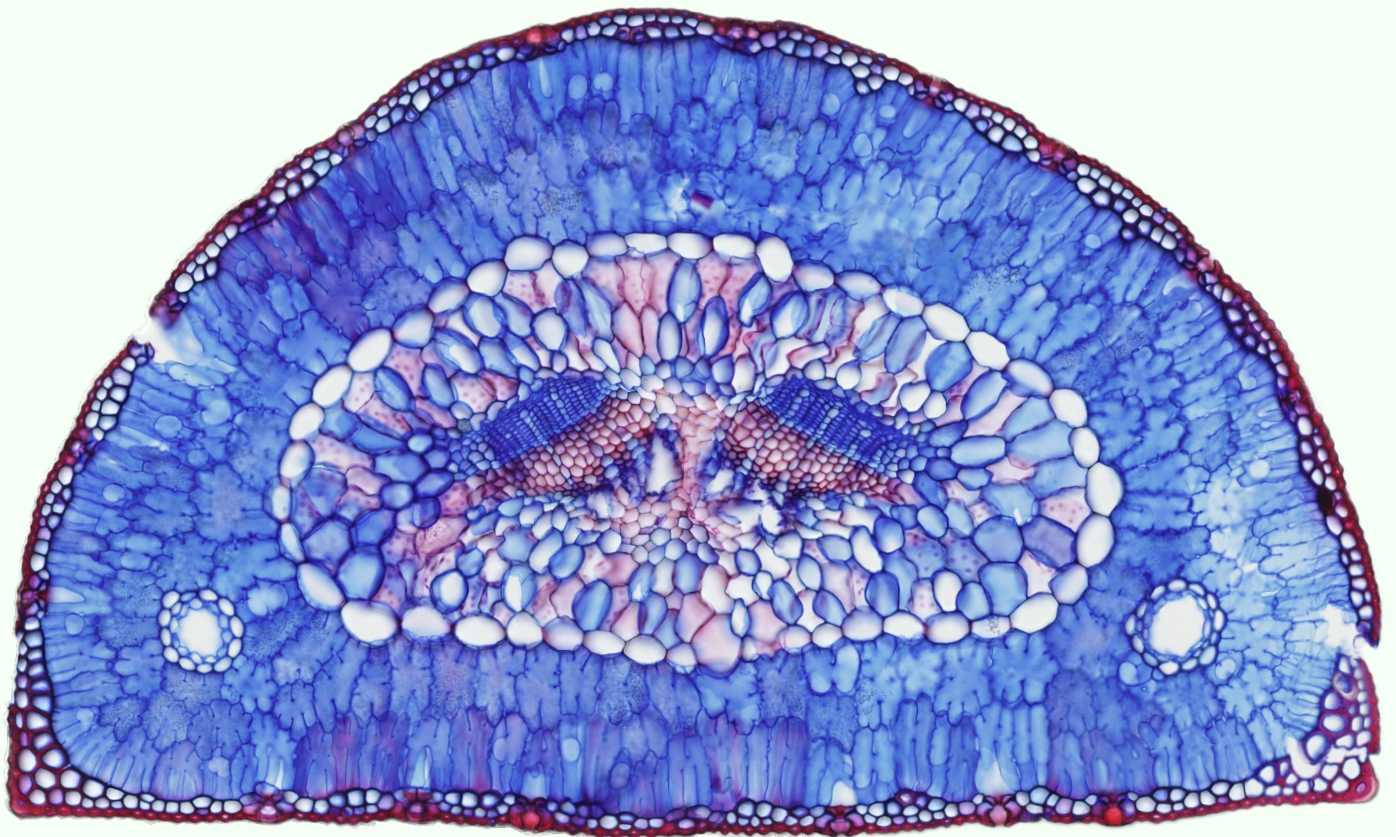


Atlas de Histología Animal y Vegetal

TEJIDOS VEGETALES

CONDUCCIÓN



Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA FUNCIONAL Y CIENCIAS DE LA SALUD.
FACULTAD DE BIOLOGÍA. UNIVERSIDAD DE VIGO.
(VERSIÓN: ABRIL 2017)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://webs.uvigo.es/mmegias/inicio.html>

y

ha sido creado con el programa Scribus

(<http://www.scribus.net/>)

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA (Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar sin restricción siempre que no se use para fines comerciales, que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre a los autores).

TEJIDOS VEGETALES

CONDUCCIÓN

ÍNDICE

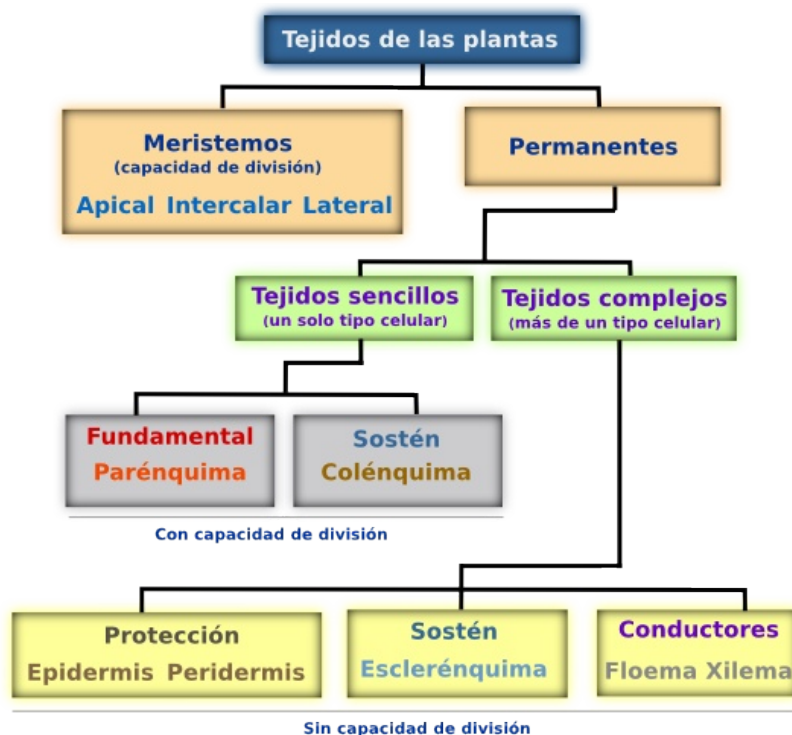
Tejidos vegetales	4
Conductores	6
Metaxilema, metafloema	11
Xilema y floema secundarios	13
Colénquima anular	11
Fibras de esclerénquima	12
Esclereidas	13
Bibliografía	14

HISTOLOGÍA

Cuando hablamos de las características de los tejidos de las plantas tenemos que tener en mente la historia ocurrida hace unos 450 a 500 millones de años, en el paleozoico medio, cuando las plantas conquistaron la tierra. El medio terrestre ofrece ventajas respecto al medio acuático: más horas y más intensidad de luz, y mayor circulación libre de CO₂. Pero a cambio las plantas tienen que solventar nuevas dificultades, casi todas relacionadas con la obtención y retención de agua, con el mantenimiento de un porte erguido en el aire y también con la dispersión de las semillas en medios aéreos. Para ello las plantas se hacen más complejas: agrupan sus células y las especializan para formar tejidos con funciones especializadas que son capaces de hacer frente a estas nuevas dificultades. Atendiendo a razones topográficas, los tejidos se agrupan en sistemas de tejidos (Sachs, 1875), que se usan para resaltar la organización de los tejidos en entidades más amplias. Los sistemas de tejidos se agrupan para formar los órganos.

Tradicionalmente los tejidos de las plantas se agrupan en tres sistemas de tejidos: sistema de protección (epidermis y peridermis), fundamental

(parénquima, colénquima y esclerénquima) y vascular (xilema y floema). El sistema de protección permite superar un medio ambiente variable y seco, aparece un sistema protector formado por dos tejidos: la epidermis y la peridermis. Las células de estos tejidos se revisten de cutina y suberina para disminuir la pérdida de agua, y aparecen los estomas en la epidermis para controlar la transpiración y regular el intercambio gaseoso. El sistema fundamental lleva a cabo funciones metabólicas y de sostén. Una gran cantidad del tejido de las plantas es el parénquima, el cual realizará diversas funciones, desde la fotosíntesis hasta el almacén de sustancias. Para mantenerse erguidas sobre la tierra y mantener la forma y estructura de muchos órganos las plantas tienen un sistema de sostén representado por dos tejidos: colénquima y otro más especializado denominado esclerénquima. La función de mantener el cuerpo de la planta erecto pasará a los sistemas vasculares en plantas de mayor porte. Sin embargo, uno de los hechos más relevantes en la evolución de las plantas terrestres es la aparición de un sistema vascular capaz de comunicar todos los órganos del cuerpo de la planta, formado por dos tejidos:



Clasificación de los tejidos de las plantas según su permanencia, capacidad de división y tipos celulares que los componen.

xilema, que conduce mayormente agua, y floema, que conduce principalmente sustancias orgánicas en solución. Sólo hablamos de verdaderos tejidos conductores en las plantas vasculares.

Los tejidos también se pueden agrupar de otras formas. Por ejemplo, por la diversidad celular que los componen. Así, hay tejidos simples o sencillos que sólo contienen un tipo celular, como los parénquimas, mientras que otros son complejos como los de protección o conductores.

Finalmente, las plantas vasculares producen semillas, dentro de las cuales se forma el embrión, que se desarrolla y crece gracias a la actividad de los tejidos embrionarios o meristemáticos. Los meristemas, no sólo están presentes en el embrión sino que están activos a lo largo de toda la vida de la planta, permitiendo su crecimiento.

Los tejidos y sistemas de tejidos se agrupan para formar órganos que pueden ser vegetativos, como la raíz (órgano de captación de agua y sales), tallo (órgano para el transporte, sostén y a veces realiza la fotosíntesis) y hoja (órgano que capta la energía solar, realiza la fotosíntesis y es el principal responsable de la regulación hídrica de la planta), o bien reproductivos como la flor y sus derivados, la semilla y el fruto. Los sistemas de tejidos se distribuyen en modelos característicos dependiendo del órgano.

Antes de introducimos en el estudio de cada uno de los tejidos y órganos tenemos que entender dos estructuras característicos de las plantas:

1.- Las células de las plantas presentan una estructura denominada pared celular que recubre externamente a su membrana plasmática. Está sintetizada por la propia célula y es imprescindible para ella, puesto que aporta la rigidez necesaria en ausencia

de un citoesqueleto bien desarrollado, del cuál carecen las células de las plantas. La pared celular determina la forma y el tamaño de las células, la textura del tejido y la forma del órgano. Incluso los diferentes tipos celulares se identifican por la estructura de la pared. Se origina durante la división celular. En la citocinesis se depositan sustancias pécticas entre las dos células hijas formándose un tabique separador denominado lámina media. Las sustancias pécticas son moléculas adherentes que tienden a mantener juntas a las células. Luego, cada célula sintetizará la pared celular primaria, a ambos lados de la lámina media, formada principalmente por hemicelulosas y celulosas. La pared primaria se deposita mientras la célula está creciendo. Algunas células, además pueden sintetizar la pared celular secundaria que, además de celulosa, por lo general contiene lignina. La pared secundaria es característica de algunas células especializadas y es mayormente depositada cuando la pared primaria ha parado su crecimiento. Todas las células de las plantas diferenciadas contienen lamina media y pared celular primaria más o menos gruesa pero sólo unos pocos tipos celulares tienen además pared celular secundaria.

2.- A partir del estado embrionario las plantas se desarrollan y crecen gracias a la actividad de los meristemas. El primer crecimiento de todas las plantas, y único en algunos grupos, es el crecimiento en longitud. Éste se denomina crecimiento primario, y corre a cargo de la actividad de un grupo de células meristemáticas que se sitúan en los ápices de los tallos y raíces, así como en la base de los entrenudos. Estos grupos de células son los meristemas primarios. Además, algunos grupos de plantas también pueden crecer en grosor, un tipo de crecimiento denominado crecimiento secundario, y lo hacen gracias a la actividad otro tipo de meristemas denominados meristemas secundarios.

CONDUCTORES

La característica más llamativa que distingue a las plantas vasculares de las no vasculares es la presencia de tejidos especializados en la conducción de agua, sustancias inorgánicas y orgánicas. Estos tejidos son el xilema y el floema, los cuales aparecieron hace unos 450 millones de años, cuando las plantas colonizaron la tierra. El xilema conduce grandes cantidades de agua y algunos compuestos inorgánicos y orgánicos desde la raíz a las hojas, mientras que el floema conduce sustancias orgánicas producidas en los lugares de síntesis, fundamentalmente en las hojas y en los de almacenamiento, al resto de la planta.

Desde el punto de vista fisiológico las plantas necesitan a los tejidos conductores para su crecimiento porque distribuyen agua y sustancias orgánicas, pero también son tejidos que hacen de soporte a modo de esqueleto y sostén de la parte aérea de la planta y dan consistencia a la subterránea. Otra función de los tejidos conductores es permitir la comunicación entre diferentes partes de la planta gracias a que son vías por las que se distribuyen las señales tales como hormonas.

Los tejidos vasculares se originan en diferentes partes de la planta y durante diferentes etapas del desarrollo. Durante el crecimiento primario de la planta se originan el xilema y el floema primarios. En el transcurso de este proceso se dan varios pasos. El protoxilema y el profloema se forman primero a partir del procámbium, tanto en el estadio embrionario como en las proximidades de los meristemas apicales de las plantas adultas. Posteriormente aparecen el metaxilema y el metafloema, formados a partir del cámbium fascicular, que sustituyen paulatinamente al protoxilema y al profloema. Si la planta tiene crecimiento secundario se forman el xilema y floema secundarios a partir del cámbium vascular, a la vez que el metaxilema y metafloema dejan de ser funcionales.

La organización de los tejidos vasculares en las plantas es diversa. Por ejemplo, la organización en el tallo y la raíz es diferente, pero también en el mismo órgano de especies diferentes. Varía con el tipo de órgano, la edad y la especie que estemos considerando. Los tejidos conductores son complejos y están formados por distintos tipos celulares, algunos de los cuales se han usado filogenéticamente como caracteres

para los estudios evolutivos. La mayor parte de los tipos celulares de los tejidos conductores se originan a partir de las mismas células meristemáticas. Por ello el xilema y el floema se encuentran físicamente próximos en toda la planta.

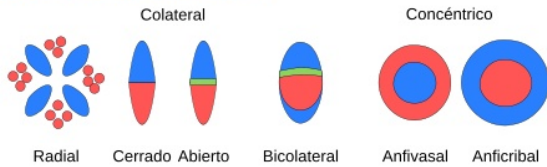
A la organización de los haces vasculares en el tallo y en la raíz se le denomina estela, que en función de la organización reciben diferentes nombres: protoestela cuando los haces vasculares forman un cilindro sólido y sifonostela cuando los haces vasculares se disponen formando un tubo en cuyo interior hay parénquima medular. Una variante de la sifonostela son las eustelas en las que la pared del tubo es discontinua y está formada por haces vasculares (ver figura).

El XILEMA, también llamado leño, se encarga del transporte y reparto de agua y sales minerales provenientes fundamentalmente de la raíz al resto de la planta, aunque también transporta otros nutrientes y moléculas señalizadoras. Es también el principal elemento de soporte mecánico de las plantas, sobre todo en aquellas con crecimiento secundario. La madera es básicamente xilema.

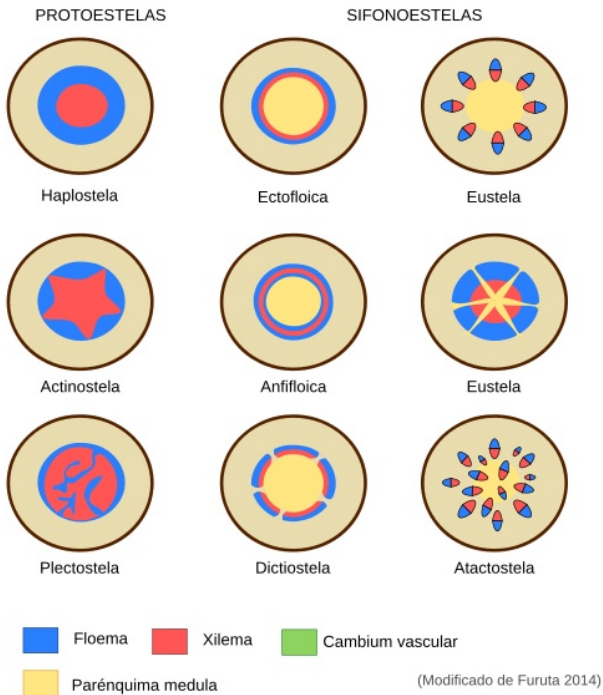
En el xilema nos encontramos cuatro tipos celulares principales: a) los elementos de los vasos o tráqueas y b) las traqueidas, ambas constituyen las células conductoras o traqueales, c) las células parenquimáticas, que funcionan como células de almacenamiento o comunicación, y d) las células de sostén que son las fibras de esclerénquima y esclereidas.

Los elementos conductores o traqueales (tipos a y b) son células con una pared celular secundaria gruesa, dura y lignificada, en las cuales el contenido citoplasmático se elimina tras su diferenciación. Estos engrosamientos de la pared celular no son homogéneos y forman estructuras que distinguen unos tipos celulares de otros. Los elementos de los vasos y las traqueidas se distinguen a microscopía óptica por estos engrosamientos que pueden ser anulares, helicoidales, reticulados y punteados. El nombre de tráquea, dado por M. Malpighi, a los elementos conductores proviene de la semejanza de estos engrosamientos con los que aparecen en las tráqueas de los insectos.

Disposición de los haces vasculares



Patrón de los haces vasculares



Algunos de los tipos más comunes de organización de los haces vasculares, considerando la disposición del xilema y del floema. (Modificado de Furuta et al., 2014).

Los elementos de los vasos son células de mayor diámetro y más achatadas que las traqueidas. Se unen longitudinalmente unas a otras para formar tubos llamados vasos. En ellas el agua circula vía simplasto (por el interior de las células), pero en este caso, además de atravesar las punteaduras areoladas de sus paredes laterales, lo hace mayormente por las perforaciones que se encuentran en sus paredes transversales (situadas en ambos extremos de la célula), denominadas placas perforadas. Es el principal tipo celular conductor del xilema en las angiospermas.

Las traqueidas (b) son el segundo elemento conductor que aparece en las plantas vasculares. Las pteridofitas y gimnospermas sólo poseen este tipo traqueal como célula conductora. Las angiospermas poseen tanto traqueidas como elementos de los vasos. Las traqueidas son células alargadas, estrechas y fusiformes. El agua circula por ellas y pasa de unas a

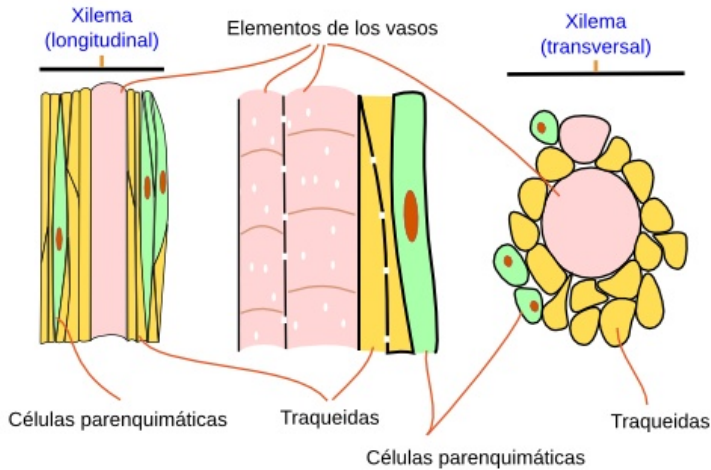
Elementos de los vasos	Traqueidas
Principal elemento conductor de las angiospermas	Principal elemento conductor de helechos y gimnospermas
Células cortas que forman filas que crean largos tubos	Son células alargadas con los extremos solapados
Diámetro interno grande y paredes más finas	Diámetro interno pequeño y paredes más gruesas
Poros pequeños y más numerosos	Poros grandes y menos numerosos
Tienen placas perforadas	No tienen placas perforadas
Mayor eficiencia en la conducción de agua	Menos eficiencia en la conducción de agua

Principales diferencias entre los elementos de los vasos y las traqueidas

otras vía simplasto atravesando las punteaduras areoladas, que se encuentran en sus paredes laterales y también en las paredes que se solapan en ambos extremos de célula. En general su capacidad para conducir agua es menor que la de los elementos de vasos, ya que no poseen placas perforadas. Además, tienen paredes celulares más gruesas y un menor volumen interno para la conducción que los elementos de los vasos. Las traqueidas de las coníferas poseen unas punteaduras o areolas muy grandes y circulares que se caracterizan por la presencia de una estructura interna denominada toro, el cual es un engrosamiento en forma ovalada de la pared celular. El toro puede regular el flujo de agua a través de la areola.

Se considera que las traqueidas derivaron durante la evolución de las fibras de esclerenquima y son filogenéticamente más primitivas que los elementos de los vasos. En algunas coníferas aparecen traqueidas como células de reserva.

Las células parenquimáticas (c) se organizan en los tejidos conductores de dos maneras: radialmente o axialmente. Las radiales forman filas o radios perpendiculares a la superficie del órgano, mientras que las axiales se distribuyen en grupos o tiras longitudinales entre el xilema, sobre todo en el secundario (ver más adelante). Las radiales son células elongadas en la dirección del radio y conectadas por una gran cantidad de plasmodesmos que permiten su comunicación con otras células vecinas. En coníferas los radios son normalmente uniseriados o biseriados, es decir, formados por una o dos filas de células, mientras



Esquema donde se representan los principales tipos celulares del xilema primario de una angiosperma.

que en la angiospermas son típicamente multiseriados, con muchas filas y, a veces, con distintos tipos de células. En general, en el xilema de las coníferas hay menor proporción de células parenquimáticas que en las angiospermas. Los radios en el xilema se continúan con otros radios en el floema, de manera que una sola célula del cámbium vascular se puede diferenciar tanto en las radiales del xilema como en las radiales del floema. Las células radiales del floema suelen ser menos patentes que en el xilema. Las células parenquimáticas axiales suelen ser las que están en contacto con las células conductoras, con unos patrones de distribución que dependen de la especie de planta considerada. Las células parenquimáticas axiales son más abundantes en el floema que en el xilema.

Las células parenquimáticas tienen múltiples funciones entre las que se encuentran servir de almacén de carbohidratos como el almidón, de reserva de agua, almacén de nitrógeno, hacer de comunicación entre xilema y floema, etcétera.

Las fibras de esclerénquima y esclereidas (d) tienen como función la protección y soporte.

El xilema primario es el primer tipo de xilema que se forma durante el desarrollo de un órgano de la planta, y está formado por el protoxilema y el metaxilema. En primer lugar se forma el protoxilema a partir del meristemo procámbium. Completa su desarrollo durante la elongación del órgano y luego desaparece por fuerzas mecánicas producidas durante el crecimiento. La pared secundaria de los elementos conductores del protoxilema, traqueidas y elementos de los vasos, tienen normalmente engrosamientos anulares

inicialmente, para luego ser helicoidales. Como se forma próximo a los meristemos apicales el protoxilema es el principal conductor de agua a dichos meristemos. El metaxilema aparece tras el protoxilema, cuando el órgano se está alargando, y madura después que se detiene la elongación. Se origina a partir del cámbium fascicular. Sus células son de mayor diámetro que las del protoxilema y las paredes celulares de los elementos conductores tienen engrosamientos en forma reticulada y posteriormente son perforadas. Es el xilema maduro en los órganos que no tienen crecimiento secundario.

El xilema secundario se produce en aquellos órganos con crecimiento secundario a partir del cámbium vascular. Es el tejido de conducción maduro en plantas con crecimiento secundario, junto con el floema secundario.

El FLOEMA, llamado líber o tejido criboso, es un tejido de conducción formado por células vivas. Su principal misión es transportar y repartir por todo el cuerpo de la planta las sustancias carbonadas producidas durante la fotosíntesis, o aquellas movilizadas desde los lugares de almacenamiento, y otras moléculas como hormonas.

El floema está formado por más tipos celulares que el xilema. Se compone de dos tipos de células: los elementos conductores y los no conductores. Los elementos conductores son los tubos o elementos cribosos y las células cribosas. Ambos tipos celulares son células vivas, aunque sin núcleo, y tienen la pared primaria engrosada con depósitos de calosa. Dentro de los elementos no conductores se encuentran las células parenquimáticas, siendo las más abundantes las denominadas células acompañantes. También se pueden encontrar células de soporte asociadas al floema, entre las que se encuentran las fibras de esclerénquima y las esclereidas.

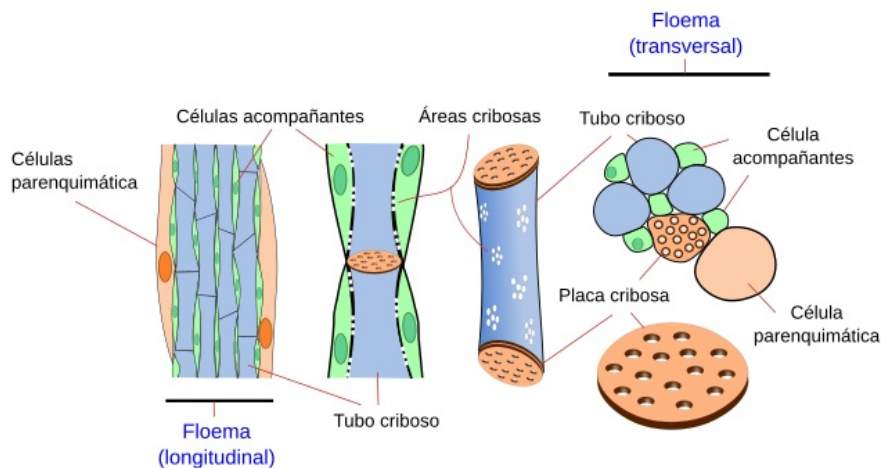
Los tubos cribosos son típicos de las angiospermas. Son células individuales achatadas que se disponen en filas longitudinales y que se comunican entre sí mediante placas cribosas, localizadas en sus paredes transversales o terminales. Las placas cribosas contienen poros de gran tamaño que comunican los citoplasmas de las células vecinas. Además, poseen áreas cribosas en las paredes laterales que son

depresiones en la pared primaria con poros que atraviesan la pared completamente. Éstas sirven para comunicarse con otros tubos cribosos contiguos y con las células parenquimáticas especializadas que los acompañan llamadas células acompañantes o anexas. Los tubos cribosos constituyen el elemento conductor mayoritario en angiospermas.

Las células cribosas son típicas de gimnospermas y pteridófitas. Son células largas y de extremos puntiagudos, comunicándose entre sí lateralmente mediante grupos de campos de poros primarios que forman las áreas cribosas. Sin embargo, no poseen placas cribosas. Se relacionan funcional y morfológicamente con una célula parenquimática especializada llamada célula albuminífera. Constituyen

Las células parenquimáticas son células también asociadas al floema. Funcionan como lugares de reserva de las sustancias transportadas por el propio floema. En algunas especies se encuentran en el floema otras células especializadas con función secretora. Su asociación con los tubos o células cribosas es fuerte, cuando mueren los tubos o células cribosas también lo hacen las células parenquimáticas. En el floema primario suelen ser alargadas y verticales, mientras que en el floema secundario tenemos un parénquima axial, con células fusiformes y alargadas, y en un parénquima radiomedular con células isodimétricas.

Las fibras de esclerénquima y las esclereidas se encuentran asociadas al floema con una función de protección y soporte.



Esquema donde se representan los principales tipos celulares del floema de una angiosperma.

el único elemento conductor del floema presente en gimnospermas y pteridófitas.

Las células acompañantes están estrechamente asociadas a los elementos conductores del floema puesto que mantienen metabólicamente a los tubos cribosos, ya que éstos carecen de núcleos y tienen un citoplasma reducido. Por el contrario, las células acompañantes tienen un núcleo grande y un citoplasma muy rico en orgánulos que indican una alta tasa metabólica, aunque carecen de almidón. Las células acompañantes se originan de las mismas células meristemáticas que las conductoras. Las células acompañantes sólo aparecen en angiospermas. En las gimnospermas las células asociadas a los elementos conductores se denominan células de Strasburger o albuminíferas con funciones similares a las acompañantes.

El floema primario es el primer tipo de floema que aparece en los órganos en desarrollo, aparece primero como protofloema y más tarde como metafloema. El protofloema es el primer floema que aparece y se forma a partir del procámbium. El protofloema contiene elementos cribosos poco desarrollados en angiospermas, mientras que en gimnospermas y pteridófitas posee células cribosas, también poco desarrolladas. Las células acompañantes son muy raras o ausentes. El metafloema

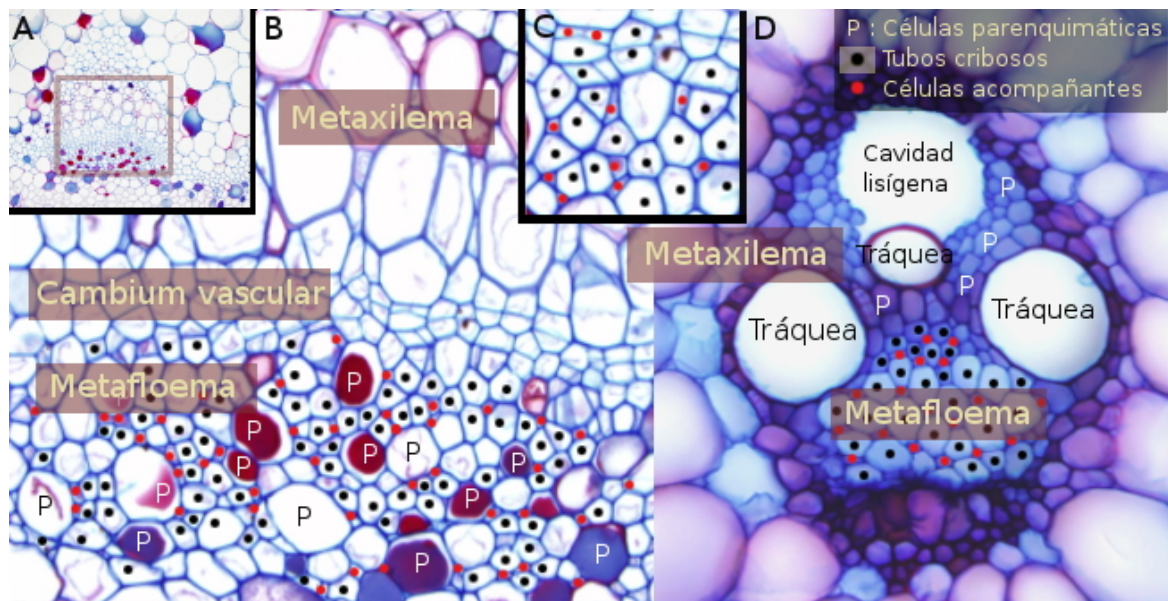
sustituye rápidamente al protofloema, normalmente cuando termina la elongación del órgano, y se origina a partir del cámbium fascicular. Contiene tubos cribosos y células cribosas de grosor y longitud mayores que en el protofloema y siempre tienen células acompañantes. Aparecen las placas cribosas en los tubos cribosos. Este tejido es funcional en las plantas con crecimiento primario.

El floema secundario se forma a partir del cámbium vascular en plantas con crecimiento secundario. Los elementos conductores están muy desarrollados, así como las células acompañantes, y aparecen tanto el parénquima axial como el radiomedular. Las células del floema secundario, al contrario que el xilema, no depositan pared secundaria, y son células vivas. Sin embargo, el citoplasma de los elementos cribosos puede carecer de núcleo, microtúbulos y ribosomas, y

el límite entre la vacuola y el resto del citosol no es claro. En los árboles en crecimiento hay muy poco floema secundario activo implicado en la conducción

de nutrientes. Los elementos cribosos tienen una vida corta, normalmente de un año y son aplastados por el crecimiento provocado por el cámbium vascular.

METAXILEMA Y METAFLOEMA



Órgano: tallos, metafloema y metaxilema. Crecimiento primario.

Especie: A, B, C: malva (*Malva sylvestris*); D: maíz (*Zea mays*).

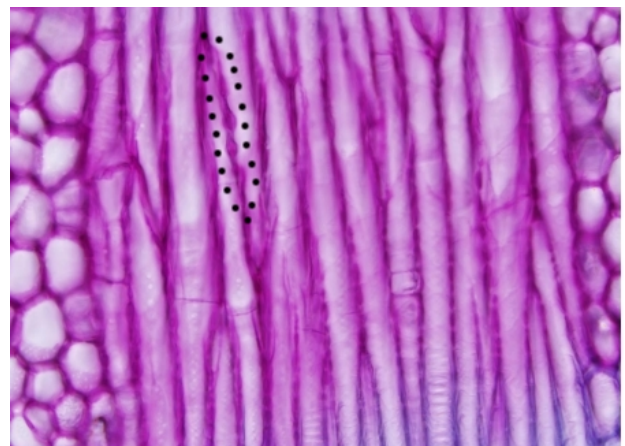
Técnica: cortes en parafina teñida con azul alcian/safranina.

La imagen muestra el metafloema y el metaxilema de una dicotiledónea (figuras A, B y C) y de una monocotiledónea (figura D) con crecimientos primarios. La figura B es una ampliación del recuadro presente en la figura A. La figura C es una ampliación del metafloema de la figura B.

Durante el crecimiento primario el metafloema es el tejido funcional para la conducción de sustancias. El material por excelencia para estudiar el floema primario son las monocotiledóneas, ya que la diferencia de tamaños entre los tubos cribosos y sus células acompañantes son lo suficientemente importantes como para diferenciarlas con claridad. En estos cortes transversales de dicotiledónea podemos observar metafloema formado por tubos cribosos acompañados por sus células anexas pero, contrariamente a lo que ocurre en las monocotiledóneas, entre estos elementos conductores hay además células parenquimáticas. En cortes longitudinales los tubos cribosos aparecen como estructuras alargadas formadas por células unidas longitudinalmente mediante las placas cribosas. Los tubos cribosos pierden su núcleo durante la maduración por lo que el núcleo de las células acompañantes debe

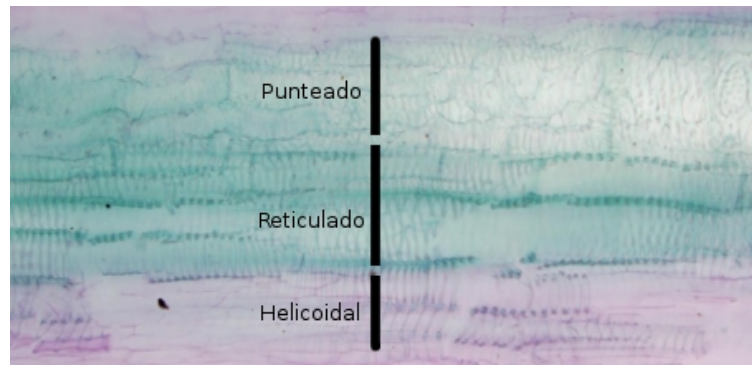
ejercer el control sobre ambos tipos celulares. Los tubos cribosos aparecen claros, como sin contenido, con una pequeña cantidad de citoplasma pegado a la pared.

En el metaxilema de monocotiledóneas es característica la presencia de dos o tres grandes vasos tráqueas, así como una cavidad lisígena formada durante el desarrollo por desgarro del protoxilema. Es común



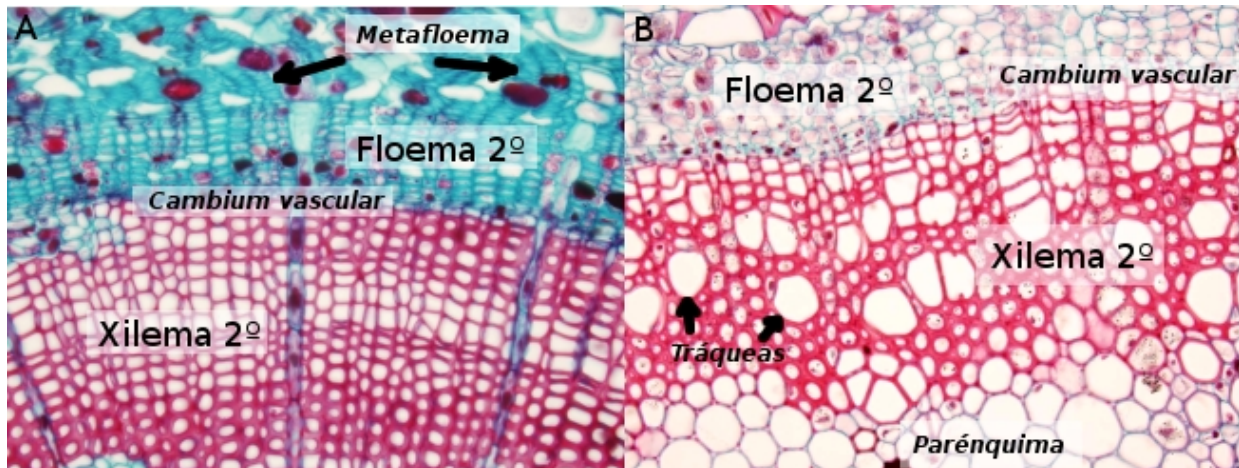
Corte longitudinal de los tubos cribosos del metafloema de maíz mostrando las placas cribosas recubiertas de calosa (línea discontinua).

encontrar en el xilema células parenquimáticas y fibras de esclerénquima. Sin embargo, estas últimas se confunden en la mayor parte de los casos con las traqueidas ya que ambos tipos celulares presentan un grosor de pared similar y un tamaño parecido. En los cortes longitudinales los elementos traqueales se distinguen por los engrosamientos característicos de su pared secundaria. Los primeros elementos formados en el protoxilema son elementos traqueales con pared secundaria en forma de anillos o hélice pero son sustituidos posteriormente en el metaxilema y xilema secundario por engrosamientos de tipo reticular o punteado.



Corte longitudinal de las tráqueas del metaxilema con los característicos engrosamientos de la pared celular secundaria.

XILEMA Y FLOEMA SECUNDARIOS



Órgano: tallo, xilema y floema. Crecimiento secundario.

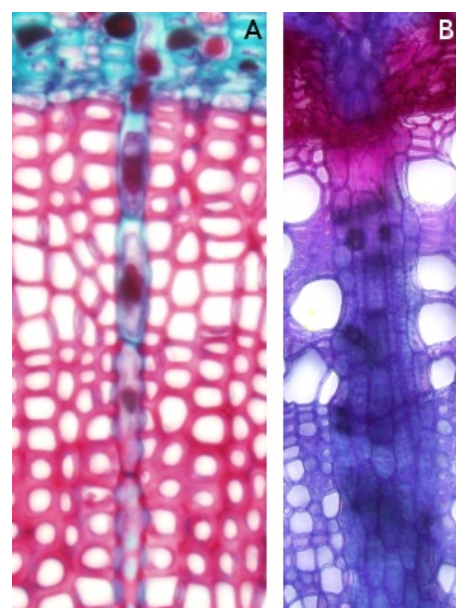
Especie: A: pino (*Pinus spp*); B: saúco (*Sambucus nigra*).

Técnica: cortes en parafina teñidos con safranina / azul alcian.

En las plantas que tienen crecimiento secundario el procámbium se diferencia a cámbium vascular originando hacia fuera floema secundario y hacia dentro xilema secundario. En este caso las células de ambos tejidos se orientan en su mayor parte de manera vertical, a excepción de un grupo de células parenquimáticas que se disponen de manera horizontal formando los radios medulares. Este tipo de crecimiento es típico de las dicotiledóneas y gimnospermas. Para distinguir entre ambos tipos de plantas tenemos que fijarnos en el xilema. En gimnospermas (A en imagen de arriba) el xilema secundario está formado por traqueidas como único elemento conductor de agua. Las coníferas, como es el caso de los pinos, son llamadas árboles de madera blanda (softwood) debido a la ausencia de fibras de esclerénquima en el xilema. Además, en casi todas las células podemos observar punteaduras areoladas como sistema de comunicación entre traqueidas. En las dicotiledóneas (B en imagen de arriba) son más importantes las tráqueas o elementos de los vasos para el transporte de agua. Entre estas células encontramos fibras de esclerénquima. El parénquima más importante en el xilema secundario es el parénquima horizontal, que forma los radios medulares. Estos radios son filas unicelulares o uniseriadas en gimnospermas y pluricelulares o multiseriadas en

dicotiledóneas (ver imagen de la izquierda).

En el floema secundario es difícil distinguir los tubos cribosos de las células acompañantes, incluso a veces es difícil distinguir el parénquima horizontal ya que las células son estrechas y forman grupos muy apretados. Por eso englobamos dentro del floema secundario distintos tipos de células sin hacer distinción entre ellos.



Parénquima horizontal formando radios uniseriados en una gimnosperma (A) y multiseriados en una dicotiledónea (B).

BIBLIOGRAFÍA

Lalonde S, Francesch VR, Frommer WB. 2001. Companion cells. In: eLS. John Wiley & Sons Ltd, Chichester. <http://www.els.net> [doi: 10.1038/npg.els.0002087].

Furuta KM, Hellmann E, Helariutta Y. 2014. Molecular control of cell specification and cell differentiation during procambial development. Annual review of plant biology. 65:607-638.

Spicer R. 2014. Symplasmic network in secondary vascular tissues: parenchyma distribution and activity supporting long-distant transport. Journal of experimental botany. 65: 1829-1848 .