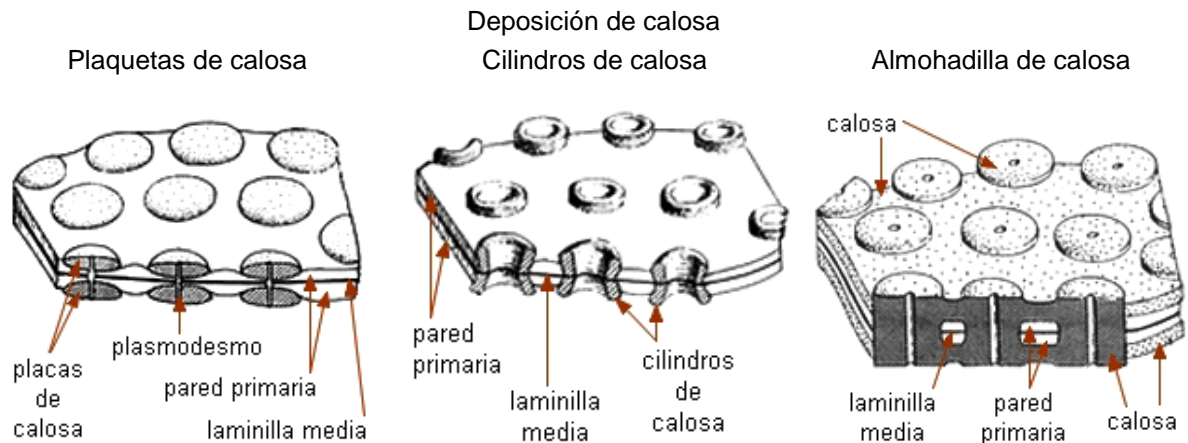
4. Se produce la **fusión** de las plaquetas de las dos células formando el **cilindro** de calosa. La masa de calosa que se acumula se corresponde en tamaño con el lumen del futuro poro.



5. Las **cisternas del RE** se fraccionan en una serie de vesículas que se apartan del poro, el desmotúbulo se desorganiza, y la manga citoplasmática que lo rodeaba se transforma en el cordón citoplasmático. La membrana plasmática permanece rodeando los cordones. Por último, la mayor parte de la calosa se disuelve, formándose el lumen del poro (Esau & Thorsch, 1985)

A medida que el elemento criboso envejece, aumenta la cantidad de calosa en los cilindros, el diámetro de los poros disminuye y se comprimen los cordones citoplasmáticos. Por último la

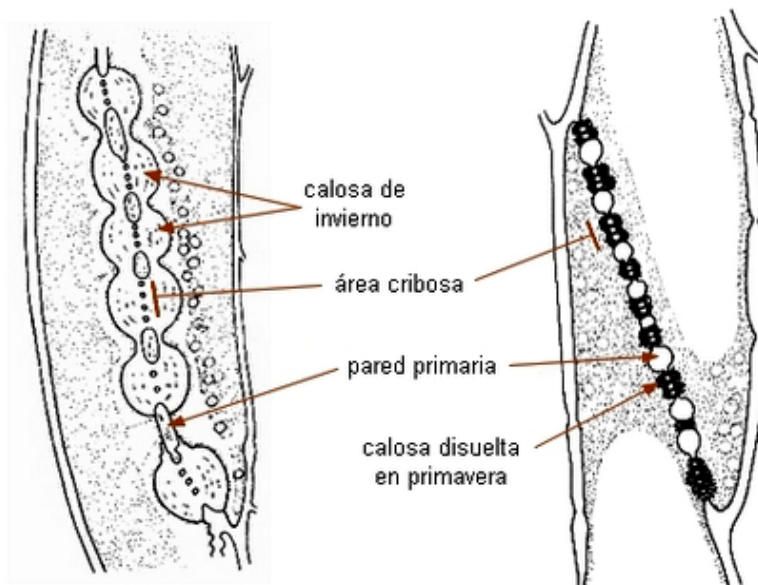
calosa puede depositarse sobre toda la superficie del área cribosa, que de ser una depresión pasa a ser una zona engrosada. La calosa forma una verdadera almohadilla.



Imágenes de Fahn, 1990

En otoño, en algunas especies como la vid, *Vitis*, las áreas cribosas son bloqueadas por estas masas de calosa, deteniendo el flujo de la savia. En primavera el citoplasma disuelve la calosa por acción enzimática, y se renueva el pasaje de savia.

Flujo estacional de la calosa en tubos cribosos de *Vitis*



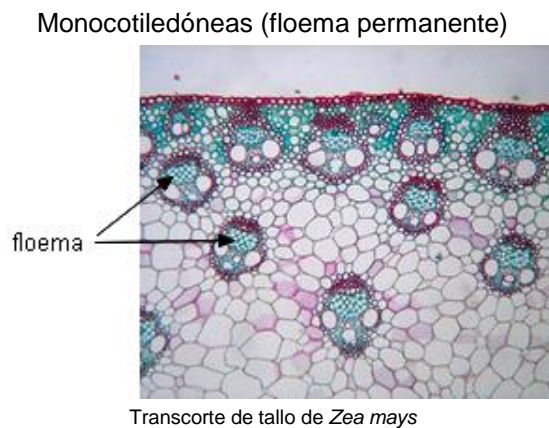
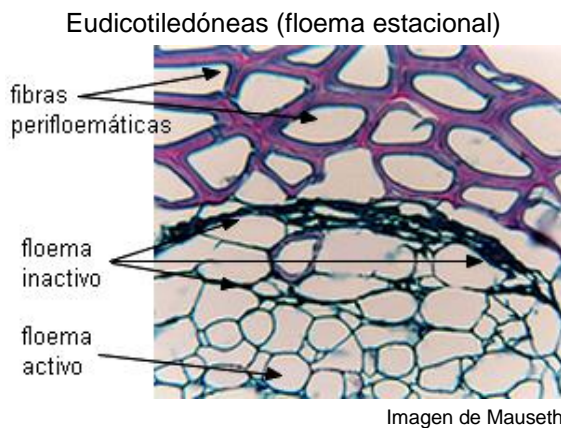
Imágenes de Fahn 1990

Cuando un elemento criboso cesa definitivamente en su actividad, se forma la calosa definitiva, llamada "callo" por autores antiguos, el protoplasto se desorganiza y desaparecen los cordones de conexión.

16.4. Longevidad

En la mayoría de las eudicotiledóneas los elementos cribosos son funcionales sólo durante una estación vegetativa, a veces sólo días o semanas, siendo reemplazados por otros nuevos. En algunas plantas leñosas pueden durar varios años.

En las palmeras los elementos del metafloema duran toda la vida de la planta.



Diferenciación de los elementos cribosos

A la madurez los elementos cribosos son células vivas, pero durante su ontogenia el protoplasto experimenta cambios profundos. Los rasgos característicos en la diferenciación de los elementos cribosos, son:

NÚCLEO: comúnmente ocurre la degeneración del núcleo; en Angiospermas se vuelve menos coloreable - degeneración cromatolítica, mientras en Gimnospermas se vuelve muy oscuro y arrugado - degeneración picnolítica (Fahn, 1990). En algunas Angiospermas se conserva: *Vitis*, *Robinia*, *Ulmus*. También pueden conservarlo las células cribosas de algunas Gimnospermas: Taxodiaceae (*Sequoia*, *Metasequoia*, *Taxodium*).

CITOPLASMA: la membrana plasmática, límite externo del citoplasma, se conserva. En cambio el tonoplasto, que la separa de la vacuola, se desorganiza, de modo que el límite entre citoplasma y vacuola desaparece. La mezcla recibe el nombre de **mictoplasma**.

Las cisternas del retículo endoplasmático (RE) se localizan en los sitios donde se formará la placa cribosa y ocurrirá la deposición de calosa. Después se reorganiza, se vuelve liso y la mayor parte se agrupa en pilas.

Los dictiosomas se encuentran activos durante el engrosamiento de la pared. Se degeneran junto con el núcleo, igual que los ribosomas y el citoesqueleto. Los únicos orgánulos celulares que se conservan son las mitocondrias y los plástidos.

PLASTIDOS. Hay dos tipos de plástidos en los elementos cribosos: P y S (Behnke, 1981).

Los **plástidos P** son los que tienen depósitos de proteína acompañados o no de almidón.

Los **plástidos S** son los que presentan almidón exclusivamente, de forma, tamaño y estructura variable.

En los elementos adultos los plástidos pueden carecer de proteína o almidón, pero durante la ontogenia se observan en los mismos acumulaciones de uno u otro compuesto.

Las Gimnospermas presentan plástidos S, excepto las Pinaceae con plástidos P. En las Angiospermas el tipo principal es P, con inclusiones cristaloides o filiformes. Todas las Monocotiledóneas presentan un subtipo característico ultraestructuralmente distinto de plástido P. Las Eudicotiledóneas presentan ambos tipos; hay ciertos grupos, como las Centrospermales y las Leguminosas que también poseen subtipos característicos de plástidos P. En cambio, determinados grupos de eudicotiledóneas que en otros aspectos se consideran avanzadas, como las Asteridae, Dilleniidae y la mayoría de las Rosidae, presentan plástidos de tipo S (Behnke, 1981)

Plástidos en los elementos cribosos
Placa cribosa madura en floema de *Nicotiana tabacum*

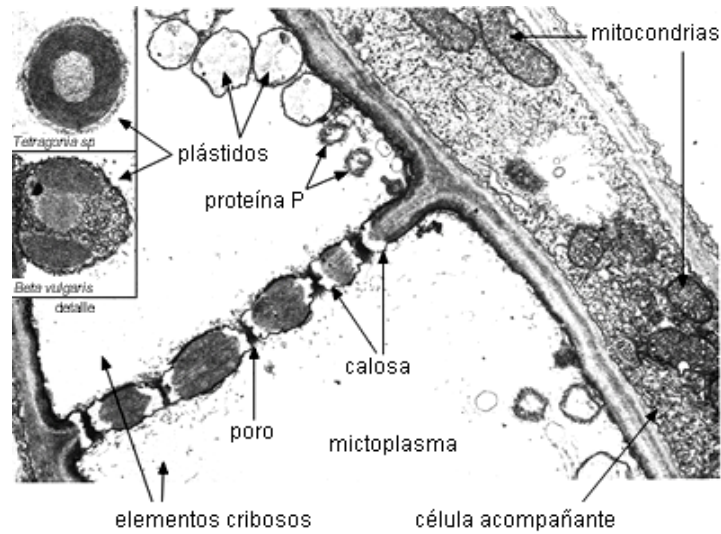


Imagen de Esau 1977

Corte longitudinal de elementos cribosos maduros en *Zea mays*, sin proteína P

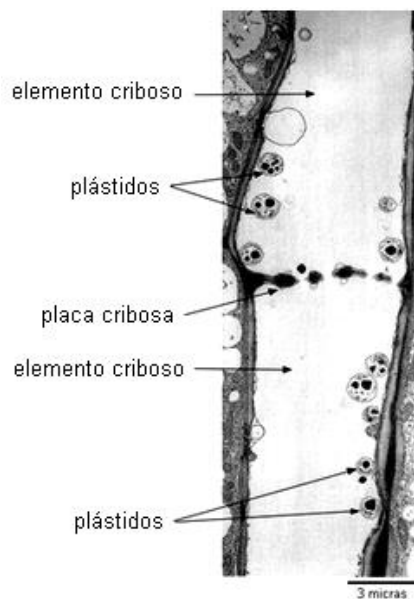


Imagen de Raven 2003

Plástidos de tubos cribosos de Angiospermas

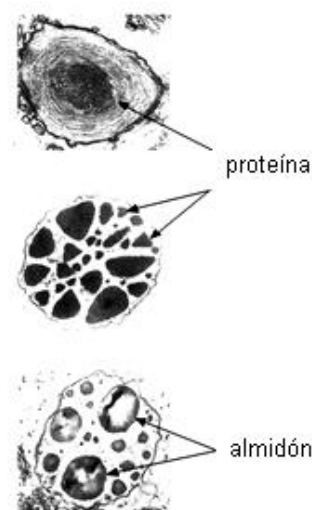
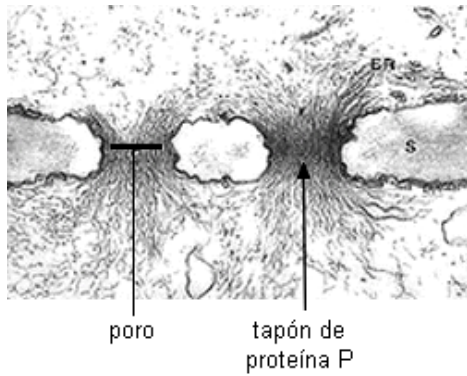


Imagen de Strasburger 2004

PROTEINA P. Es una de las características más importantes de los tubos cribosos de Eudicotiledóneas, es raro en tubos cribosos de Monocotiledóneas y está ausente en las células cribosas de Gimnospermas (Fahn, 1990).

Se sintetiza en los tubos cribosos jóvenes nucleados, y se acumula en los **cuerpos de proteína P** o cuerpos mucilaginosos, de tamaño variable, compuestos de túbulos o filamentos de proteína apretadamente dispuestos. En los tubos maduros, enucleados, la proteína P se distribuye en todo el lumen en la mayoría de los casos. Cuando adopta forma fibrilar, los filamentos están constituidos por dos subunidades dispuestas helicoidalmente en posición parietal y en los poros de la placa cribosa. Si la célula es injuriada, se encuentra en todo el lumen celular, y obstruyendo los poros de las áreas cribosas, produciendo la formación de un tapón mucilaginoso que detiene la exudación de savia en los primeros momentos.

Proteína P en los poros de una placa cribosa en *Aristolochia brasiliensis*



ER: retículo endoplasmático S: pared celular

Fotomicrografía electrónica de Behnke en Bergfeld et al.

Proteína P en corte longitudinal de floema en *Cucumis*

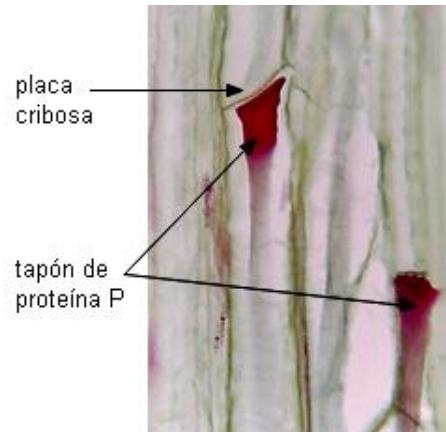


Imagen de Mauseth

En muchas familias de eudicotiledóneas leñosas se forman cuerpos de estructura cristalina que no se dispersan, y persisten en los tubos enucleados (antiguamente algunos fueron descritos como "núcleos extruidos"); según su forma se clasifican en cuatro grupos: compuestos esféricos, globulares, fusiformes, estrellados; cada célula contiene un solo cuerpo, de tamaño variable. Las monocotiledóneas no presentan cuerpos cristalinos, y también están ausentes en muchas familias herbáceas de eudicotiledóneas.

Transcorte de floema de *Eucalyptus sp.*

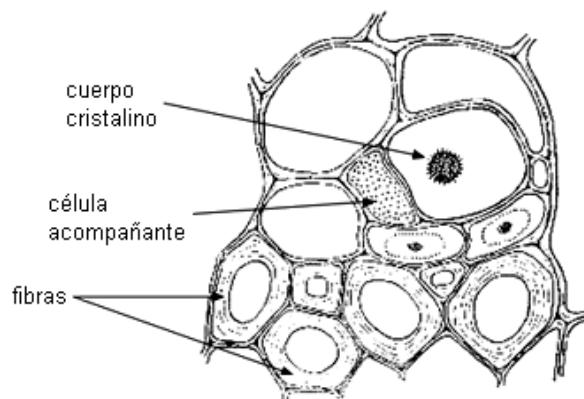


Imagen de Esau 1972

16.5. Células y Tubos cribosos

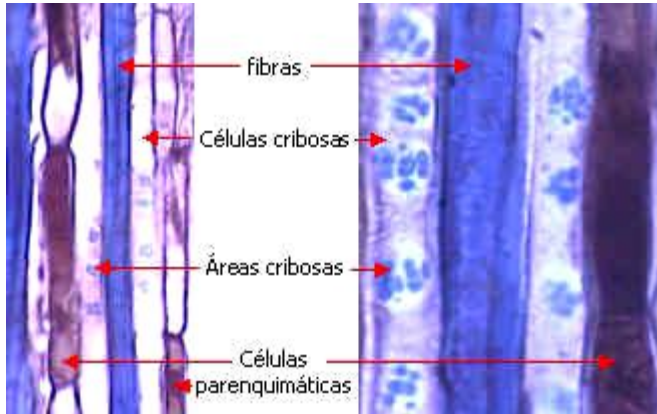
CELULAS CRIBOSAS

Se encuentran en Pteridofitas y Gimnospermas. Se comunican entre sí por áreas cribosas, que están dispersas en toda la superficie de la célula.

En las Pteridofitas las células cribosas son largas, aguzadas y enucleadas, con áreas cribosas pobremente diferenciadas. Usualmente tienen esférulas, cuerpos proteicos limitados por una membrana.

Las células cribosas de las Gimnospermas son elementos largos y delgados, con extremos afilados, que se superponen. En *Sequoia* las áreas cribosas se encuentran sobre las paredes radiales.

Sequoia: células cribosas en corte longitudinal radial



Pinus sp

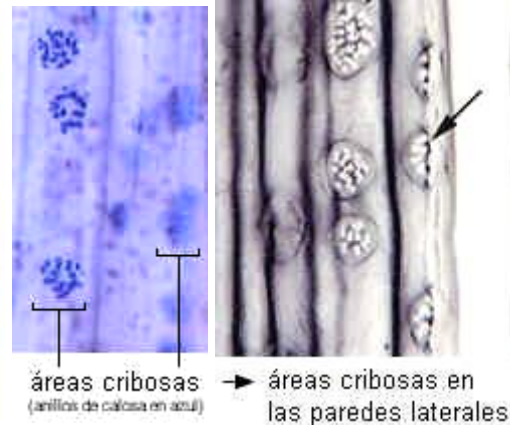


Imagen de Mauseth

MIEMBROS o ELEMENTOS DE LOS TUBOS CRIBOSOS

Se encuentran en Angiospermas. Son series longitudinales de células llamadas “miembros de tubos cribosos” conectadas entre sí por medio de placas cribosas simples o compuestas. En las paredes laterales tienen áreas cribosas más o menos especializadas, generalmente difíciles de ver.

Cyathea gigantea y varias especies de *Equisetum* constituyen una excepción entre las Pteridofitas, ya que poseen tubos cribosos con placas cribosas.

Tipos de elementos cribosos en plantas con semilla

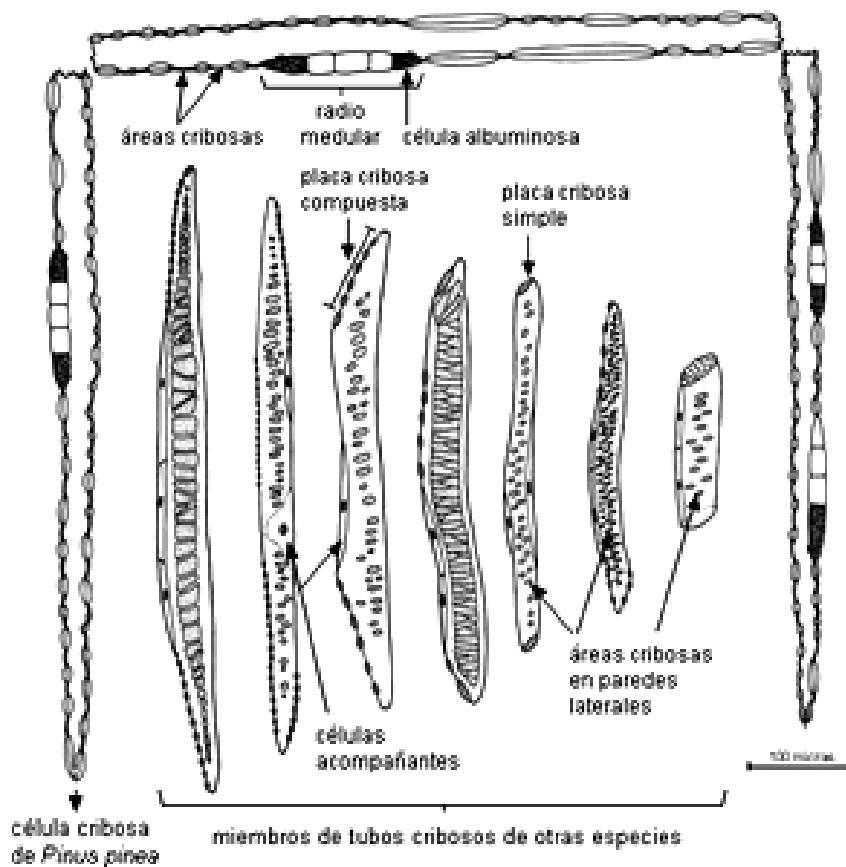


Imagen de Esau 1977

Diferencias entre células cribosas y miembros de tubos cribosos

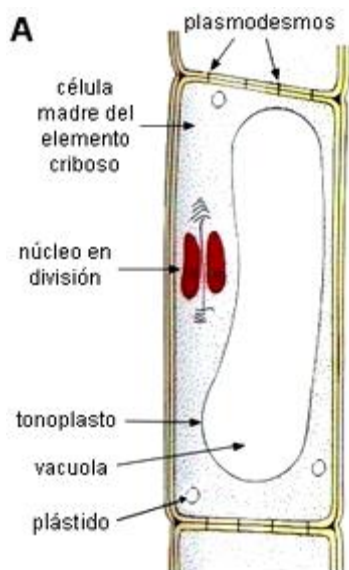
Célula cribosa	Miembro de tubo criboso
Célula larga y delgada con paredes terminales aguzadas	Célula más corta y ancha con paredes terminales inclinadas u horizontales
Áreas cribosas poco especializadas en paredes laterales y terminales	Placas cribosas en paredes terminales
Sin proteína P	Con o sin proteína P
Asociada con células albuminosas morfológica y fisiológicamente	Asociado con células acompañantes ontogénica, morfológica y fisiológicamente
Pteridofitas - Gimnospermas	Angiospermas excepto <i>Austrobaileya scandens</i> y <i>Sorbus aucuparia</i> . Pteridofitas: <i>Equisetum</i> , <i>Cyathea gigantea</i>

ONTOGENIA DE UN ELEMENTO CRIBOSO

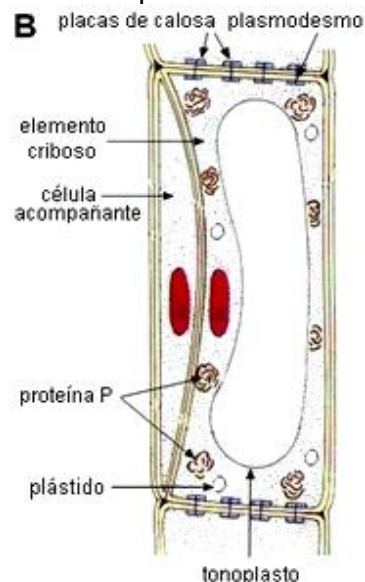
En las cuatro figuras siguientes se esquematizan los diferentes estadios de la ontogenia:

Secuencia de formación de un elemento criboso

A. Célula precursora de un elemento criboso, con leucoplastos y núcleo en división.

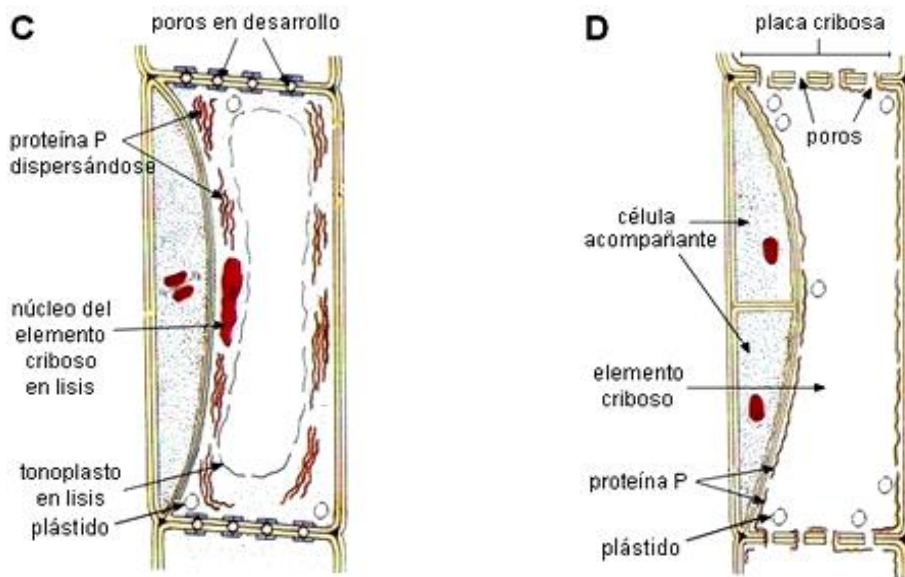


B. Como resultado de la división se forman dos células: un elemento criboso con paredes gruesas en desarrollo, núcleo conspicuo, grande, vacuola, cuerpos de proteína P, plástidos, y plasmodesmos en las paredes terminales. La segunda célula, es la célula acompañante.



C. El elemento criboso muestra el núcleo degenerado, el tonoplasto parcialmente destruido, la proteína P dispersa, los plástidos ubicados en el citoplasma periférico; en los futuros poros de la placa cribosa se observan plaquetas de calosa depositadas. En muchas especies la célula acompañante se divide en dos o más células.

D. El elemento criboso maduro muestra los poros abiertos en la placa cribosa, bordeados de calosa, y la proteína P dispersa en el citoplasma periférico con RE y plástidos, y una parte central que es una mezcla de jugo celular y material citoplasmático desorganizado: el **mictoplasma**.



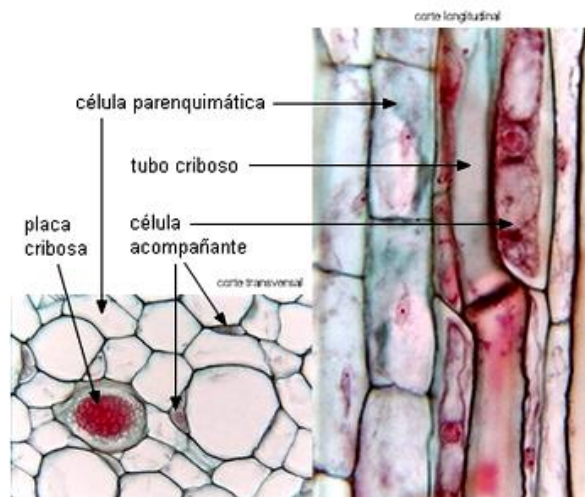
Imágenes modificadas de Raven 2003

16.6. Parénquima asociado al floema

CÉLULAS ACOMPAÑANTES

Son células parenquimáticas muy especializadas, asociadas ontogenéticamente con los miembros de los tubos cribosos en el metafloema y floema secundario de Angiospermas. Algunas están diferenciadas como células de transferencia.

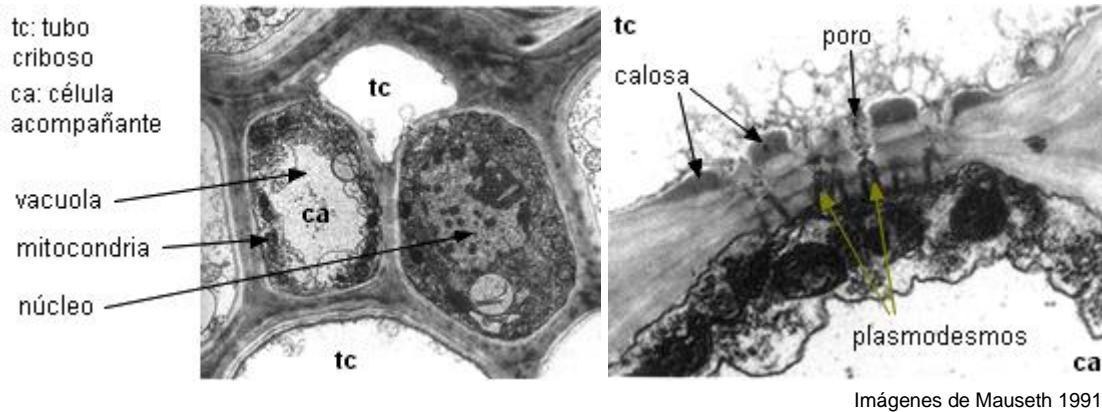
Células acompañantes de tubos cribosos de Angiospermas
 Transcorte de *Cucumis sp.* Corte longitudinal de *Asclepias*



Imágenes de Mauseth

Tienen **pared primaria** con campos primarios de puntuaciones con plasmodesmos ramificados, enfrentados a los poros de las áreas cribosas de los elementos cribosos. Durante la ontogenia, se deposita calosa del lado del elemento criboso, pero no del lado de la célula acompañante, donde permanecen los campos primarios de puntuaciones (Esau & Thorsch, 1985).

Detalle de la comunicación intercelular mixta
entre una célula acompañante y un miembro de tubo criboso

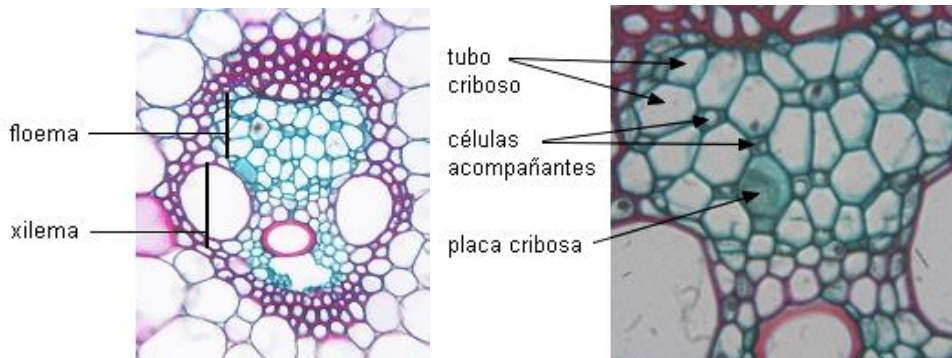


Su protoplasto es el característico de las células metabólicamente activas: con núcleo grande frecuentemente poliploide, nucléolos grandes, vacuolas pequeñas, RE bien desarrollado, grandes mitocondrias, dictiosomas, abundantes ribosomas. Pueden tener cloroplastos y leucoplastos, pero no forman almidón. Asumen las funciones nucleares de los elementos cribosos, mueren cuando éstos dejan de ser funcionales. Cumplen la función de carga y descarga de los elementos cribosos, trasportando lateralmente los fotosintatos (Fahn, 1990).

Localización

Puede no haber células acompañantes en el protofloema de Angiospermas (Esau, 1977). En las Gramineae se halla una disposición muy regular de tubos cribosos y células acompañantes. Se ha comprobado que esta disposición está correlacionada con tipos de haces vasculares avanzados, mientras que la disposición irregular ocurre en tipos más primitivos de haces.

Floema primario en transcorte de haz vascular de *Zea mays*

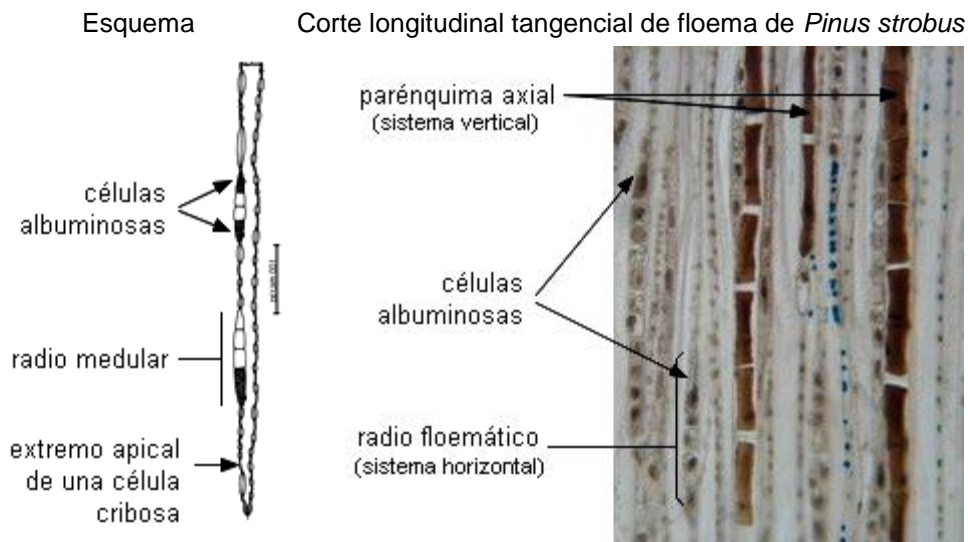


Ontogenia

Se forman a partir de la misma célula meristemática que los miembros de los tubos cribosos. Esta se divide longitudinalmente una o más veces, dando células de diferente tamaño. La célula mayor se diferenciará en miembro del tubo criboso, y la célula restante formará las células acompañantes previa división transversal que puede no ocurrir. En resumen, un miembro de tubo criboso puede tener asociado un número variable de células acompañantes, dispuestas en series longitudinales.

CELULAS ALBUMINOSAS o de Strasburger

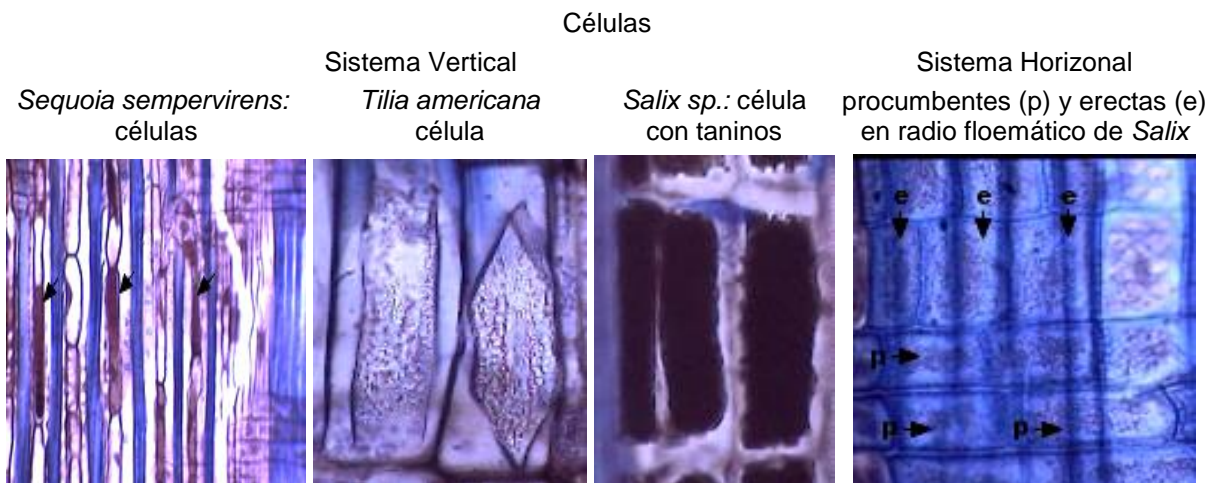
Son células del parénquima radial o vertical del floema secundario de gimnospermas. Se tiñen intensamente con colorantes para sustancias proteicas. Tienen comunicaciones intercelulares con las células cribosas y nunca contienen almidón. Presentan alta actividad enzimática y respiratoria asociada con la actividad de carga y descarga de las células cribosas (Fahn, 1990). Cumplen igual función que las células acompañantes, pero tienen un origen ontogenético diferente: no se forman a partir de la misma célula meristemática (excepto en *Ephedra* - Fahn, 1990). La asociación es morfológica y funcional, semejante a la antes descrita. Nunca han sido descritas paredes laberínticas en estas células.



CELULAS PARENQUIMATICAS

Existen en cantidad variable, y son menos especializadas que las células acompañantes o las células albuminosas. En el floema primario son alargadas paralelamente a los tubos; en el floema secundario se presentan en el sistema vertical y en el horizontal. En el vertical están en dos formas básicas: células fusiformes e hileras de células. En el horizontal constituyen los radios del floema, integrados por dos tipos de células: **procumbentes**, alargadas en dirección radial y **erectas**, generalmente marginales, alargadas en sentido vertical.

Pueden estar diferenciadas en células de transferencia, con paredes laberínticas.



Funciones

Participan en la carga y descarga de los elementos cribosos transportando azúcares a las células acompañantes. Almacenan almidón, grasas, taninos y cristales.

CÉLULAS INTERMEDIARIAS

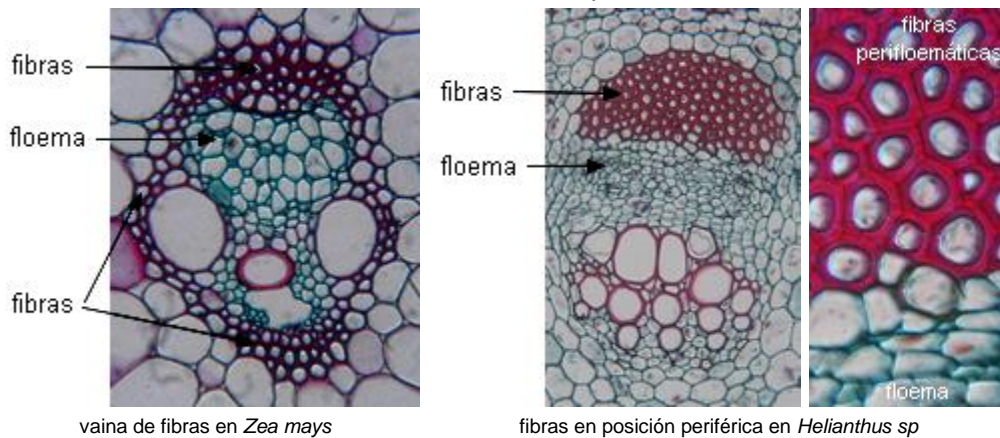
Son células parenquimáticas y células acompañantes, en el floema de las venas menores de las hojas, que sirven como conexión entre el tejido fotosintético y el sistema de elementos cribosos. Frecuentemente están diferenciadas en células de transferencia en las Angiospermas. En las gimnospermas hasta ahora no han sido encontradas paredes laberínticas, pero como en muchas angiospermas las células intermediarias pueden tener paredes lisas, se piensa que las células albuminosas son también células intermediarias (Mauseth, 1989).

16.7. Elementos esclerenquimáticos del Floema

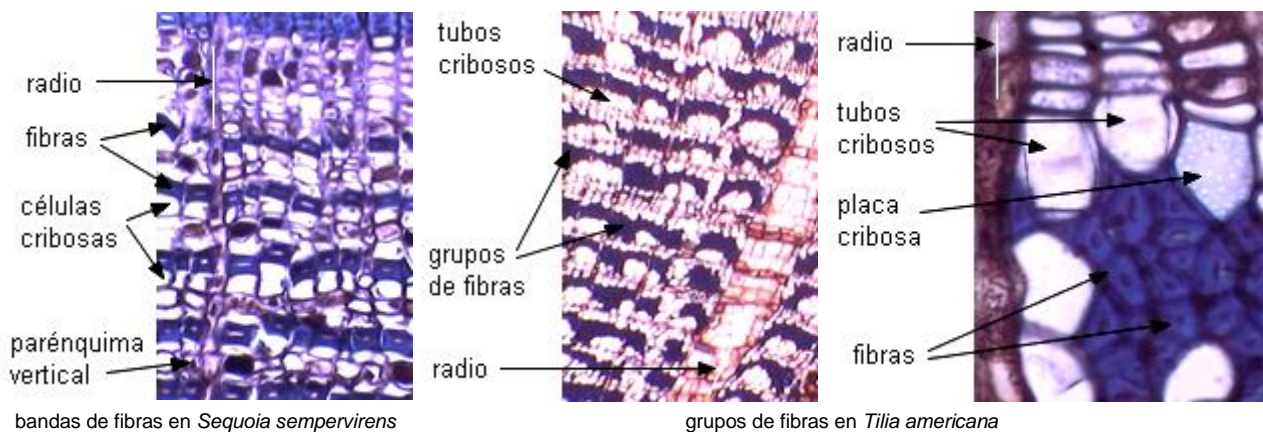
Fibras

En el floema primario pueden ser muy largas, se disponen externamente. En el floema secundario tienen distribución variable, en bandas o dispersas, y son más cortas. Depositán paredes secundarias, y especialmente las del floema secundario, se lignifican. También hay fibras septadas

Corte transversal de estructura primaria de tallo

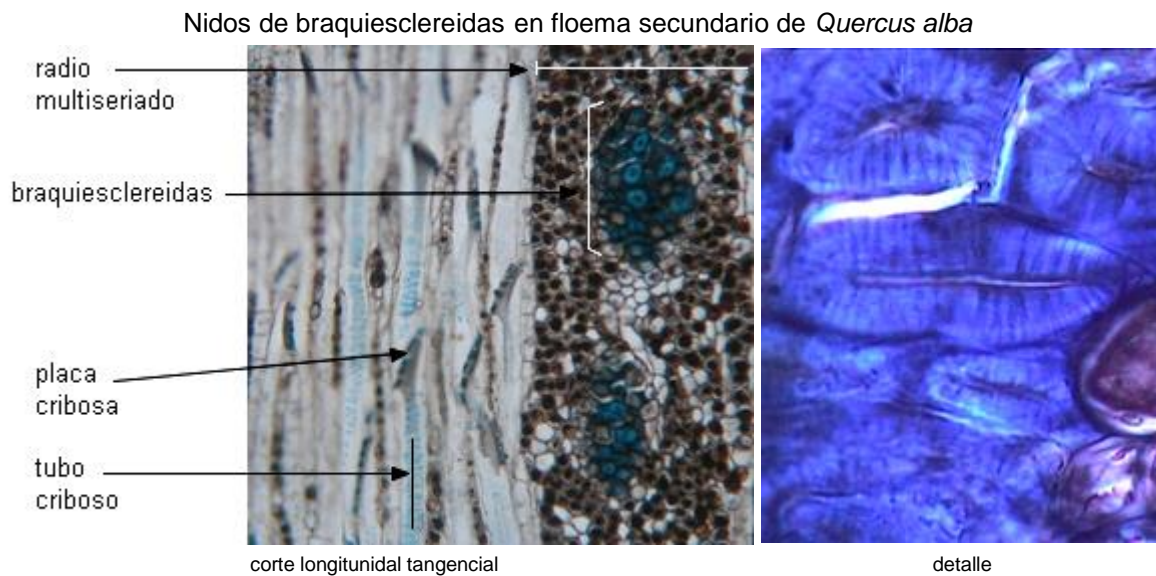


Floema en transcorte de tallo secundario



■ Esclereidas

Las esclereidas del floema secundario aparecen generalmente por esclerificación de células parenquimáticas. Pueden presentarse solas o estar combinadas con fibras.



ESPECIALIZACION FILOGENETICA DEL FLOEMA

No hay datos suficientes sobre la especialización filogenética del floema porque el tejido generalmente no se conserva en los fósiles, y aún en plantas vivientes requiere técnicas especiales de investigación. Su estructura varía con el manipuleo por su sensibilidad y capacidad de reacción ante las lesiones.

Tendencias evolutivas observadas en miembros de tubos cribosos

1. Desarrollo de placas cribosas en paredes terminales.
2. Cambio de orientación de pared terminal, de oblicua a transversal.
3. Cambio de placas cribosas compuestas a placas simples, y disminución del número de áreas en las paredes laterales.

Comparación con los elementos traqueales del xilema

Xilema	Floema
Traqueida (extremos superpuestos con puntuaciones)	Célula cribosa (extremos superpuestos con áreas cribosas)
Miembro de vaso (placa de perforación)	Miembro de tubo criboso (placa cribosa)
Perforación: desaparición de la pared primaria	Poros: más amplios en la placa cribosa
Placa de perforación: de escalariforme o foraminada a simple	Placa cribosa: de compuesta a simple
Orientación pared terminal : oblicua a transversal	Orientación pared terminal : oblicua a transversal

Glosario

Célula de transferencia: situadas frente a los haces conductores, con las membranas sin engrosar ni suberificar; por consiguiente, permiten el paso de líquidos a su través.

Floema: en los haces conductores, conjunto constituido por los tubos cribosos, las células anexas y las parenquimáticas.

Injuria: daño o incomodidad que causa una cosa.

Nacarado: de color y brillo del nácar.

Radio medular: cada una de las bandas radiales de tejido parenquimático medular que en la sección transversal del tallo o de la raíz aparecen situados entre los haces conductores.

Bibliografía

Behnke H.D. 1981. Sieve elements characters. Nord.J.Bot. 1: 381-400.

Bergfeld A., Bergmann R. & Sengbusch P.v. Botany on Line - The Internet Hypertext book.
<http://www.biologie.uni-hamburg.de/b-online/>

Esau K., Cheadle V.I. & Gifford E.M. 1953. Comparative structure and possible trends of specialization of the phloem. Amer.J.Bot. 40: 9-19.

Esau K. 1972. Anatomía vegetal. Ed.Omega, S.A. Barcelona.

Esau K. & Thorsch J. 1985. Sieve plate pores and plasmodesmata, the communication channels of the symplast: ultrastructural aspects and developmental relations. Amer.J.Bot. 72: 1641-1653.

Esau K. 1977. Anatomy of seed plants. 2nd ed. John Wiley & sons, New York.

Evert R.F. 1976. Some aspects of sieve-element structure and development in *Botrychium virginianum*. Israel J.Bot. 25: 101-126.

Fahn A. 1990. Plant Anatomy 4th ed. Pergamon Press.

Mauseth J.D. Plant Anatomy Laboratory. Micrographs of plant cells and tissues, with explanatory text. <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/>

Mauseth, J.D. 1991. Botany. An Introduction to Plant Biology. Saunders College Publishing. Philadelphia.

Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E. 2003. Biology of Plants. Sixth Ed. Freeman and Co. Worth Pub. New York.

Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E., Stocking C.R. 1979. Botany. A Brief Introduction To Plant Biology. John Wiley & Sons. New York.

Strasburger. 2004. Tratado de Botánica. 35a. ed. Omega. Barcelona.

Walsh M.A. & Melaragno J.E. 1976. Ultrastructural features of developing sieve elements in *Lemna minor* L. Sieve plate and lateral sieve areas. Amer.J.Bot. 63: 1174-1183.