

VIII. XILEMA: ESTRUCTURA GENERAL Y TIPOS CELULARES

El xilema es el principal tejido conductor de agua en la planta vascular. Está generalmente asociado espacialmente con el floema (fig. 8.1), que es el tejido principal en la conducción de los alimentos. Los dos tejidos en conjunto son llamados tejido o tejidos vasculares. La combinación de xilema y floema forma un sistema vascular continuo a lo largo de todas las partes de la planta incluyendo las ramas del tallo y la raíz.

Desde el punto de vista del desarrollo conviene distinguir entre tejidos vasculares primarios y secundarios. Los tejidos primarios se diferencian durante la formación del cuerpo primario de la planta, y el meristema directamente relacionado con la formación de los tejidos vasculares primarios es el procámbium. Los tejidos vasculares secundarios se producen durante la segunda etapa principal del desarrollo de la planta; en esta etapa aumenta el espesor a causa de la adición lateral de nuevos tejidos a las partes axiales (tallo y raíz) y a las ramas más grandes. Ello es consecuencia de la actividad del cámbium vascular (fig. 8.1). Como se vio en el capítulo II, no hay crecimiento secundario en las pequeñas dicotiledóneas anuales y en la mayoría de las monocotiledóneas.

El xilema primario y el secundario tienen diferencias histológicas, pero ambos son tejidos complejos que contienen, por lo menos, elementos conductores de agua y células parenquimáticas y, generalmente, también otros tipos celulares, especialmente células de sostén. Las caracte-

terísticas de estos diversos tipos de células y sus interrelaciones en el tejido pueden introducirse mejor considerando el xilema secundario, o madera.

ESTRUCTURA GENERAL DEL XILEMA SECUNDARIO

Sistemas axial y radial

Con la ayuda de poco aumento, un estudio de un bloque de madera muestra la presencia de dos sistemas diferentes de células (fig. 8.1); el *axial* (longitudinal o vertical) y el *radial* (transversal u horizontal) o sistema de *radios*. El sistema axial contiene células o filas de células con sus ejes mayores orientados verticalmente en el tallo o la raíz, es decir paralelos al eje principal o longitudinal de estos órganos (o de sus ramificaciones); el radial está formado por filas de células orientadas horizontalmente en relación con el eje del tallo o raíz.

Cada uno de estos dos sistemas tiene su aspecto característico en los tres tipos de cortes empleados en el estudio de la madera (cap. IX). En corte transversal, es decir el corte que se hace a ángulo recto con el eje principal del tallo o raíz, las células del sistema axial están cortadas transversalmente y muestran sus dimensiones más pequeñas; los radios, por el contrario, están expuestos en su extensión longitudinal, en un corte transversal. Cuando se cortan a lo lar-

go tallos o raíces, se obtienen dos tipos de cortes longitudinales: el radial (paralelo a un radio) y el tangencial (perpendicular a un radio). Ambos muestran la extensión longitudinal de las células del sistema axial, pero dan imágenes notablemente diferentes de los radios. Los cortes radiales exponen los radios como bandas horizontales que cruzan al sistema axial (fig. 8.1). Cuando un corte radial corta a un radio a través de su plano medio muestra la altura del mismo. Un corte tangencial corta a un radio casi perpendicularmente a su extensión horizontal y muestra su altura y su ancho. En cortes tangenciales, por lo tanto, es fácil medir la altura de un radio —esto generalmente se hace en términos de número de células— y de determinar si un radio es uniseriado (una célula de ancho, fig. 8.6, a) o multiseriado (dos a muchas células de ancho, fig. 8.6, c).

Capas de crecimiento

Con poco aumento, y aún a simple vista, la madera muestra configuraciones con límites más o menos precisos entre las capas sucesivas de crecimiento —anillos de crecimiento en cortes transversales (fig. 8.1). Cada capa de crecimiento puede ser el producto del crecimiento de una estación, pero diversas condiciones ambientales pueden inducir la formación de más de una capa de crecimiento. Cuando se observa una estratificación conspicua cada capa de crecimiento se divide en leño temprano y tardío. El leño temprano es menos denso que el tardío porque en el leño temprano predominan células de mayor diámetro, con paredes más delgadas; en el leño tardío las células son más angostas, con paredes

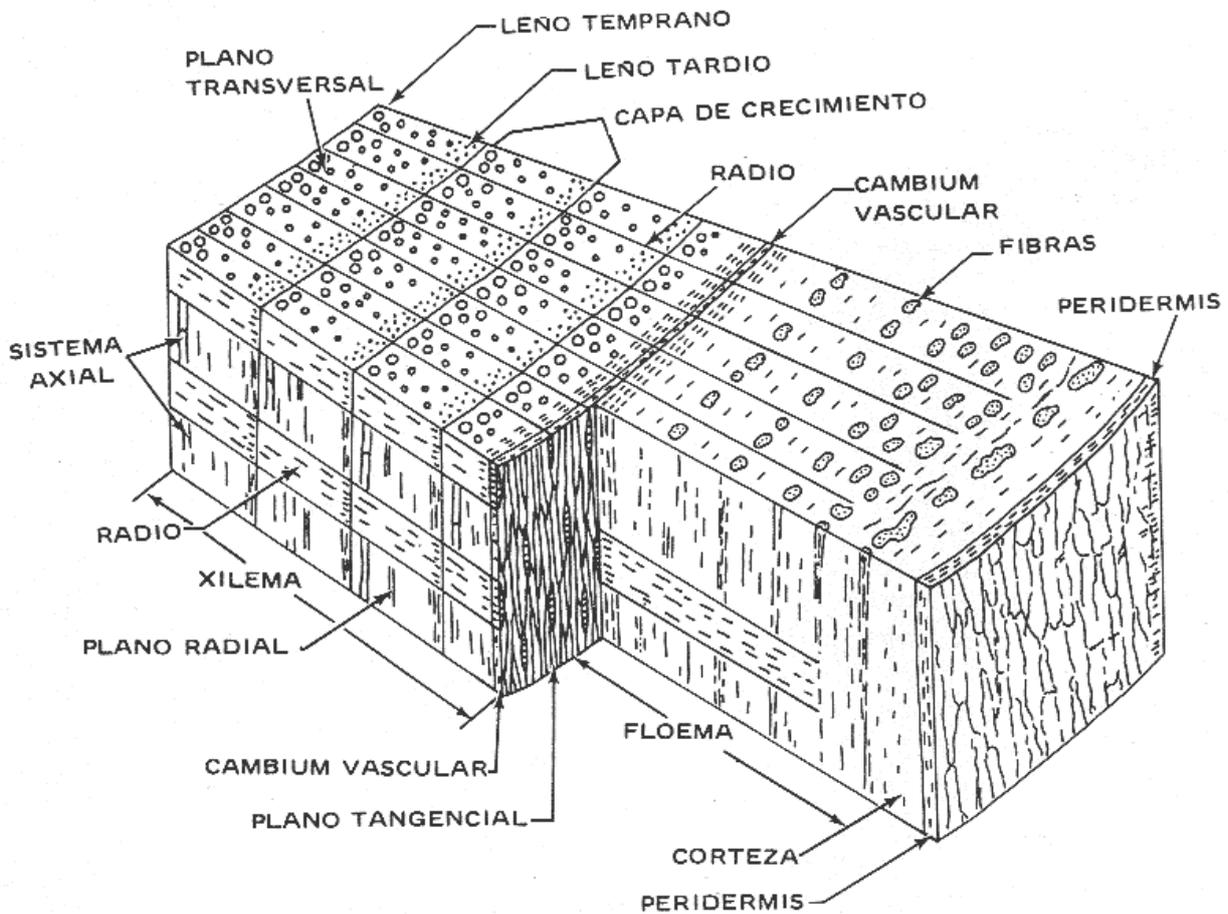


Figura 8.1. Diagrama de bloque que ilustra las características básicas de los tejidos vasculares secundarios y la relación espacial entre ellos y con el cámbium vascular y la peridermis.

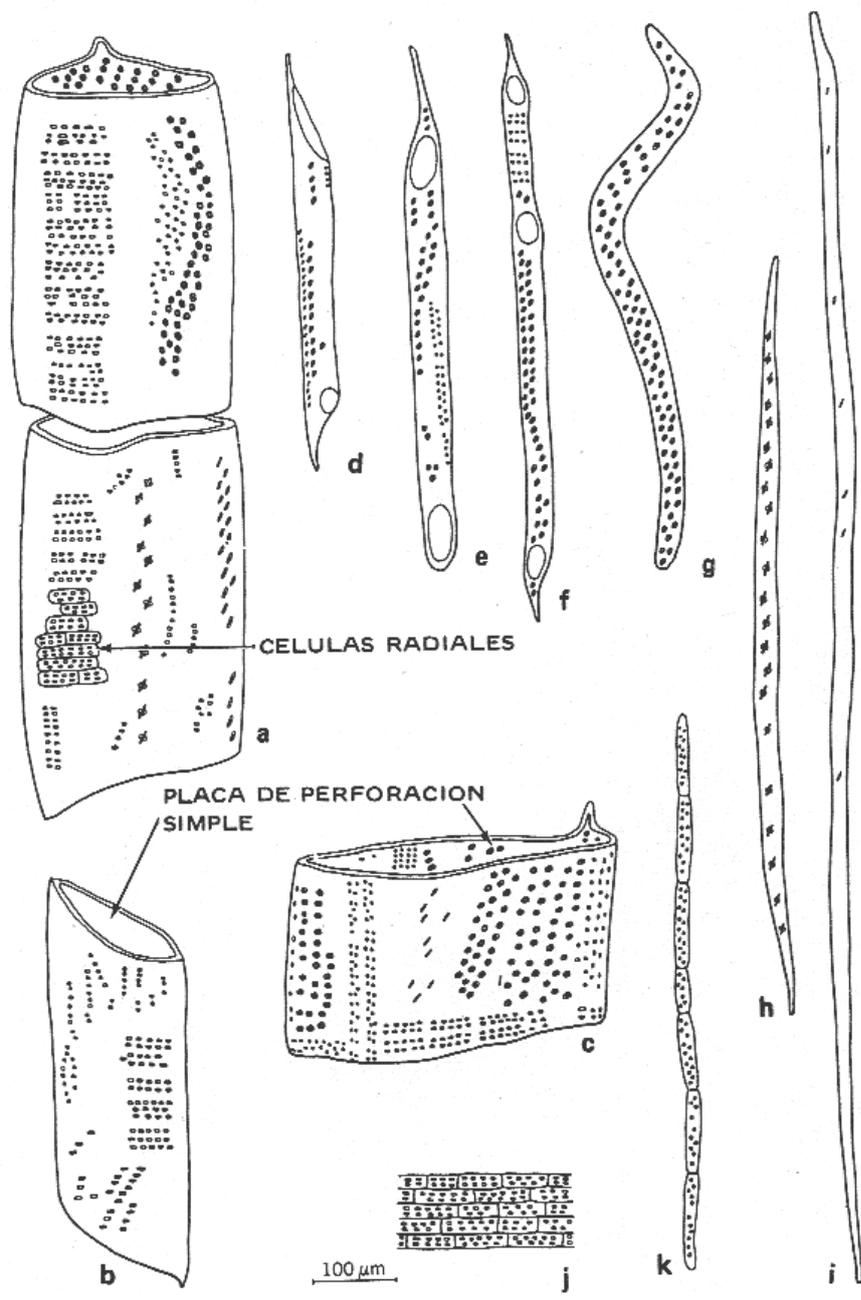


Figura 8.2. Tipos celulares en el xilema secundario tal como los ilustran los elementos disociados de la madera de *Quercus*, roble. En las paredes celulares aparecen diversas puntuaciones. *a-c*, miembros de vaso anchos. *d-f*, miembros de vaso angostos. *g*, traqueida. *h*, fibrotraqueida. *i*, fibra libriforame. *j*, células parenquimáticas del radio. *k*, cordón de parénquima axial. (*a-i*, de fotografías en *91 Papermaking Fibers*, C. H. Carpenter y L. Leney, Tech. Publ. 74, College of Forestry at Syracuse, 1952.)

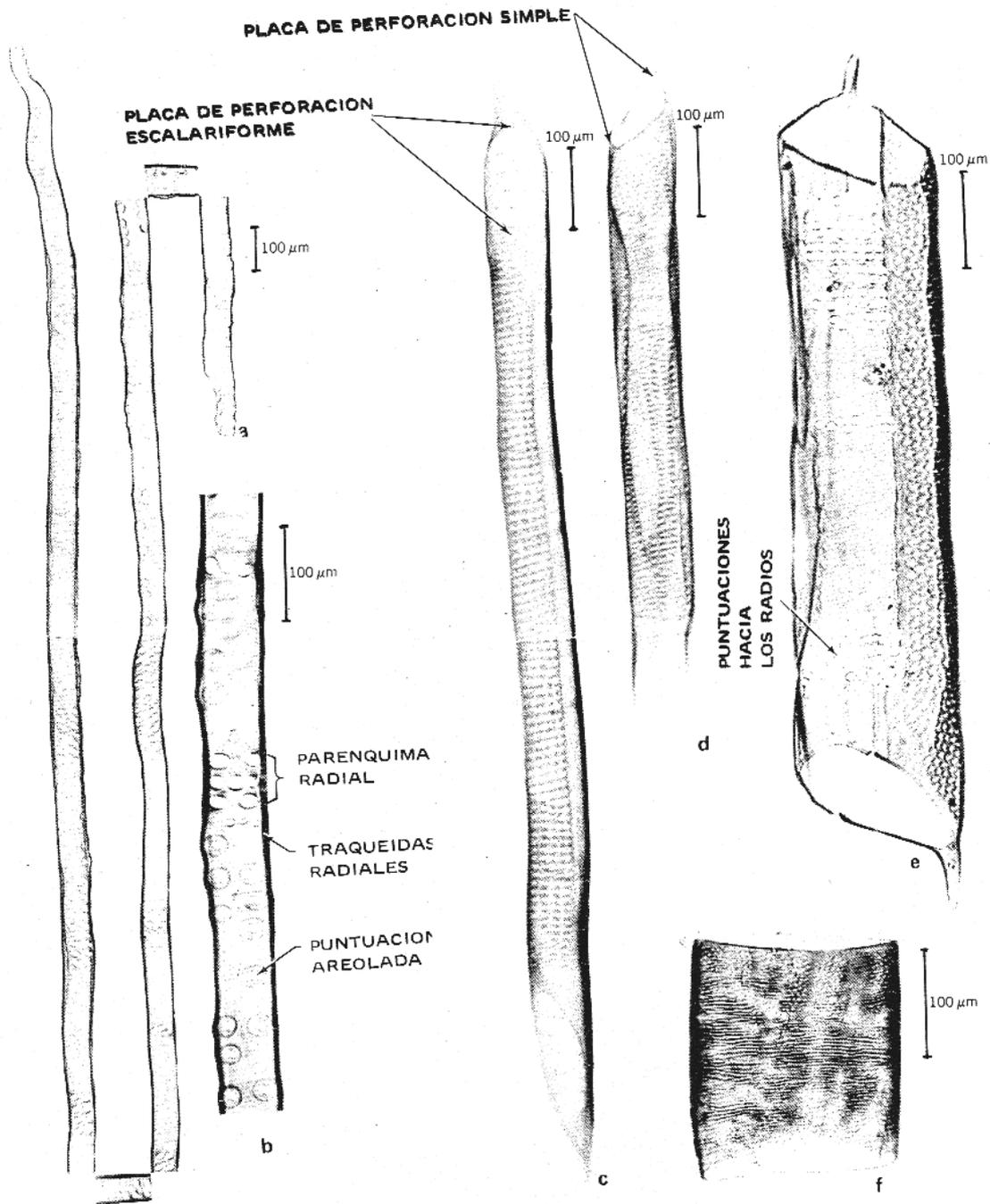


Figura 8.3. Elementos traqueales. a, traqueidas del leño temprano de *Pinus lambertiana*. b, parte aumentada de a. c-f, miembros de vaso del tulipanero, *Liriodendron tulipifera* (c), haya, *Fagus grandifolia* (d), *Populus trichocarpa* (e), árbol del cielo, *Ailanthus altissima* (f). (De C. H. Carpenter y L. Leney, 91 *Papermaking Fibers*, Tech. Publ. 74, College of Forestry at Syracuse, 1952.)

más gruesas. En los anillos de crecimiento se ve claramente el límite que separa el leño tardío de una estación del leño temprano de la siguiente, pues entre ambos el contraste es marcado; en cambio el pasaje del leño temprano al leño tardío, en una misma capa de crecimiento, es bastante gradual. Los volúmenes relativos de leño temprano son afectados por las condiciones ambientales y las diferencias específicas. En condiciones adversas de crecimiento hay un aumento relativo del leño tardío en los pinos y una disminución en los robles. En general la aptitud para desarrollar capas de crecimiento está determinada por la constitución genética de las diferentes especies y se encuentra en árboles tanto de zonas tropicales como templadas.

Albura y duramen

Los primeros incrementos de xilema secundario gradualmente dejan de ser funcionales en la conducción y el almacenamiento. Las cantidades relativas de leño inactivo, es decir el duramen, varía en las diferentes especies y están también afectadas por condiciones ambientales. En unas pocas especies no se forma duramen.³³ El duramen es generalmente de color más oscuro que el leño activo, o albura. La formación de duramen implica la eliminación de materiales de reserva o su conversión en sustancias del duramen y, eventualmente, la muerte de los protoplastos de las células parenquimáticas y de otros tipos celulares vivos en la madera. La formación del duramen se explica³³ como uno de los procesos que permite a la planta eliminar de las regiones de crecimiento los productos metabólicos que pueden ser inhibitorios o aún tóxicos para las células vivas. El traslado de estas sus-

tancias, posiblemente cuando han dejado de ser muy tóxicas, se produce a lo largo de los radios en parte hacia la "corteza" externa, en parte hacia el centro del árbol, donde su acumulación puede causar la muerte de las células. A medida que el proceso continúa, el límite entre albura y duramen se mueve hacia el exterior. El número de incrementos de crecimiento que conservan características de albura varía según las especies.²⁹

TIPOS CELULARES EN EL XILEMA SECUNDARIO

La estructura celular del xilema se estudia en preparaciones de los tres tipos de cortes mencionados más arriba y también en madera macedada, es decir madera disociada en grupos de células o células individuales mediante tratamientos que disuelven la laminilla media.

Los principales tipos celulares del xilema secundario (figs. 8.2 y 8.3) se enumeran en el cuadro (ver cuadro 8.1.).

Elementos traqueales

Los elementos traqueales son las células más especializadas del xilema y están relacionadas con la conducción del agua y de las sustancias disueltas. Son células más o menos alargadas, muertas en la madurez. Tienen paredes lignificadas con espesamientos secundarios y una variedad de puntuaciones.

Los dos tipos de células traqueales, las traqueidas y los miembros de vaso, difieren uno de otro en que la traqueida es una célula sin perforar mientras que el miembro de vaso tiene per-

Cuadro 8.1.

Tipos celulares	Función principal
Sistema axial	
Elementos traqueales	Conducción del agua
Traqueidas	
Miembros de vaso	
Fibras	Sostén; a veces almacenamiento
Fibrotraqueidas	
Fibras libriformes	
Células parenquimáticas	Almacenamiento y traslado de las sustancias ergásticas
Sistema radial	
Células parenquimáticas (traqueidas en algunas coníferas)	

foraciones, una o más en cada extremo (fig. 8.2), a veces también en una pared lateral (fig. 8.2, f). Las células que en forma y disposición se parecen a los miembros de vaso pero que carecen de perforaciones se llaman traqueidas vasculares y son consideradas como miembros de vaso incompletamente desarrollados.²³ En las traqueidas, el pasaje del agua de célula a célula ocurre fundamentalmente a través de pares de puntuaciones, en los cuales las membranas de las puntuaciones se consideran muy penetrables por el agua y las sustancias disueltas. Los estudios de ultraestructura indican que los

componentes no celulósicos de las membranas de las puntuaciones son eliminados por medio de enzimas hacia el final de la ontogenia celular.²⁸ En los miembros de vaso el agua se mueve libremente a través de las perforaciones de la pared.

Se llama vasos a las series longitudinales de miembros de vaso conectados entre sí a través de sus perforaciones (del modo indicado en la fig. 8.2, a). Los vasos no son de longitud indefinida, aunque se ha señalado que en algunas especies con vasos particularmente anchos en la madera temprana (madera de porosidad anular)

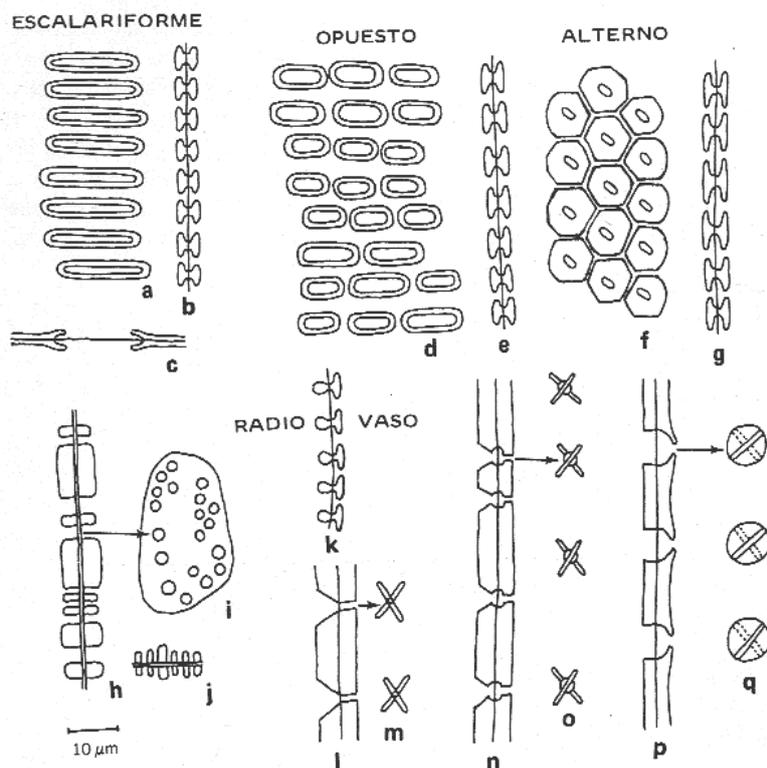


Figura 8.4. Puntuaciones y configuraciones de las puntuaciones. *a-c*, puntuaciones escalari-formes en vista superficial (*a*) y vistas laterales (*b*, *c*) (*Magnolia*). *d-e*, puntuaciones opuestas en vista superficial (*d*) y lateral (*e*) (*Liriodendron*). *f-g*, puntuaciones alternas en vista superficial (*f*) y lateral (*g*) (*Acer*). *a-g*, todos pares de puntuaciones areoladas en miembros de vaso. *h-j*, pares de puntuaciones simples en células parenquimatosas en vista superficial (*h*) y lateral (*h*, *j*); *h*, en la pared lateral; *j*, en la pared terminal (*Fraxinus*). *k*, pares de puntuaciones semiareoladas entre un vaso y una célula de radio en vista lateral (*Liriodendron*). *l, m*, pares de puntuaciones simples con aperturas semejantes a ranuras en vistas lateral (*l*) y superficial (*m*) (fibra libriforme). *n, o*, pares de puntuaciones areoladas con aperturas internas como ranuras que se extienden más allá del contorno de la aréola; *n*, vista lateral, *o*, vista superficial (fibrotraqueida). *p, q*, pares de puntuaciones areoladas con aperturas internas en forma de ranura incluidas dentro del contorno de la aréola; *p*, vista lateral, *q*, vista superficial (traqueida). *l-q*, *Quercus*.

se extienden a lo largo de casi toda la altura del árbol.¹⁹ Medido en número de miembros de vaso, los vasos del xilema primario se calculó que consisten de dos a cincuenta células en el tallo de *Scleria* (*Cyperaceae*).⁶ El problema de la longitud de los vasos requiere estudios posteriores.²⁶ El movimiento del agua de vaso a vaso se hace a través de puntuaciones que no son penetrables por partículas no disueltas. Inyectando tinta china en el xilema dicha característica puede utilizarse para determinar la presencia de vasos y su longitud.

La parte perforada de la pared del miembro de vaso se llama placa de perforación. Una placa puede ser simple, con una sola perforación, multiperforada, con más de una perforación (fig. 8.3). Las placas multiperforadas son escalariiformes si las perforaciones son alargadas y dispuestas paralelamente unas a otras (fig. 8.3, c) y reticuladas si las perforaciones forman un diseño en red.

En las paredes secundarias de las traqueidas y miembros de vaso se encuentran puntuaciones simples y areoladas (figs. 8.2 y 8.3). El número

y la disposición de estas puntuaciones son muy variables, aún en diferentes facetas de la pared de una misma célula, porque dependen del tipo de célula contigua a la faceta particular de la pared. Entre los elementos traqueales contiguos hay generalmente numerosos pares de puntuaciones (fig. 8.4, a-g, p, q); entre los elementos traqueales y las fibras hay pocos o ningún par de puntuaciones; los pares de puntuaciones semiareolados o simples se encuentran entre los elementos traqueales y las células de parénquima. En los pares de puntuaciones semiareolados, la aréola está en la cara de la célula traqueal (fig. 8.4, k).

Los pares de puntuaciones areoladas de las coníferas son grandes, particularmente en la madera temprana. Una de las formas comunes de tales pares de puntuaciones es circular en vista frontal (fig. 8.5, A, B) y las aréolas encierran una cavidad evidente (fig. 8.5, C). La membrana de la puntuación tiene un toro en el centro. Está rodeada por la parte delgada de la membrana, el margo (cap. IV). Los haces de microfibrillas que forman el margo están a veces agru-

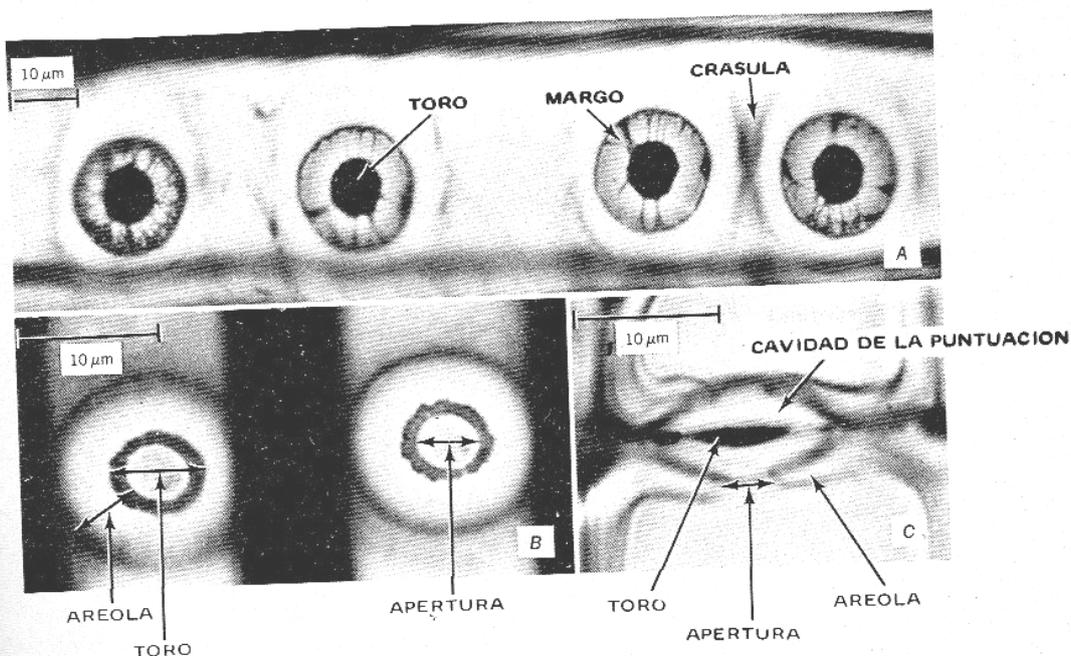


Figura 8.5. Puntuaciones areoladas en traqueidas de la madera de coníferas en cortes radiales (A, B) y transversal (c). A, *Tsuga canadensis*. B, *Pinus strobus*. c, *Abies nobilis*.

pados en el material fijado y, por lo tanto, son visibles con el microscopio óptico (fig. 8.5, A). Un espesamiento de la laminilla media y de la pared primaria cubierto por la pared secundaria, la *crasula*, puede estar presente entre las puntuaciones (fig. 8.5, A). El toro es más ancho que la apertura (fig. 8.5, B, C) y por consiguiente bloquea la apertura cuando el par de puntuaciones está aspirado (cap. IV). En el duramen es común que los pares de puntuaciones areoladas estén aspirados. En las puntuaciones comienza este proceso gradualmente en la albura y se piensa que está relacionado con la desecación del cuerpo central de la madera; parecería ser que el desplazamiento de las membranas de las puntuaciones se produce donde la pared de una traqueida queda entre una que contiene gases y otra que contiene agua.²¹ Las puntuaciones areoladas actúan así como válvulas que impiden la entrada de aire en las traqueidas conductoras, lo que podría interrumpir la columna de agua en estas últimas.²⁰ No se desarrolla toro en la membrana de los pares de puntuaciones semiareoladas que aparecen en las paredes entre las traqueidas y las células parenquimáticas de las coníferas.

Fibras

Las fibras son células largas con paredes secundarias generalmente lignificadas. Las paredes varían en espesor pero en la misma madera son generalmente más gruesas que las paredes de las traqueidas. Se reconocen dos tipos principales de fibras del xilema: las fibrotraqueidas (fig.

8.2, h) y las fibras libriformes (fig. 8.2, i). Si ambas aparecen en la misma madera, la fibra libriforme es más larga y tiene paredes más gruesas que la fibrotraqueida. Las fibrotraqueidas tienen puntuaciones areoladas con cavidades más pequeñas que las cavidades de las puntuaciones de las traqueidas o vasos de la misma madera (fig. 8.4, n, o). Estas puntuaciones tienen un canal de la puntuación con una apertura circular externa y una apertura interna alargada o con forma de ranura (cap. IV).

La puntuación en una fibra libriforme tiene un apertura hacia el lumen de la célula con forma de ranura y un canal parecido a un embudo muy achatado, pero no tiene cavidad de la puntuación (fig. 8.4, l, m). En otras palabras, la puntuación no tiene aréola, es simple. El referirse a las puntuaciones de las fibras libriformes como simples implica una distinción más clara entre fibras y fibrotraqueidas de la que realmente existe. Las células fibrosas del xilema muestran series graduadas de puntuaciones entre las que tienen aréolas pronunciadas y las que tienen aréolas vestigiales o carecen de aréolas. Las formas intermedias con puntuaciones areoladas se clasifican por conveniencia, en la categoría de fibrotraqueidas.²⁹

Las fibras de ambas categorías pueden ser septadas (cap. VI). Las fibras septadas están ampliamente distribuidas en las dicotiledóneas y generalmente retienen sus protoplastos en la albura madura, estando vinculadas al almacenamiento de materiales de reserva.^{17,18} Es así que las fibras vivas se parecen a las células del parénquima del xilema por su estructura y su fun

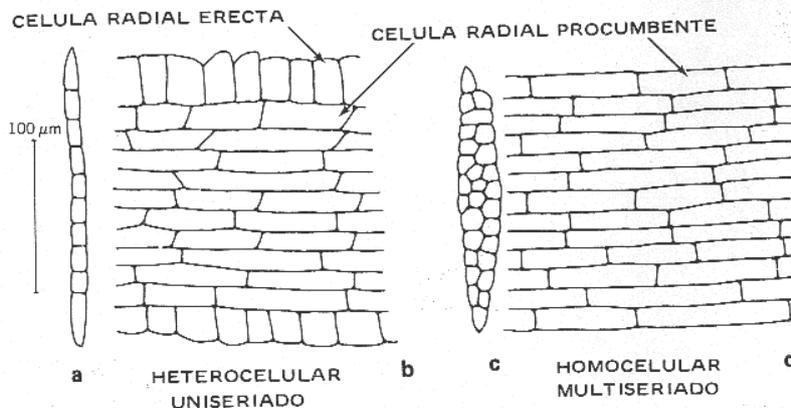


Figura 8.6. Dos tipos de radio como se ven en cortes tangencial (a, c) y radial (b, d). a, *Fagus grandifolia*. c, d, *Acer saccharatum*.

ción. La distinción entre las dos es particularmente tenue cuando las células del parénquima desarrollan paredes secundarias y septos. La retención de los protoplastos por las fibras es un índice de un adelanto evolutivo^{1,5} y donde hay fibras vivas hay poca cantidad de parénquima axial, o no hay ninguno.²⁷

Otra modificación de las fibrotraqueidas y

de las fibras libriformes son las llamadas fibras gelatinosas. Estas fibras tienen una capa de pared no lignificada de aspecto gelatinoso (capa G) que se deposita sobre la capa secundaria de la pared celular S₃, S₂ o aún sobre la S₁ (cap. IV). Las fibras gelatinosas son componentes comunes en la madera de reacción (cap. IX) de las dicotiledóneas.

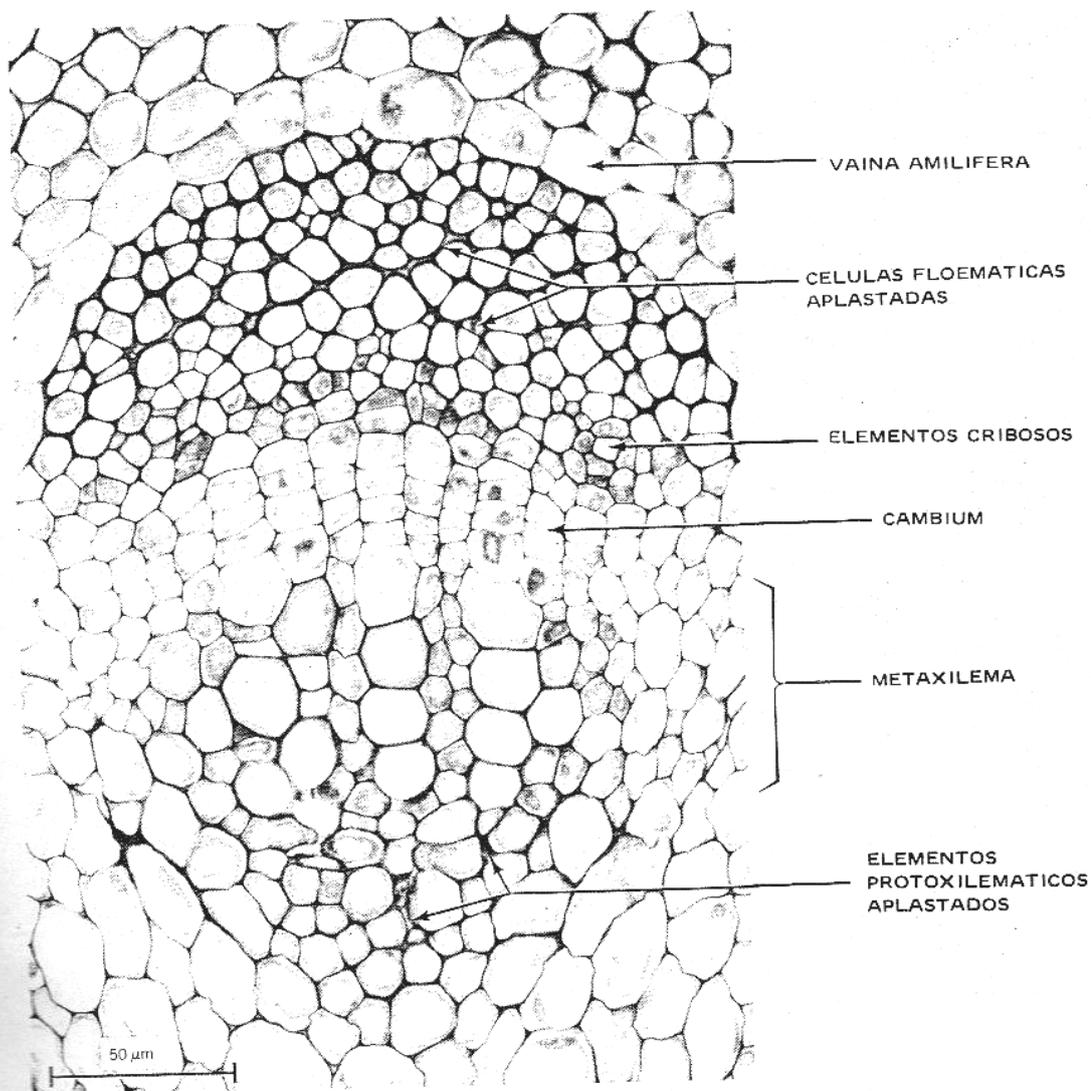


Figura 8.7. Corte transversal del haz vascular del tallo de *Medicago sativa* (alfalfa) en corte transversal. Ilustra el xilema primario y el floema primario. El cámbium aún no ha producido tejidos secundarios. El xilema (protoxilema) y el floema (protofloema) más tempranos no son activos en la conducción. Sus células conductoras se obliteraron más. Los tejidos funcionales son el metaxilema y el metafloema.

Especialización filogenética de las células traqueales y fibras

Las líneas de especialización de las células y tejidos se entienden mejor en el xilema que en cualquier otro tejido de la planta vascular. Entre las líneas individuales las que pertenecen a la evolución de los elementos traqueales han sido estudiadas particularmente a fondo.

La especialización de los elementos traqueales fue concomitante con la separación de las funciones de conducción y sostén en la planta vascular que sucedió durante la evolución de las plantas terrestres.¹ En el estado menos especializado, la conducción y sostén se combinan en las traqueidas. Con el aumento de la especialización las maderas evolucionaron desarrollando elementos conductores —los miembros de vaso— más eficientes para la conducción que para el sostén. En contraposición las fibras evolucionaron como elementos fundamentales de sostén. Así, a partir de traqueidas primitivas divergieron dos líneas de especialización, una hacia los vasos, la otra hacia las fibras.

Los vasos evolucionaron independientemente en varios taxa de plantas vasculares. Una evidencia considerable sugiere que en las dicotiledóneas los vasos se originaron y se especializaron primero en el xilema secundario, luego en el xilema primario tardío (metaxilema) y, por último, en el xilema primario temprano (protoxilema). En el xilema primario de las monocotiledóneas, el origen y la especialización de los vasos también sucedió primero en el metaxilema, y luego en el protoxilema; es más, en este taxón, los vasos aparecieron primero en las raíces; luego, a niveles progresivamente más altos, en el vástago.^{12,16} La relación entre la primera aparición de vasos con el tipo de órgano en las dicotiledóneas no ha sido aún totalmente explorado, pero algunos datos indican un retraso evolutivo en las hojas, los apéndices florales y las plántulas.²

Los vasos pueden sufrir una pérdida evolutiva. La ausencia de vasos en algunas plantas acuáticas, saprófitas, parásitas y suculentas, por ejemplo, se interpreta como el resultado de la reducción del tejido xilemático. La reducción, en este sentido, implica que los elementos potencialmente xilemáticos, incluyendo miembros de vaso, no experimentan una típica diferenciación ontogenética. Estas plantas sin vasos son muy especializadas en contraste con los aproxi-

madamente diez géneros conocidos de dicotiledóneas primitivas desprovistas de vasos (*Trochodendron*, *Tetracentron*, *Drimys*, *Pseudowintera* y otras) pertenecientes a los taxa más inferiores de las dicotiledóneas.^{1,13,24} Las traqueidas celulares que se encuentran en familias evolucionadas de dicotiledóneas (*Cactaceae*, *Asteraceae*) también se originaron por una degeneración evolutiva de los miembros de vaso.^{4,8}

La secuencia evolutiva de los tipos de miembros de vaso en el xilema secundario de las dicotiledóneas comenzó con traqueidas largas puntuaciones de aspecto escalariforme similares a aquellas que aún se encuentran en algunas dicotiledóneas inferiores. Estas traqueidas fueron seguidas por miembros de vaso de forma larga angosta con extremos afilados (fig. 8.3, c). Las células se acortaron progresivamente, se estrecharon, y sus paredes terminales quedaron inclinadas y finalmente transversales (fig. 8.3, d-f). En el estado más primitivo, la perforación era escalariforme, con numerosas barras; era parecida a una pared con punturas dispuestas en forma escalariforme y de vista de membranas de la puntuación. Al aumentar la especialización disminuyó el número de barras (fig. 8.3, c); finalmente desaparecieron totalmente, quedando una perforación simple (fig. 8.3, d-f). Las modificaciones registradas en esta línea evolutiva son placas perforadas con diseños reticulados u otros malos que se encuentran en familias especializadas.⁸

Las puntuaciones de las paredes de los miembros de vaso cambiaron también durante la evolución. Las puntuaciones intervasculares, los pares de puntuaciones areoladas con disposición escalariforme (fig. 8.4, a) fueron sustituidas por pares de puntuaciones areoladas más pequeñas, primeramente en disposición opuesta (fig. 8.4, d), más tarde en disposición alterna (fig. 8.4, f). Los pares de puntuaciones entre los vasos y células parénquimáticas cambiaron desde areoladas, pasando por semiareoladas, hasta simples.

Las traqueidas no se eliminaron cuando los miembros de vaso evolucionaron, pero experimentaron cambios filogenéticos. Se volvieron más cortas tan cortas como los miembros de vaso, sin embargo— y la puntuación de sus paredes evolucionó paralelamente a la de los miembros de vaso asociados. Generalmente no aumentaron de peso.

En la especialización de las fibras del :

el énfasis sobre la función mecánica se hizo aparente con el aumento en el espesor de la pared y la disminución del ancho de la célula. Concomitantemente las puntuaciones cambiaron de alargadas a circulares, las aréolas se redujeron (fig. 8.4, n, o) y eventualmente desaparecieron (fig. 8.4, l, m). Las aperturas internas de las

puntuaciones se hicieron alargadas y luego en forma de ranura. De este modo la secuencia evolutiva fue a partir de traqueidas pasando por las fibrotraqueidas hasta las fibras libriformes.

El tema de los cambios evolutivos en la longitud de las fibras es bastante complejo. El acortamiento de los miembros de vaso está co-

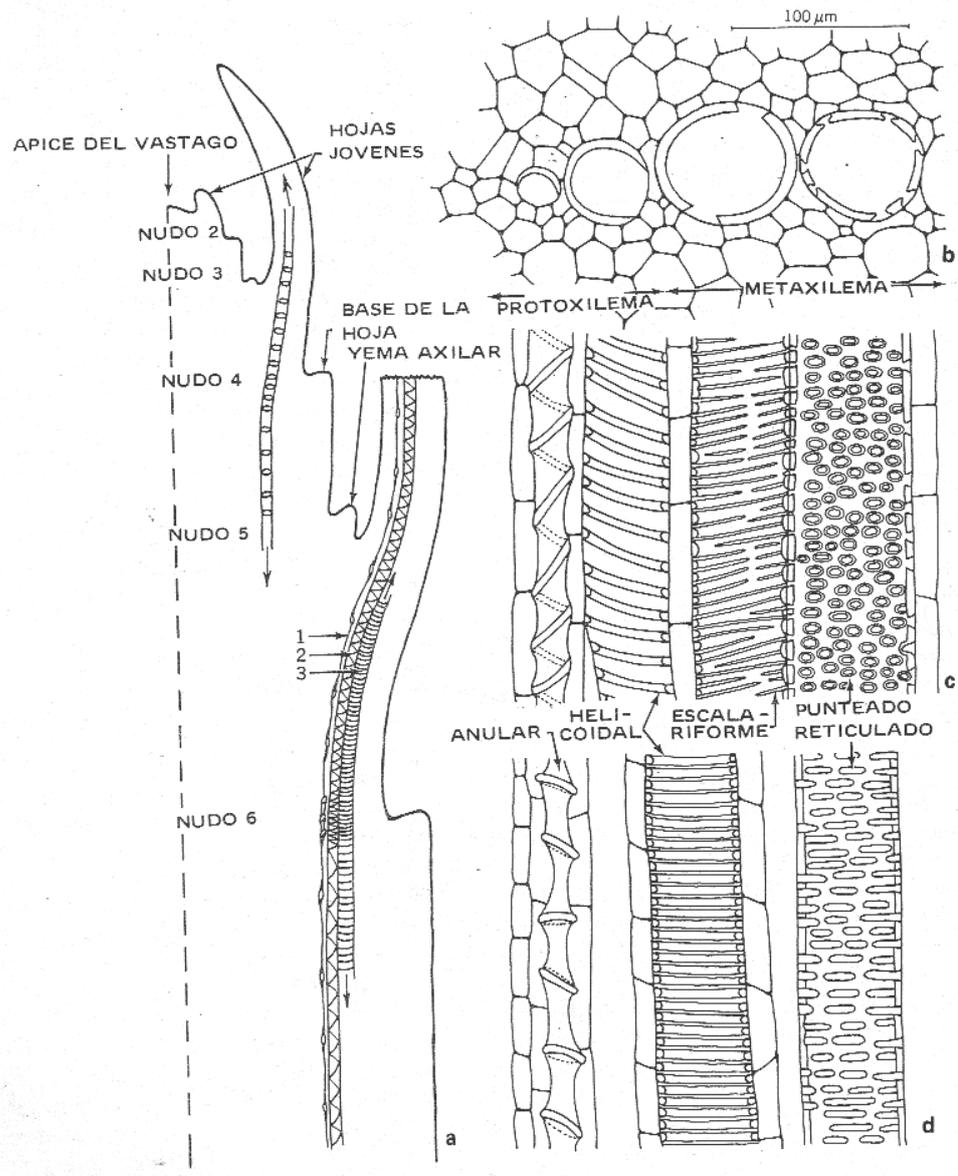


Figura 8.8. Detalles de estructura y desarrollo del xilema primario. a, diagrama de un ápice del vástago que muestra etapas en el desarrollo del xilema en los diferentes niveles. b-d, xilema primario de tártago (*Ricinus*), en cortes transversal (b) y longitudinal (c, d).

relacionado con un acortamiento de las iniciales cambiales fusiformes (cap. X), de las cuales derivan las células axiales del xilema. Es así que en maderas con miembros de vasos cortos, las fibras derivan ontogenéticamente de iniciales más cortas que en maderas más primitivas, con miembros de vaso más largos. En otras palabras, con el aumento de la especialización del xilema las fibras se hacen más cortas. Sin embargo como durante la ontogenia las fibras tienen un crecimiento intrusivo, en tanto que los miembros de vaso lo tienen apenas o no, las fibras son más largas que los miembros de los vasos en la madera madura y, de las dos categorías de fibras, las libriformes son las más largas. Sin embargo las fibras de las maderas especializadas son más cortas que sus últimos precursores, las traqueidas primitivas.

Las líneas evolutivas en el xilema han sido reconstruidas a partir de los estudios comparativos de plantas existentes.³ Las plantas vasculares vivientes muestran una amplia gama en el grado de especialización de sus células, tejidos y órganos. Estas variaciones son útiles en la identificación de maderas (cap. IX).

Células parenquimáticas

El parénquima del xilema secundario está representado por el parénquima axial y el parénquima del radio. Estos dos tipos de complejos celulares son fundamentalmente parecidos respecto a la estructura de la pared y los contenidos, y en ambos las células pueden variar considerablemente en estructura y contenidos.^{10,36} Las células de parénquima almacenan almidón, aceites y muchas otras sustancias ergásticas de función desconocida. Los compuestos taníferos y los cristales son inclusiones comunes. Los tipos de cristales y sus disposiciones pueden ser suficientemente característicos como para identificar maderas.^{11,32}

Las paredes de las células de los parénquimas radial y axial pueden tener espesamientos secundarios y estar lignificadas.³⁶ Si hay paredes secundarias presentes, los pares de puntuaciones entre las células parenquimáticas pueden ser areolados, semiareolados o simples. Algunas células parenquimáticas se esclerosan por el depósito de paredes gruesas. Estas son células escleróticas o esclereidas. Las células parenquimáticas cristalíferas frecuentemente tienen paredes

lignificadas con espesamientos secundarios pueden estar compartimentadas por septos, cada compartimiento contiene un cristal.

Las células del parénquima axial derivan de células cambiales fusiformes alargadas. Si las derivadas de tales células cambiales se diferencian dando una célula parenquimática sin divisiones transversales (u oblicuas), resulta una *célula parenquimática* fusiforme. Si se producen tales divisiones se forma un cordón parenquimático (fig. 8.2, k). Ningún tipo tiene crecimiento intrusivo.

Las células de parénquima radial están divididas en categorías según su forma. Los dos tipos más comunes son las células de radio *procumbentes* y las *erectas* (fig. 8.6). Una célula de radio cuyo diámetro más largo está orientado radialmente es procumbente, la célula alargada en el sentido axial es erecta. Los dos tipos de células radiales están a menudo combinadas en el mismo radio; las células erectas aparecen típicamente en los márgenes superior e inferior de los radios (fig. 8.6, a). Los radios compuestos de un tipo de células se llaman *homocelulares* (fig. 8.6, c, d), aquellos que contienen células procumbentes y erectas *heterocelulares* (fig. 8.1 a, b).

XILEMA PRIMARIO

El xilema primario contiene los mismos tipos celulares básicos que el xilema secundario: elementos traqueales —de ambos tipos: traqueidas y miembros de vaso—, fibras y células parenquimáticas. Sin embargo no está organizado en la combinación de los sistemas axial y radial, porque no contiene radios. En tallos y hojas, partes florales, el xilema y el floema primario asociados generalmente se presentan en cordones, los haces vasculares (fig. 8.7). En los tallos los paneles de parénquima, las regiones interfasciculares, están entre los haces vasculares (cap. XVI). Estos paneles son a menudo llamados radios medulares y son considerados como parte del tejido fundamental. En la raíz el xilema primario forma un cuerpo central con o sin parénquima en el centro, o está dispuesto en cordones (cap. XIV).

Protoxilema y metaxilema

Desde el punto de vista del desarrollo, el xilema primario consta generalmente de una parte temprana, el *protoxilema* y una parte tardía, el *metaxilema* (figs. 8.7 y 8.8, b). Aunque las dos partes tienen algunas características que las distinguen, como el pasaje de una a otra es gradual, la delimitación de las dos puede hacerse sólo aproximadamente.

El protoxilema se diferencia en las partes primarias del cuerpo de la planta que no han completado su crecimiento y diferenciación. De hecho, en el vástago el protoxilema madura entre tejidos que se alargan activamente y está por lo tanto sujeto a tensiones. Sus elementos traqueales muertos maduros se estiran y eventualmente se destruyen. En la raíz, los elementos de protoxilema persisten más porque maduran más allá de la región de máximo crecimiento.

El metaxilema se inicia generalmente en el cuerpo primario de la planta que está aun creciendo, pero madura en su mayoría luego que se ha completado el alargamiento. Está por lo tanto menos afectado por la extensión primaria de los tejidos que lo rodean que el protoxilema.

El protoxilema contiene generalmente sólo

elementos traqueales incluidos en el parénquima que es considerado como parte del protoxilema. Cuando los elementos traqueales son destruidos, pueden estar completamente obliterados por las células parenquimáticas que lo rodean (fig. 8.7). En el xilema del vástago de muchas monocotiledóneas los elementos inactivos, estirados, están parcialmente colapsados pero no obliterados; en vez aparecen en su lugar canales abiertos, llamados lagunas protoxilemáticas, rodeadas por células parenquimáticas (cap. XI). Si se conservan en los cortes, las paredes secundarias de las células traqueales inactivas pueden verse a lo largo del margen de la laguna.

El metaxilema es algo más complejo que el protoxilema y puede contener fibras, además de elementos traqueales y células parenquimáticas. Las células parenquimáticas pueden estar dispersas entre los elementos traqueales o aparecer en filas radiales que parecen radios. Los cortes longitudinales las muestran como células parenquimáticas axiales. La seriación radial que a menudo se encuentra en el metaxilema y también en el protoxilema ha dado origen en la literatura a una tendencia equivocada: interpretar el xilema primario de muchas plantas como secundario, porque la seriación radial es un rasgo importan-

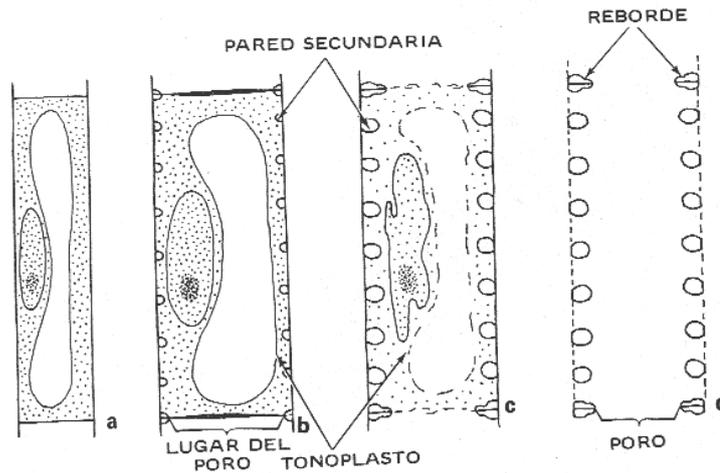


Figura 8.9. Diagramas que ilustran el desarrollo de un miembro de vaso con un espesamiento secundario helicoidal. *a*, célula sin pared secundaria. *b*, célula que ha alcanzado el ancho total, su núcleo se ha agrandado, se ha empezado a depositar la pared secundaria, la pared primaria en el lugar del poro ha aumentado de espesor. *c*, célula en la etapa de lisis: espesamiento secundario completado, tonoplasto roto, núcleo deformado, pared en el lugar del poro parcialmente desintegrada. *d*, célula madura sin protoplasto, poros abiertos en ambos extremos, pared primaria parcialmente hidrolizada entre los espesamientos secundarios.

te de los tejidos vasculares secundarios.

Los elementos traqueales del metaxilema son retenidos luego de haberse completado el crecimiento primario, pero dejan de funcionar luego que se produce algo de xilema secundario. En las plantas que carecen de crecimiento secundario el metaxilema sigue funcionando en los órganos maduros de las plantas.

La pared celular de los elementos traqueales primarios

Las células de los elementos traqueales primarios tienen una variedad de espesamientos de pared secundaria. Las diferentes formas de paredes aparecen en series ontogenéticas específicas que indican un aumento progresivo en la exten-

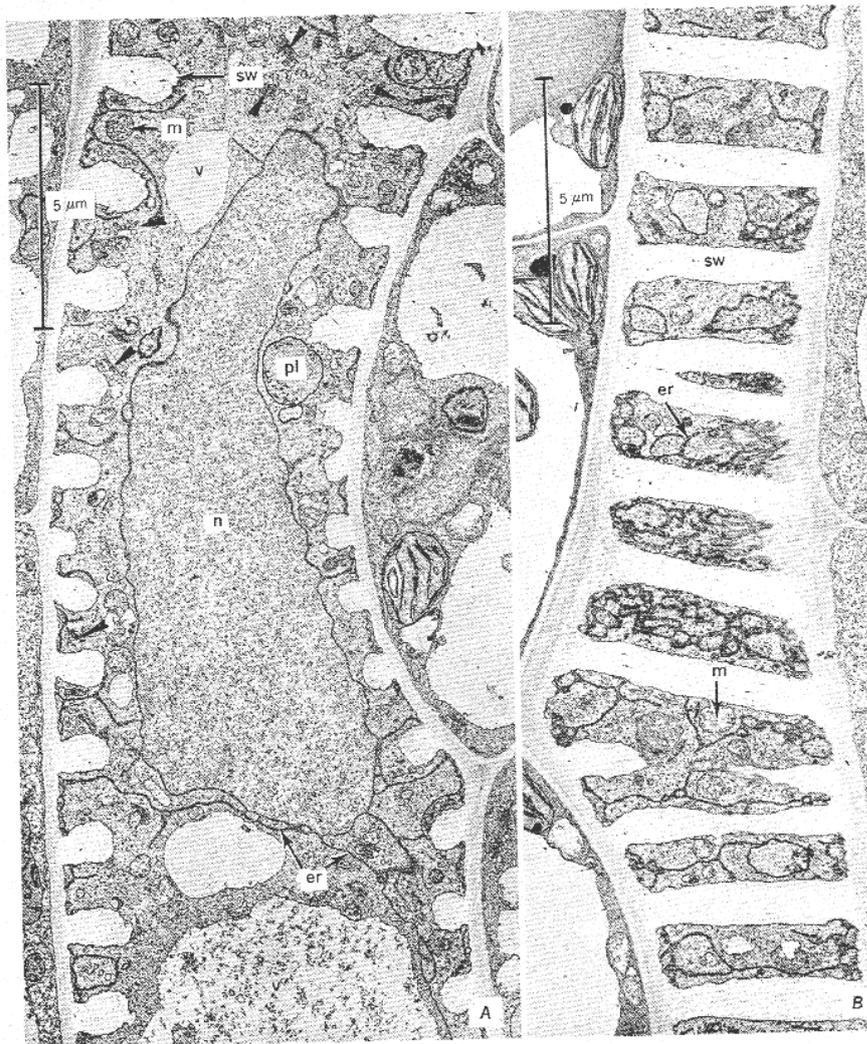


Figura 8.10. Elementos traqueales en diferenciación en una lámina foliar de remolacha azucarera (*Beta vulgaris*). El espesamiento secundario es helicoidal con transición al escalariforme. *A*, corte a través del lumen celular. *B*, corte a través del espesamiento secundario. Detalles: *m*, mitocondria; *n*, núcleo; *pl*, plasto; *sw*, pared secundaria; *er*, retículo endoplásmico; *v*, vacuola; flechas, dictiosomas.

si3n de la superficie de pared primaria cubierto por material de pared secundaria (fig. 8.8). En los elementos traqueales tempranos las paredes secundarias pueden semejar anillos no conectados unos con otros (espesamientos *anulares*). Los elementos que se diferencian luego tienen espesamientos *helicoidales* (*espirales*). Luego le siguen c3lulas con espesamientos que pueden caracterizarse como h3lices con vueltas interconectadas (espesamientos *escalariformes*). Estos est3n seguidos por c3lulas con espesamientos como redes o *reticulados* y finalmente por elementos *punteados*.

No todos los tipos de espesamientos secundarios est3n necesariamente representados en el xilema primario de una planta dada o de una parte de la planta, y se suceden gradualmente los diferentes tipos de estructura de la pared. Los espesamientos anulares pueden estar interconectados aqu3 y all3; los espesamientos anulares y helicoidales, o helicoidales y escalariformes pueden combinarse en la misma c3lula; la diferencia entre escalariforme y reticulado es a veces tan

tenue que el espesamiento puede llamarse m3s bien escalariforme-reticulado. Los elementos punteados tambi3n se entremezclan con el tipo ontog3netico m3s precoz. Las aperturas en el ret3culo escalariforme de pared secundaria pueden ser comparables a puntuaciones, especialmente si tienen una incipiente ar3ola. Un levantamiento semejante a una ar3ola de la pared secundaria es com3n en los diversos tipos de pared secundaria del xilema primario. Anillos, h3lices y bandas de los espesamientos escalariforme-reticulados pueden estar conectados con la pared primaria por bases angostas, de modo que las capas de pared secundaria se ensanchan hacia el lumen de la c3lula y se arquean sobre las partes expuestas de la pared primaria (fig. 8.12, A).

El hecho de que los espesamientos de pared secundaria del xilema primario se sucedan gradualmente hace imposible asignar en forma coherente tipos precisos de espesamiento de pared al protoxilema y al metaxilema.

Frecuentemente los primeros elementos tra-

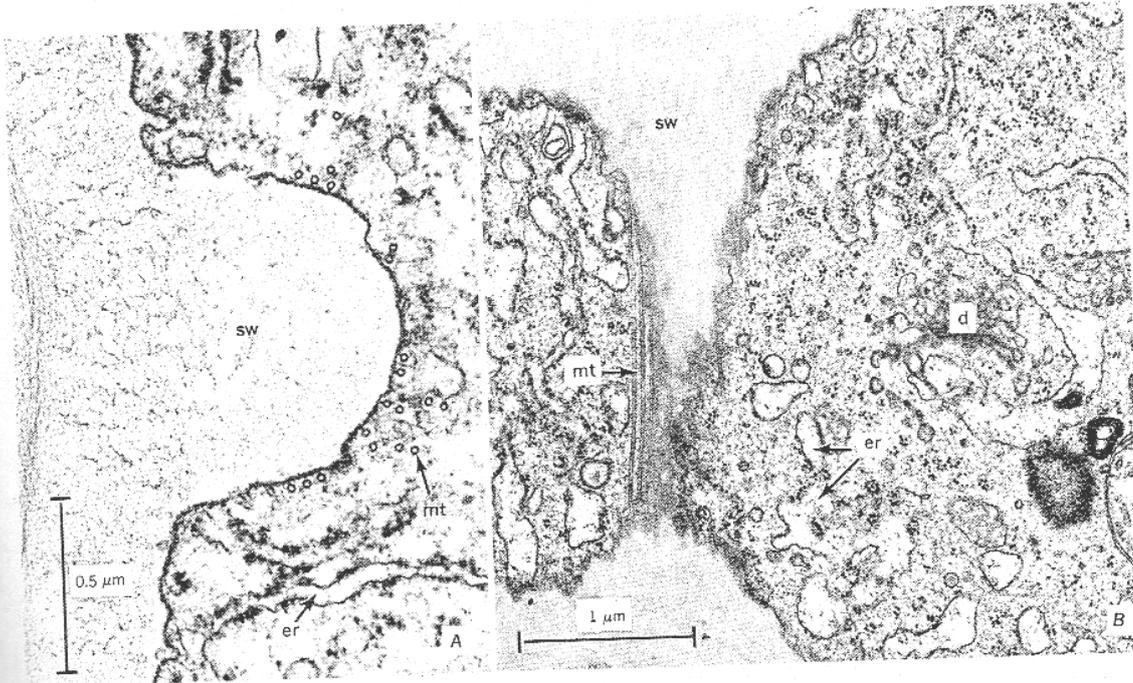


Figura 8.11. Partes de elementos traqueales en diferenciaci3n de hojas de A, poroto (*Phaseolus vulgaris*) y B, remolacha azucarera (*Beta vulgaris*). Microt3bulos asociados con el espesamiento secundario se ven en corte transversal en A, en corte longitudinal en B. Detalles: d, dictiosoma; sw, pared secundaria; mt, microt3bulo; er, reticulo endopl3smico.

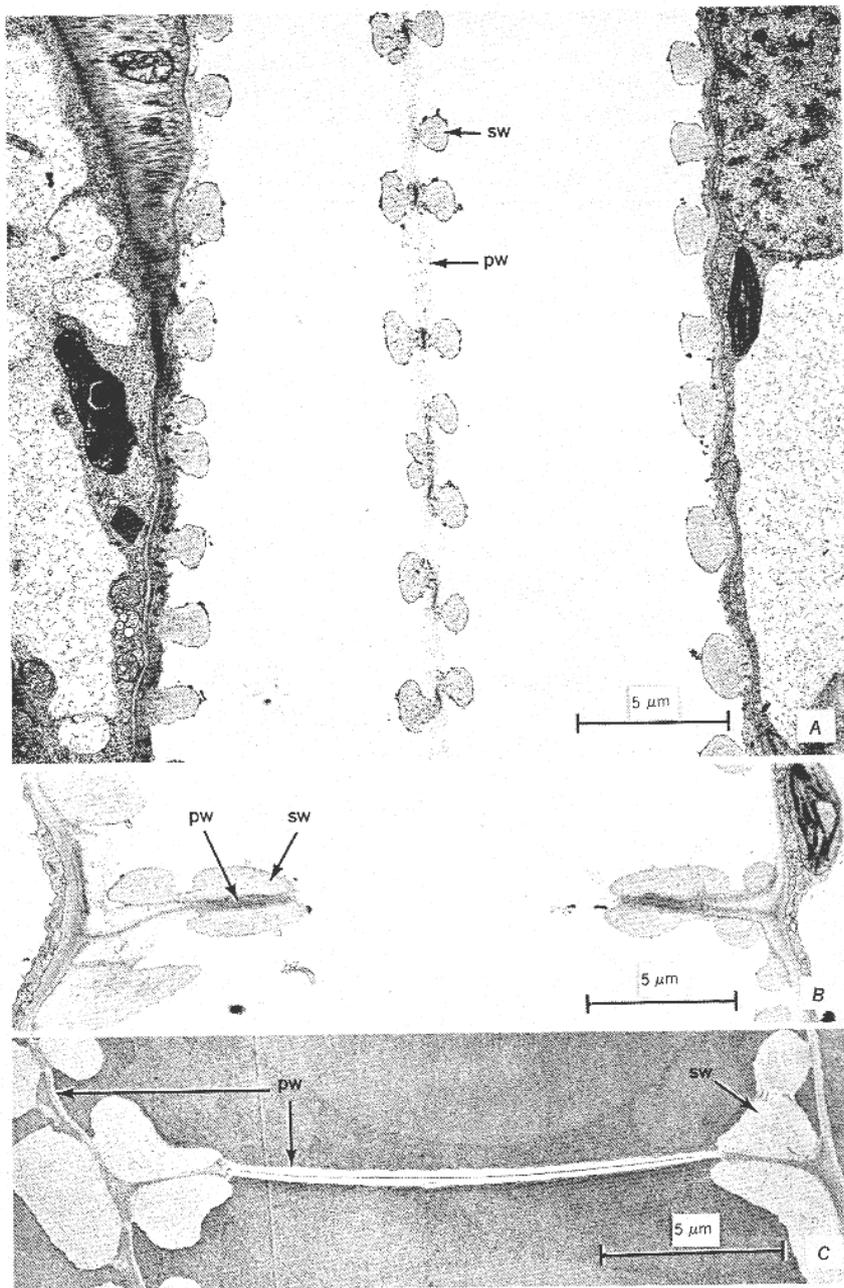


Figura 8.12. Partes de elementos traqueales en cortes longitudinales de hojas de *A*, *B*, tabaco (*Nicotiana tabacum*) y *C*, poroto (*Phaseolus vulgaris*) mostrando detalles de paredes. En *A*, la pared entre dos elementos traqueales (centro) ilustra el efecto de la hidrólisis sobre la pared primaria entre los espesamientos secundarios: la pared primaria está reducida a fibrillas. En *B*, la perforación de la pared terminal está delimitada por un reborde en el cual hay espesamiento secundario. En *C*, la pared primaria en el lugar del poro no ha desaparecido aún. Es considerablemente más gruesa que la pared primaria en cualquier otra parte y está sustentada por un reborde con espesamiento secundario. Detalles: *pw*, pared primaria; *sw*, pared secundaria.

queales que maduran, es decir los elementos del protoxilema, tienen las cantidades mínimas de material de pared secundaria. Predominan los espesamientos anulares y helicoidales. Estos tipos de espesamientos no impiden materialmente el estiramiento de los elementos del protoxilema maduro durante el crecimiento en extensión del cuerpo de la planta. La evidencia de que dicho alargamiento tiene lugar se pone de manifiesto con el aumento de la distancia entre los anillos de los elementos del xilema más antiguos, la inclinación de los anillos, y el estiramiento de las hélices (fig. 8.8, a).

El metaxilema (en el sentido de tejido xilemático que madura después del crecimiento en extensión) puede tener elementos helicoidales, escalariformes, reticulados y punteados; pueden faltar uno o más tipos de espesamiento. Si hay muchos elementos con espesamientos helicoidales, las hélices de los elementos sucesivos son menos y menos empinadas, lo que sugiere que durante el desarrollo de los elementos tempranos del metaxilema se produce algún estiramiento.

Existe una evidencia convincente de que el tipo de espesamiento de pared en el xilema primario está determinado por el ambiente interno en el cual estas células se diferencian. Los espesamientos anulares se desarrollan cuando el xilema comienza a madurar antes de que tenga lugar la extensión máxima de la parte de la planta, como, por ejemplo, en los vástagos de plantas que se alargan normalmente (fig. 8.8, a, nudos 3-5); pueden faltar si los primeros elementos maduran luego de que este crecimiento se complete como es común en las raíces. Si se suprime el alargamiento de una parte de la planta antes de que los primeros elementos del xilema maduren, uno o más de los tipos ontogénicos tempranos de espesamientos faltan. Por el contrario, si el alargamiento es estimulado, como por ejemplo por etiolamiento, aparecen más del número usual de elementos con espesamientos anulares y helicoidales.

De acuerdo con un estudio amplio del protoxilema y metaxilema maduro y en desarrollo de las angiospermas,⁶ los elementos con espesamientos secundarios más extensos que los representados por un helicoide depositan pared secundaria en dos etapas. Primero, se construye un marco helicoidal (pared secundaria de primer orden). Luego se deposita material adicional de pared secundaria como láminas o cordones, o

ambos entre las vueltas de la hélice (pared secundaria de segundo orden). Esto puede utilizarse para explicar el efecto del ambiente sobre el dibujo de la pared en función de la inhibición o de la inducción de un depósito de pared secundaria de segundo orden, según las circunstancias.

La transición gradual de uno a otro tipo de espesamiento de los elementos traqueales no está limitado al xilema primario. La delimitación del xilema primario y secundario puede ser también vaga. Para reconocer el límite de los dos tejidos es necesario considerar muchas características, entre ellas la longitud de las células traqueales —los últimos elementos primarios son típicamente más largos que los primeros secundarios— y la organización del tejido, particularmente el aspecto de la combinación de los sistemas radial y axial, característica del xilema secundario. A veces el aspecto de una o más características indicadoras del xilema secundario pueden retrasarse, fenómeno conocido como la pedomorfosis.⁹

En el xilema primario, los elementos del protoxilema pueden ser los más angostos, pero no necesariamente. Los elementos del metaxilema que se diferencian sucesivamente son a menudo cada vez más anchos, mientras que las primeras células del xilema secundario pueden ser más bien angostas, y así se distinguen aquellas del metaxilema de células anchas recién formado.

En conjunto, sin embargo, es difícil hacer distinciones precisas entre categorías de desarrollo sucesivas de los tejidos.

DIFERENCIACION DE LOS ELEMENTOS TRAQUEALES

Durante la etapa del crecimiento celular y del depósito de pared secundaria el protoplasto vivo está relacionado con el fenómeno de la diferenciación (fig. 8.9, a, b). El protoplasto contiene todo el complemento de orgánulos incluyendo un núcleo y vacuolas limitadas por el tonoplasto. Se sabe que el núcleo se vuelve poliploide y aumenta de tamaño.²² El retículo endoplásmico (RE) se ve en numerosos perfiles a lo largo, y especialmente entre, los espesamientos de pared secundaria (fig. 8.10). Este sistema de membranas puede estar relacionado con la canalización de los materiales hacia los lugares de depósito activo de pared, excluyén-

dolos de otros lugares. Los dictiosomas son también conspicuos (fig. 8.10, A, puntas de flechas, 8.11, B). El marcado radiactivo del citoplasma indica que el RE y los dictiosomas están asociados con la incorporación de material en la pared,³¹ posiblemente por medio de vesí-

culas que se mueven hacia la periferia de la célula, se unen con el plasmalema y liberan sus contenidos junto a la pared (cap. IV). Estas deducciones, sin embargo, fueron hechas sobre la base de imágenes estáticas y necesitan confirmación.²⁸

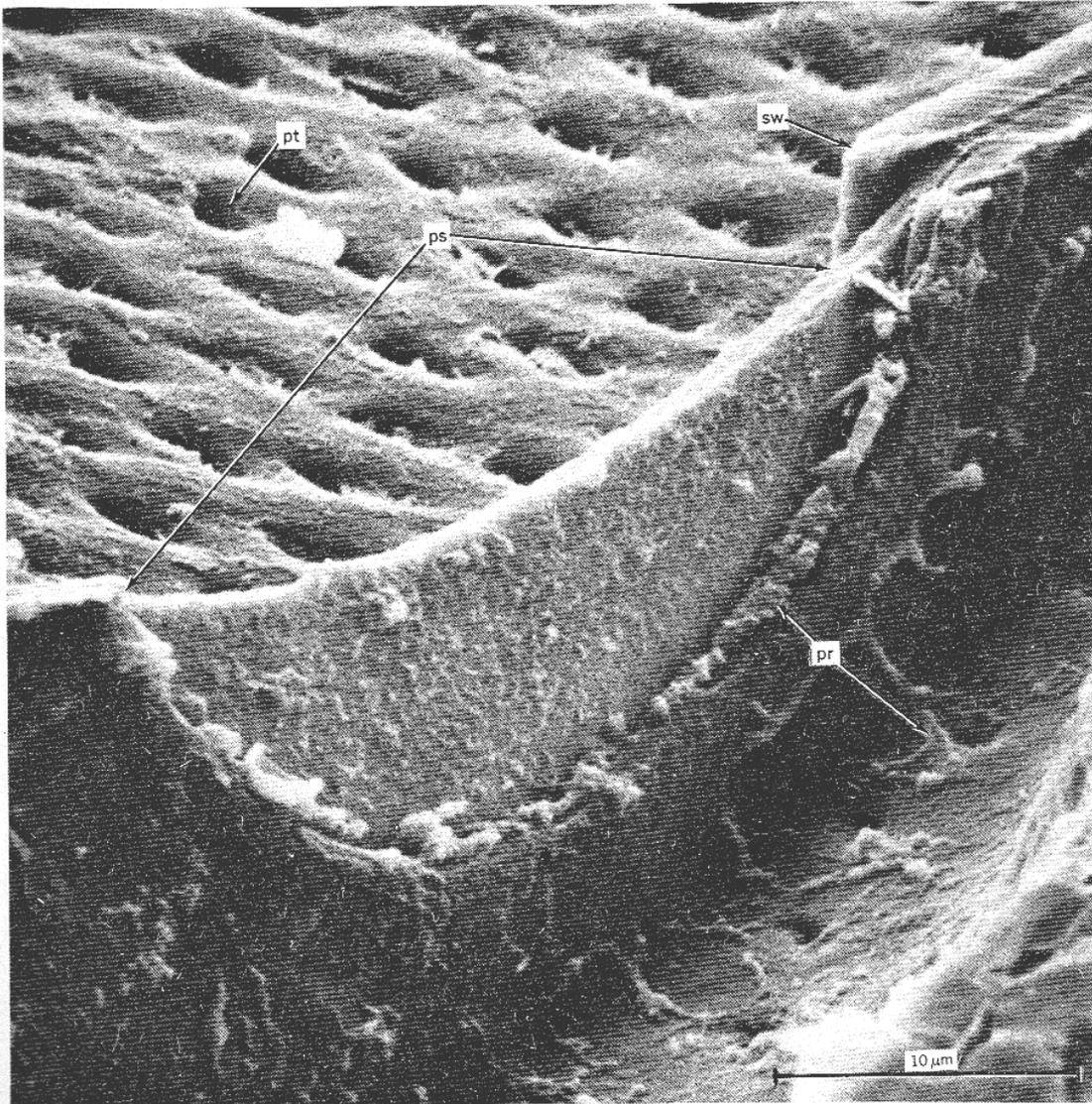


Figura 8.13. Vista con el microscopio electrónico de barrido de la mitad de una placa de perforación potencial de un vaso de la madera de *Knightia excelsa*. Aún hay pared primaria en el lugar del poro. Detalles: *ps*, lugar del poro; *pr*, protoplasto seco; *sw*, pared secundaria del reborde de la placa de perforación, *pt*, puntuación en la pared lateral. (Gentileza del Dr. B. A. Meylan. De B. A. Meylan y B. G. Butterfield.²⁵)

Los microtúbulos están prominentemente desplegados durante el crecimiento de la pared celular. Al principio, están dispersos uniformemente a lo largo de toda la pared, pero luego se concentran en bandas en los lugares de los espesamientos secundarios³⁰ (fig. 8.11). La impor-

tancia de la asociación de los microtúbulos con la pared en crecimiento ha sido examinada experimentalmente. El tratamiento con colchicina, que hace desaparecer los microtúbulos, provoca irregularidades conspicuas en la forma y distribución de los espesamientos de pared (cap. IV).

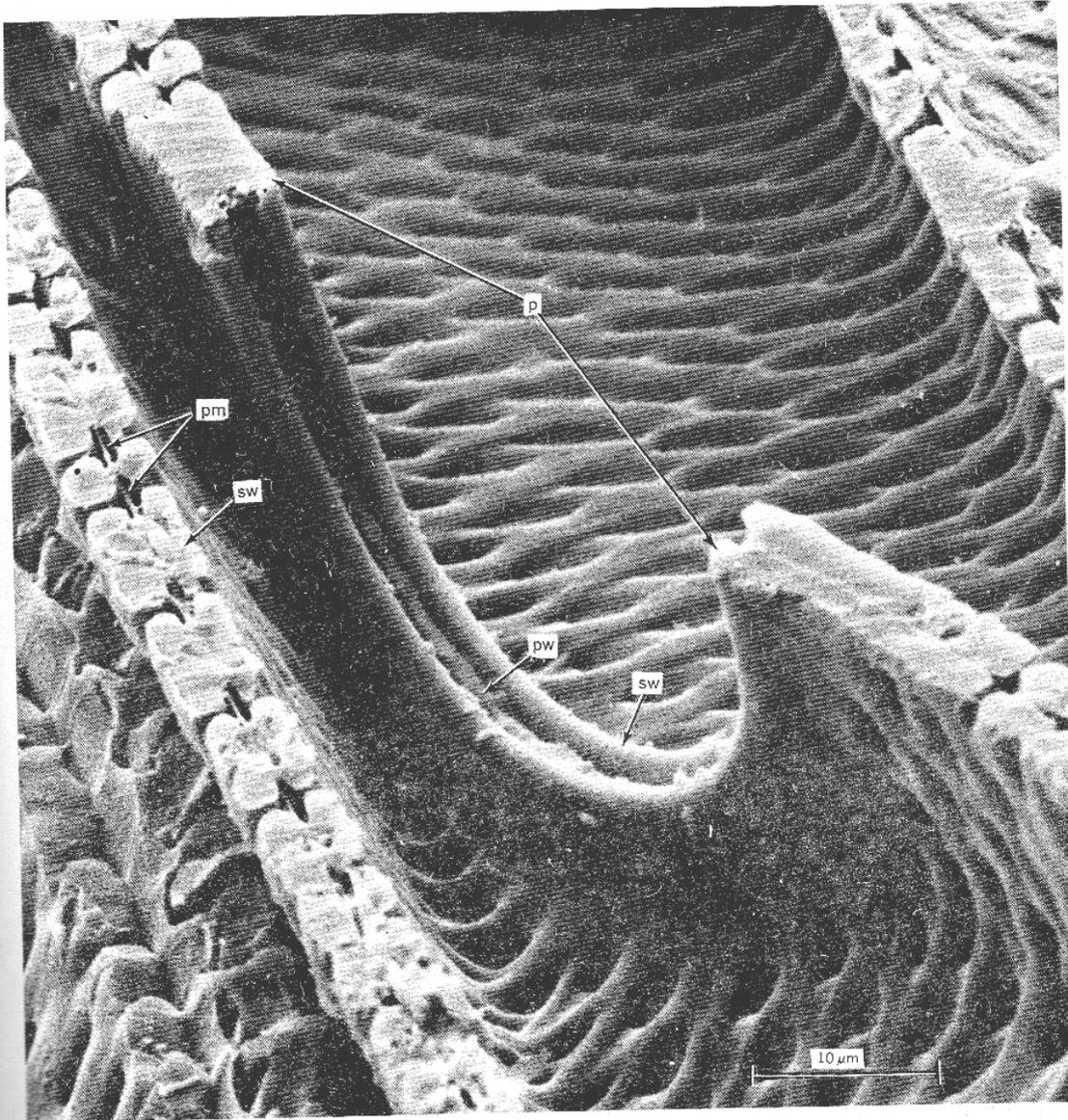


Figura 8.14. Vista con el microscopio electrónico de barrido de la mitad de una placa de perforación madura de un vaso de la madera de *Knightia excelsa*. Detalles: pm, membranas de las puntuaciones en pares de puntuaciones sobre una pared lateral; p, perforación; pw, pared primaria en el reborde incluida en sw, pared secundaria. (Gentileza del Dr. B. A. Meylan. De B. A. Meylan y B. G. Butterfield.²⁵)

Una vez que se ha depositado la pared secundaria, la célula entra en la etapa caracterizada por el fenómeno de lisis que afecta al protoplasto y ciertas partes de la pared celular. Parece que las vacuolas actúan como los lisosomas (cap. III) al suministrar las enzimas hidrolíticas para la autodigestión. El citoplasma está expuesto a las hidrolasas posiblemente por la ruptura del tonoplasto³⁷ (fig. 8.9, c). Las hidrolasas alcanzan también a las paredes de la célula y atacan a las partes de la pared primaria que no están cubiertas por capas de pared secundaria lignificada. Las paredes laterales son parcialmente digeridas. La remoción de los componentes no celulósicos deja una fina red de microfibrillas de celulosa²⁸ (fig. 8.12, A). En los lugares de las perforaciones, desaparece esta parte de la pared primaria (figs. 8.9, d y 8.12, B).

La pared que ocupa el lugar de la futura perforación está claramente separada de la pared secundaria (figs. 8.12, C y 8.13). Es más gruesa que la pared primaria en las otras partes y en cortes delgados no teñidos es mucho más blanca que las otras partes de la pared de la misma célula (fig. 8.12, C). La eliminación de esta pared (fig. 8.14) parece hacerse por un proceso de disolución gradual indicado por la aparición de pequeños agujeros antes de la degradación final.²⁵ En una placa de perforación escalariiforme lisada se han visto delgadas redes de fibrillas tendidas a través de angostas perforaciones.⁷ Como las redes no están presentes en el tejido conductor se supone que son eliminadas por la corriente transpiratoria.

La diferenciación de los elementos traqueales es estudiada frecuentemente para aclarar las relaciones causales en la morfogénesis.^{14,15} Muchos estudios morfogenéticos han suministrado la evidencia de un control hormonal en la diferenciación del xilema. La auxina proveniente de hojas en desarrollo es normalmente el factor limitativo de la diferenciación del xilema durante la regeneración de las conexiones de los haces vasculares cortados. No hay regeneración si la hoja y la yema situadas encima de la herida son suprimidas pero la hay si la parte restante se cubre con lanolina que contenga auxina. La regeneración está polarizada en relación con la polaridad del movimiento de la auxina. La diferenciación del xilema puede inducirse en cultivos de tejidos injertando yemas en tejido calloso o tratando estos últimos con auxinas. La diferenciación normal del xilema está también

limitada por las auxinas, y puede ser considerablemente estimulada por la adición de sustancias de crecimiento a las hojas jóvenes o a la solución de cultivo.

Utilizando los resultados de trabajos experimentales y observaciones sobre el desarrollo del xilema normal, los investigadores discuten los probables pasos fundamentales en la diferenciación de los elementos traqueales. Generalmente la célula que va a transformarse en elemento traqueal se origina por división celular. Algunos autores sugieren que la mitosis y la síntesis asociada de ADN son necesarias para que se inicie la diferenciación del xilema.³⁴ Esta concepción es sin embargo cuestionada, porque en explantos de cultivos de tejido de médula de *Lactuca sativa* se encontró que los vasos de las heridas se diferenciaban antes de la síntesis de ADN o de la división celular.³⁵ La futura célula traqueal formada por la división celular se agranda. Durante este paso el ADN puede sintetizarse en relación con una reduplicación endomitótica de los cromosomas.²² Hay razones para pensar que también en este momento se producen la síntesis de la proteína y el material de pared primaria. En el paso siguiente, el material de pared secundaria se sintetiza, se deposita contra la pared primaria y se lignifica. Durante los pasos descritos hasta aquí, en los cuales el protoplasto vivo participa activamente en los cambios metabólicos, los acontecimientos específicos son regulados por hormonas específicas.³⁴ Una vez que se ha depositado la pared secundaria los fenómenos de lisis se hacen dominantes en la célula. El protoplasto se desintegra, se forman perforaciones en la pared de un miembro de vaso, y las membranas de las puntuaciones se reducen a redes de fibrillas. La célula se ha hecho apta para la conducción.

REFERENCIAS

1. Bailey, I. W. Evolution of the tracheary tissue in land plants. *Amer. J. Bot.* 60:4-8. 1953.
2. Bailey, I. W. *Contributions to plant anatomy*. Waltham, Massachusetts, The Chronica Botanica Co. 1954.
3. Bailey, I. W. The potentialities and limitations of wood anatomy in the study of

- the phylogeny and classification of angiosperms. *J. Arnold Arb.* 38:243-254. 1957.
4. Bailey, I. W. Additional notes on the vesselless dicotyledon, *Amborella trichopoda* Baill. *J. Arnold Arb.* 38:374-378. 1957.
 5. Bailey, I. W., and L. M. Srivastava. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae. IV. The fusiform initials of the cambium and the form and structure of their derivatives. *J. Arnold Arb.* 43:187-202. 1962.
 6. Bierhorst, D. W., and P. M. Zamora. Primary xylem elements and element associations of angiosperms. *Amer. J. Bot.* 52:657-710. 1965.
 7. Butterfield, B. G., and B. A. Meylan. Scleriform perforation plate development in *Laurelia novae-zealandiae* A. Cunn.: a scanning electron microscope study. *Aust. J. Bot.* 20:253-259. 1972.
 8. Carlquist, S. *Comparative plant anatomy*. New York, Holt, Rinehart and Winston. 1961.
 9. Carlquist, S. A theory of pedomorphosis in plants. *Phytomorphology* 12:30-45. 1962.
 10. Chattaway, M. M. Morphological and functional variations in the rays of pored timbers. *Aust. J. Sci. Res. Ser. B., Biol. Sci.* 4:12-29. 1951.
 11. Chattaway, M. M. Crystals in woody tissues. Part I. *Trop. Woods* (102):55-74. 1955.
 12. Cheadle, V. I. Independent origin of vessels in the monocotyledons and dicotyledons. *Phytomorphology* 3:23-44. 1953.
 13. Cheadle, V. I. Research on xylem and phloem—progress in fifty years. *Amer. J. Bot.* 43:719-731. 1956.
 14. Cutter, E. G. *Plant anatomy: experiment and interpretation*. Part I. *Cells and tissues*. London, Edward Arnold Ltd. 1969.
 15. Esau, K. *Vascular differentiation in plants*. New York, Holt, Rinehart and Winston. 1965.
 16. Fahn, A. Metaxylem elements in some families of the Monocotyledoneae. *New Phytol.* 53:530-540. 1954.
 17. Fahn, A., and B. Leshem. Wood fibres with living protoplasts. *New Phytol.* 62:91-98. 1963.
 18. Frison, E. De la présence d'amidon dans le lumen des fibres du bois. *Bull. Agr. Congo Belge Brussels.* 39:869-874. 1948.
 19. Greenidge, K. N. H. An approach to the study of vessel length in hardwood species. *Amer. J. Bot.* 39:570-574. 1952.
 20. Gregory, S. G., and J. A. Petty. Valve action of bordered pits in conifers. *J. Exp. Bot.* 24:763-767. 1973.
 21. Harris, J. M. Heartwood formation in *Pinus radiata* (D. Don.). *New Phytol.* 53:517-524. 1954.
 22. Innocenti, A. M., and S. Avanzi. Some cytological aspects of the differentiation of metaxylem in the root of *Allium cepa*. *Caryologia* 24:283-292. 1971.
 23. Jane, F. W. *The structure of wood*. 2nd ed. Revised by K. Wilson and D. J. B. White. London, Adam & Charles Black. 1970.
 24. Lemesle, R. Les éléments du xylème dans les Angiospermes à caractères primitifs. *Bull. Soc. Bot. France* 103:629-677. 1956.
 25. Meylan, B. A., and B. G. Butterfield. Perforation plate development in *Knightia excelsa* R. Br.: a scanning electron microscope study. *Aust. J. Bot.* 20:79-86. 1972.
 26. Milburn, J. A., and P. A. K. Covey-Crump. A simple method for determination of conduit length and distribution in stems. *New Phytol.* 70:427-434. 1971.
 27. Money, L. L., I. W. Bailey, and B. G. L. Swamy. The morphology and relationships of the Monimiaceae. *J. Arnold Arb.* 31:372-404. 1950.
 28. O'Brien, T. P. Primary vascular tissues. In: *Dynamic aspects of plant ultrastructure*. A. W. Robards, ed. Chapter 12, pp. 414-440. London, McGraw-Hill Book

- Company (UK) Limited. 1974.
29. Panshin, A. J., and C. de Zeeuw. *Textbook of wood technology*. Vol. I. *Structure, identification, uses, and properties of the commercial woods of the United States and Canada*. New York, McGraw-Hill Book Company. 1970.
 30. Pickett-Heaps, J. D. Incorporation of radioactivity into wheat xylem walls. *Planta* 71:1-14. 1966.
 31. Pickett-Heaps, J. D. Xylem wall deposition. Radioautographic investigations using lignin precursors. *Protoplasma* 65:181-205. 1968.
 32. Scurfield, G., A. J. Michel, and S. R. Silva. Crystals in woody stems. *Bot. J. Linn. Soc.* 66:277-289. 1973.
 33. Stewart, C. M. Excretion and heartwood formation in living trees. *Science* 153:1068-1074. 1966.
 34. Torrey, J. G., D. E. Fosket, and P. K. Hepler. Xylem formation: a paradigm of cytodifferentiation in higher plants. *Amer. Sci.* 59:338-352. 1971.
 35. Turgeon, R. Differentiation of wound vessel members without DNA synthesis, mitosis or cell division. *Nature* 257:806-808. 1975.
 36. Wardrop, A. B., and H. E. Dadswell. The cell wall structure of xylem parenchyma. *Aust. J. Sci. Res. Ser. B., Biol. Sci.* 5:223-236. 1952.
 37. Wodzicki, T. J., and C. L. Brown. Organization and breakdown of the protoplasts during maturation of pine tracheids. *Amer. J. Bot.* 60:631-640. 1973.