

Morfología de Plantas Vasculares

Tema 18: ESTRUCTURA SECUNDARIA DE TALLO

18.1. Estructura secundaria de tallo

La mayoría de las Pteridofitas y Monocotiledóneas conservan la estructura primaria de tallo durante toda su vida. Muchas Pteridofitas extinguidas tenían estructura secundaria, actualmente sólo los géneros *Isoetes* y *Botrychium* presentan algún crecimiento secundario, bastante anómalo en el primer género.

Entre las Monocotiledóneas la estructura secundaria es excepcional, producida por un cámbium de naturaleza diferente. En cambio las Gimnospermas y Eudicotiledóneas leñosas desarrollan estructura secundaria, es decir que se agregan tejidos vasculares y protectores adicionales en tallo y raíz. En las hojas, el crecimiento secundario se reduce al pecíolo y a la vena media.

Los tejidos secundarios se producen en dos meristemas laterales de forma cilíndrica:
1) **cámbium** que origina tejidos vasculares secundarios, y
2) **felógeno** que origina el tejido de protección secundario.

Algunas Eudicotiledóneas herbáceas (Ranunculaceae) o angiospermas basales (Nelumbonaceae, Nymphaeaceae) no producen tejidos secundarios, y su sistema vascular se parece al de las Monocotiledóneas, ya que tienen haces vasculares cerrados dispuestos en dos o más ciclos.

Corte transversal de tallo de *Ulmus pumila* (olmo)

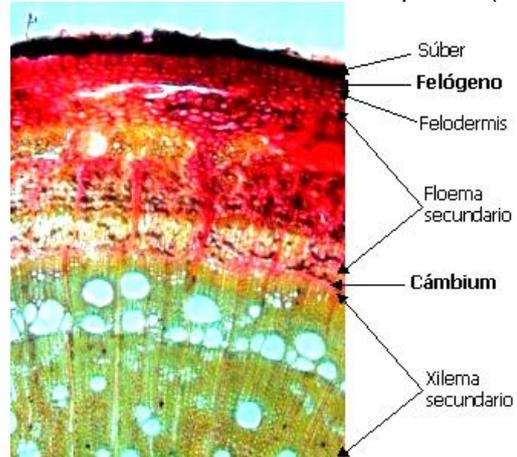
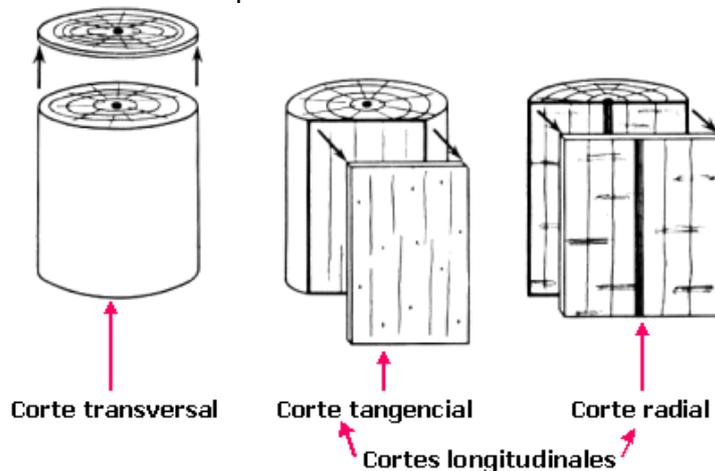


Imagen de [Histología Vegetal](#)

La estructura secundaria de tallo se estudia observando el tronco según 3 planos de corte: **transversal**, **longitudinal radial** y **longitudinal tangencial**.

Planos de corte para estudiar la estructura secundaria

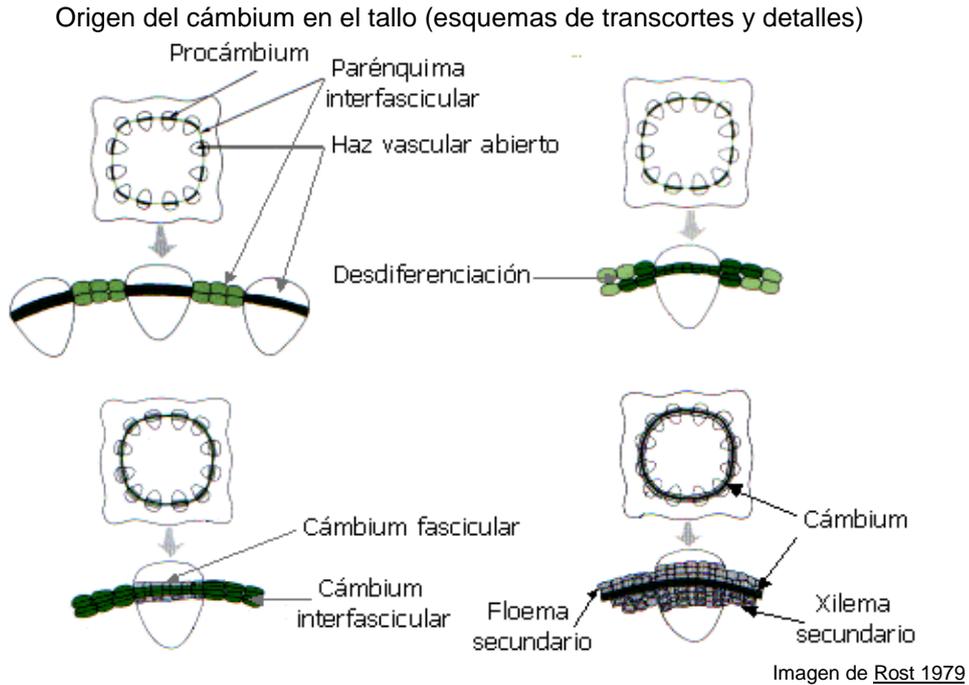


Esquemas de [Camefort](#)

CÁMBIUM

ORIGEN

Una vez terminado el crecimiento primario de la planta, parte del procámbium permanece en estado meristemático en los haces conductores, y luego se convierte en cámbium. Este cámbium se denomina **fascicular** porque se encuentra en los haces vasculares primarios. Los arcos de cámbium fascicular son luego conectados por el cámbium **interfascicular**, que se forma por dediferenciación de células del parénquima interfascicular. Esta dediferenciación comienza cerca de los haces conductores y enseguida se extiende lateralmente hacia el parénquima interfascicular.



FORMA Y LOCALIZACION

El cámbium se halla localizado entre el floema y el xilema secundario; en tallos y raíces tiene la forma de un cilindro, en las hojas queda reducido a una o varias bandas de células.

Localización del cámbium y los tejidos vasculares en un tronco

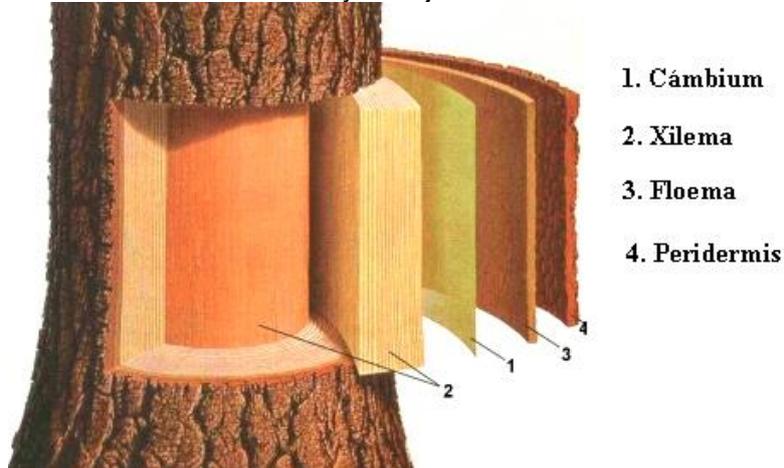


Imagen de <http://www2.cdepot.net/~walsen/worldofscience/index.html>

18.2. Tipos de Crecimiento secundario

Se diferencian varios tipos de crecimiento secundario en los tallos, según la morfología del cámbium y el tipo de actividad que desarrolla.

1) **Cámbium cilíndrico**, formado por el desarrollo de cámbium fascicular e interfascicular.

1A) Forma xilema hacia adentro y floema hacia afuera, en toda su extensión . Los tejidos vasculares secundarios forman un cilindro continuo, con radios medulares estrechos. Ej: Gimnospermas: *Pinus*; Eudicotiledóneas leñosas: *Ricinus*, *Salix*, *Sambucus*, *Tilia*; algunas Eudicotiledóneas herbáceas: *Hibiscus cannabinus*, *Pelargonium*, *Helianthus*

Tipos de crecimiento secundario en el tallo según la actividad del cámbium

1. Cilindro continuo de cámbium

A. Floema y xilema cilíndricos

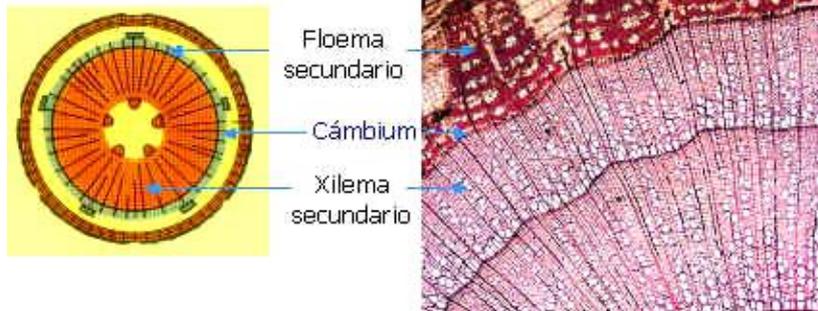


Foto de http://www.uri.edu/.../bio/plant_anatomy/images/

1B) El cámbium fascicular forma xilema y floema, pero el cámbium interfascicular forma sólo parénquima radiomedular, muy ancho, y por consiguiente los tejidos vasculares secundarios también están divididos en cordones. Es típico de lianas: *Aristolochia*, *Vitis*, *Anredera*.

Tipos de crecimiento secundario en el tallo según la actividad del cámbium

1. Cilindro continuo de cámbium

B. Tejidos vasculares en cordones

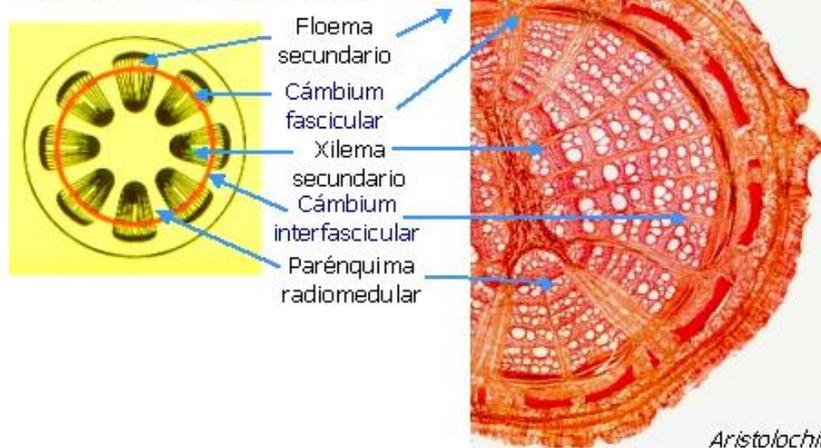
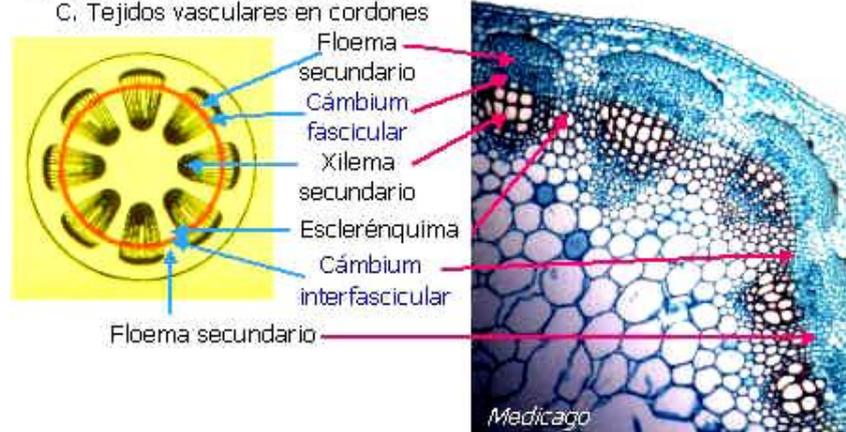


Foto de Marsh Sundberg, <http://www.botany.org/PlantImages/>

1C) En muchas Leguminosas herbáceas como *Medicago sativa* (alfalfa), *Lotus corniculatus* y Lamiáceas: *Coleus*, el cámbium interfascicular forma principalmente esclerénquima hacia adentro y una pequeña cantidad de floema con escasos elementos cribosos hacia afuera.

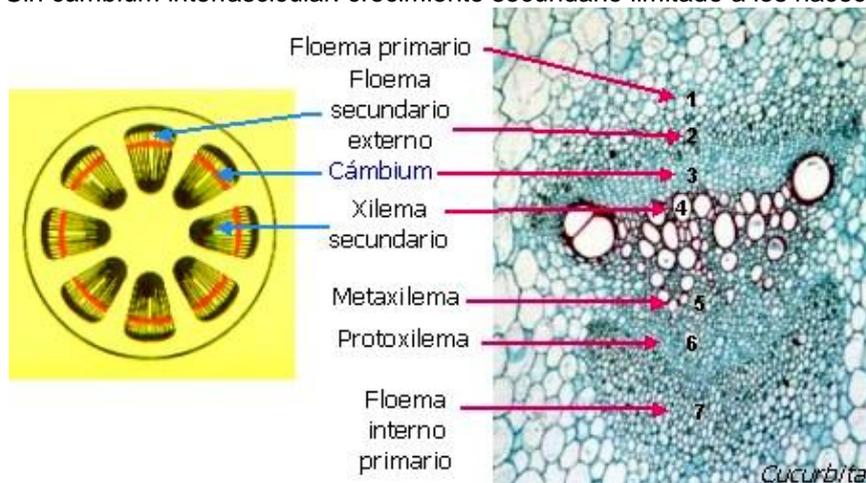
Tipos de crecimiento secundario en el tallo según la actividad del cámbium

1. Cilindro continuo de cámbium
- C. Tejidos vasculares en cordones



2) No se forma cámbium interfascicular, solo hay cámbium fascicular; el crecimiento secundario queda limitado a los haces vasculares. Se presenta en algunas eudicotiledóneas herbáceas como *Cucurbita*, en plantas suculentas como las Cactáceas y algunas especies de *Euphorbia*. En *Cucurbita* sólo el floema externo tiene crecimiento secundario.

- Tipos de crecimiento secundario en el tallo según la actividad del cámbium
2. Sin cámbium interfascicular: crecimiento secundario limitado a los hacesillos

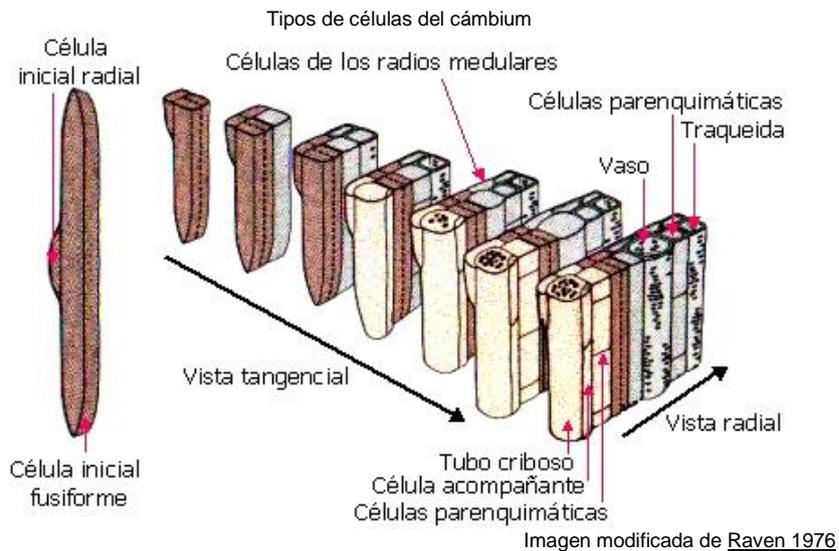


18.3. Estructura del Cámbium

El cámbium contiene dos tipos de células:

1) **Iniciales fusiformes:** alargadas, aplanadas tangencialmente, aproximadamente prismáticas en su parte media y en forma de cuña en los extremos. El extremo aguzado de la cuña se ve en sección tangencial, y el extremo truncado en sección radial. Originan todas las células del sistema vertical del xilema y floema; su eje mayor se orienta paralelamente al eje mayor del órgano donde se encuentran. En el xilema originan: vasos, traqueidas, fibras y parénquima xilemático. En el floema forman: tubos cribosos, células cribosas, fibras y parénquima floemático.

2) **iniciales radiales:** mucho más cortas, casi isodiamétricas y relativamente pequeñas. Originan las células parenquimáticas de los radios medulares, que componen el sistema horizontal del xilema y el floema.



DIVISIÓN DE LAS CÉLULAS INICIALES.

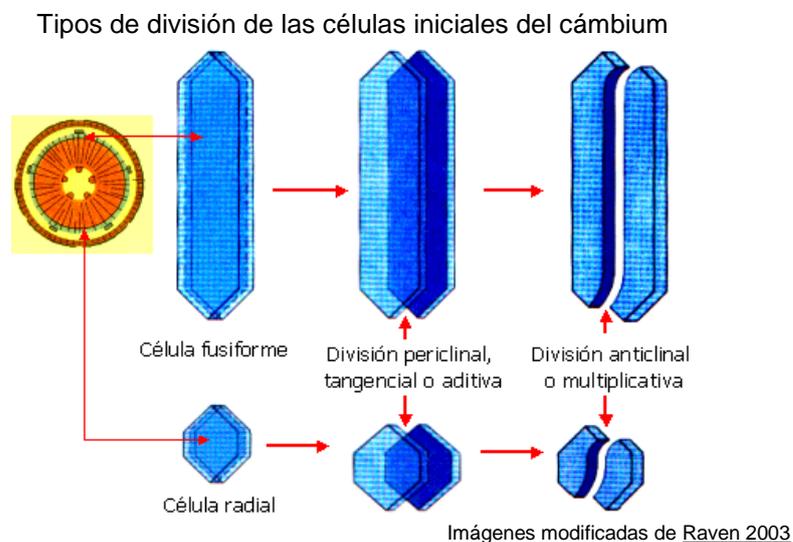
Las células iniciales del cámbium se dividen de dos maneras:

1) **Divisiones aditivas** o periclinales, a lo largo del plano tangencial, para formar células derivadas, que hacia adentro se diferenciarán en células del xilema, y hacia afuera se diferenciarán en células del floema. Estas divisiones son repetidas y ésa es la causa de que las células se dispongan en filas radiales. Pueden ocurrir también en un número variable de células derivadas.

El máximo de divisiones aditivas se alcanza unas pocas semanas después que se reactiva el cámbium.

Tanto en las coníferas como en las eudicotiledóneas el incremento anual de xilema es normalmente más amplio que el correspondiente de floema.

2) **Divisiones multiplicativas:** anticlinales, a lo largo de planos radiales, para aumentar el número de células; como el xilema va creciendo en espesor, el cámbium debe aumentar de circunferencia. En el cámbium estratificado las divisiones son anticlinales radiales (el fragmoplasto y la placa celular van de punta a punta, de modo que las 2 células hijas son de igual longitud). En el cámbium no estratificado las divisiones son anticlinales oblicuas (pseudotransversales, la placa celular va de lado a lado), y las células hijas se alargan por crecimiento apical intrusivo. Las divisiones multiplicativas son más raras en las iniciales radiales que en las iniciales fusiformes.

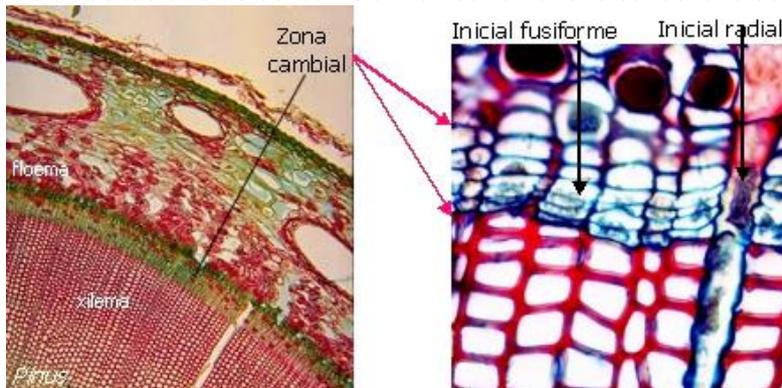


Las células iniciales radiales pueden formarse también por divisiones transversales de las iniciales fusiformes. Los radios multiseriados con frecuencia tienen alas uniseriadas, originadas por la conversión de iniciales fusiformes adyacentes en hileras de iniciales radiales. Los radios multiseriados pueden ser partidos por el crecimiento apical intrusivo de las fusiformes.

ORDENACIÓN DE LAS CÉLULAS

El concepto predominante es que las células iniciales se disponen en una sola capa, es decir que en sentido estricto el cámbium es una sola capa de células. Como es muy difícil de establecer cuál es, se prefiere usar la denominación zona cambial, que abarca las células iniciales y sus derivadas indiferenciadas. En sección transversal y en corte longitudinal radial se disponen en series radiales, como pilas de monedas.

Ordenación de las células del cámbium en corte transversal de tallo de *Pinus*



Fotos: http://www.puc.edu/Faculty/Gilbert_Muth/y

En sección tangencial las células iniciales muestran dos tipos fundamentales de ordenación:

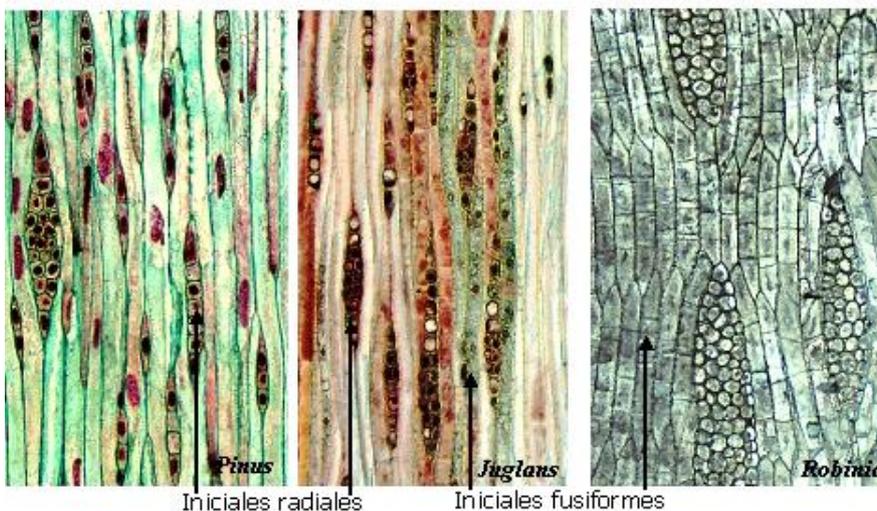
2) **cámbium estratificado** con células iniciales fusiformes cortas (140-150 μm), y dispuestas en filas horizontales, los extremos de las células de una fila aproximadamente al mismo nivel. Es poco frecuente, se lo considera más evolucionado. Ejs.: *Aeschynomene*, *Hoheria*, *Robinia*, *Scleroxylon*.

1) **cámbium no estratificado** con células iniciales fusiformes largas (320 μm , hasta 8,7 mm en *Pinus*), superpuestas por sus extremos. Filogenéticamente se considera más primitivo

Ordenación de las células iniciales del cámbium en corte tangencial

1. Cámbium no estratificado

2. Cámbium estratificado



Fotos de http://www.uri.edu/.../bio/plant_anatomy/images/

FUNCIONAMIENTO DEL CÁMBIUM

Funcionamiento continuo. Cuando el cámbium tiene funcionamiento continuo, se forma el mismo tipo de leño durante todo el año y en ese caso no hay anillos de crecimiento. La proporción de árboles de este tipo en el bosque húmedo de la India es de 75%, en el Amazonas del 43%. En climas templado-cálidos es menor.

En Amazonas se han hecho controles periódicos del diámetro de árboles marcados y se comprobó que muchas veces no crecen en diámetro durante uno o varios años.

Funcionamiento estacional. En las especies arbóreas que viven en regiones templadas o en climas con estaciones seca y lluviosa marcadas, los períodos de actividad del cámbium alternan con períodos de reposo en el invierno. Durante el reposo invernal, la producción de células nuevas por el cámbium cesa completamente, las células derivadas de xilema y floema maduran y la zona cambial queda reducida a una capa de células, el cámbium en sentido estricto.

Cámbium de *Adansonia digitata* en estado de reposo

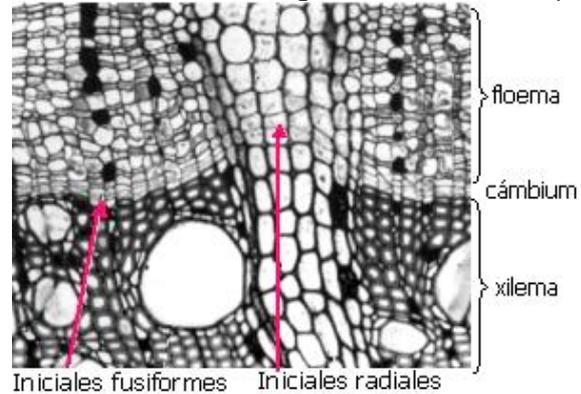


Imagen de [Mauseth 1988](#)

CARACTERÍSTICAS CITOLÓGICAS

Las células maduras del cámbium son uninucleadas, muy vacuoladas, sus paredes tienen campos primarios de puntuaciones, las paredes radiales son más gruesas que las tangenciales y los campos de puntuaciones son muy notorios; poseen abundantes dictiosomas y retículo endoplasmático rugoso.

Actividad: En primavera, primero se reactiva el metabolismo: se hidrolizan las reservas, se produce la fusión de las vacuolas en una gran vacuola central, se abren los plasmodesmos, se reactiva el transporte simplástico y se recupera la ciclosis. Luego se reinicia la actividad meristemática (Catesson & Lachaud, 1993).

Desde el punto de vista anatómico, la reactivación del cámbium implica: 1) la expansión radial de las células, 2) la ocurrencia de divisiones periclinales. Las divisiones anticlinales tienen lugar al final de la estación, cuando el cámbium alcanzó el espesor mínimo. Aparentemente la hormona auxina, producida en las yemas, estimula la reanudación de la actividad cambial.

Al final del verano, cuando se interrumpen las divisiones mitóticas, los núcleos quedan bloqueados en la fase G1 del ciclo celular, marcando el comienzo de una etapa de metabolismo intenso que dura 2 o 3 meses. Durante esta etapa tienen lugar los siguientes procesos:

- fragmentación del sistema vacuolar, y disminución de la ciclosis;
- acumulación de reservas en los plástidos o en las vacuolas; espesamiento de las paredes radiales;
- disminución de la circulación simplástica, los plasmodesmos se obstruyen con calosa;
- depósito de nuevas capas de microfibrillas de celulosa y de hemicelulosas, lo que favorece la circulación apoplástica;
- importante flujo de membranas: el engrosamiento de la pared provoca un aumento de la extensión de la membrana plasmática, lo que se compensa con la formación de acantosomas.

Reposo: Las células parecen inactivas: no hay ciclosis, no hay actividad dictiosómica, no se observa RE rugoso, hay abundantes reservas.

Utilidad de la actividad del cámbium en los injertos

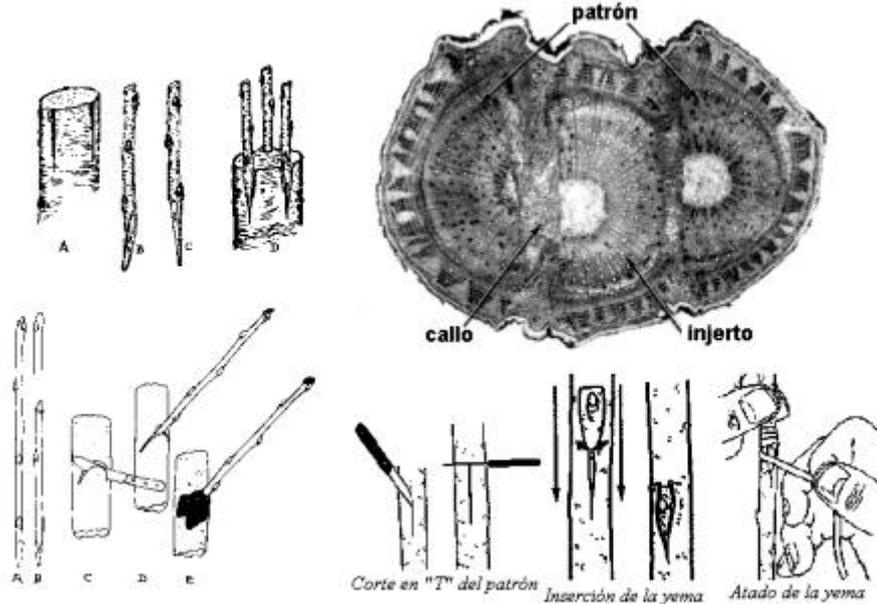


Foto de corte transversal patrón-injerto de Esau 1972

18.4. Estructura del leño

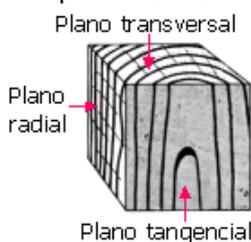
El leño cumple tres funciones: sostén, transporte de agua y almacenamiento de sustancias de reserva. Los nutrientes se mueven de protoplasto a protoplasto a través de los plasmodesmos (**movimiento simplástico**), pasando por los radios medulares del floema secundario a través del cámbium vascular hasta las células vivas del xilema secundario donde se almacenan.

En cambio, el agua pasa básicamente por **movimiento apoplástico** desde el xilema secundario hacia el cámbium y hacia el floema secundario, es decir que se desplaza a través de las cavidades y de las paredes celulares tanto de los radios como de las células muertas.

Una de las características más importantes del leño es la ordenación de sus células en dos sistemas estrechamente relacionados:

- 1) **sistema vertical** o axial o longitudinal que consta de elementos traqueales muertos y células parenquimáticas vivas, con su eje paralelo al eje del órgano donde se encuentra el xilema.
- 2) **sistema horizontal** o transversal o radial o radiomedular está formado por los radios medulares. Éstos constan principalmente de células vivas, células parenquimáticas, con sus ejes longitudinales perpendiculares al eje del órgano. Las células vivas de los radios y del sistema axial se encuentran generalmente en conexión formando un sistema continuo, por lo común conectado con las células vivas de médula, floema y córtex. Los radios actúan como centros de almacenamiento de sustancias como almidón y lípidos.

Cubo de leño mostrando los planos de corte

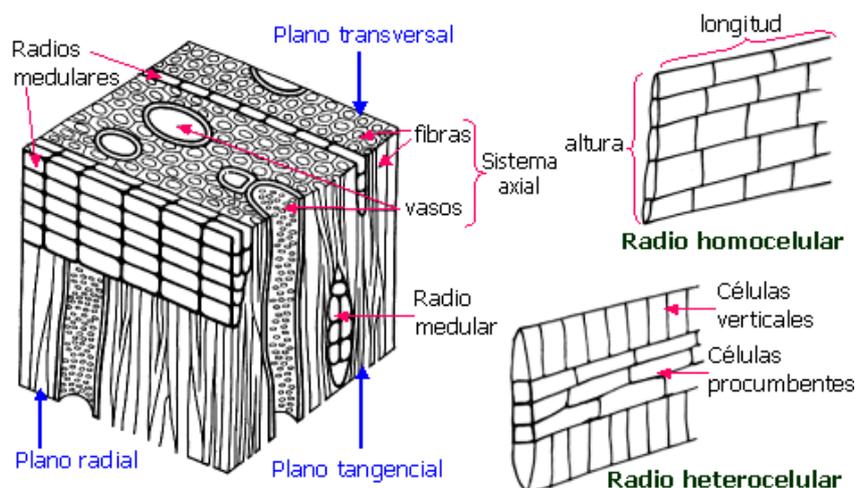


Esquema de Camefort 1972

Las secciones transversales y longitudinales radiales del tallo coinciden con la misma clase de secciones del sistema vertical, pero muestran secciones longitudinales del sistema horizontal.

Si se desea observar el sistema horizontal en corte transversal, se debe hacer un corte tangencial del tallo.

Estructura del leño: sistemas vertical y horizontal



Esquema de Camafort 1972

Las características métricas que se consideran en los radios medulares son: longitud (se mide desde el cámbium hasta el extremo interno), altura (en sentido longitudinal, se observa en corte tangencial y se expresa en número de capas de células o en mm) y anchura (en sentido tangencial, según el número de células).

De acuerdo al número de células en el ancho, los radios pueden ser: uniseriados, biseriados, multiseriados. Los radios multiseriados vistos en corte tangencial de leño (corte transversal de radio) tienen forma fusiforme o lenticular, es decir que se aguzan hacia los extremos.

Según la disposición de los elementos, el leño puede ser **estratificado** y **no estratificado**. El leño estratificado se origina a partir de cámbium estratificado, y el no estratificado a partir de ambos tipos de cámbium, pues la estratificación original puede modificarse por cambios ocurridos durante la diferenciación del xilema. El leño estratificado es característico de muchos árboles tropicales, está asociado con la presencia de vasos cortos.

18.5. Leño de Angiospermas

El leño de Angiospermas es en realidad, el leño de Eudicotiledóneas, pues las Monocotiledóneas no forman un cuerpo sólido de xilema secundario, por lo cual no constituyen fuentes comerciales de madera.

En el **sistema vertical** se observan vasos, fibras y parénquima xilemático. Las traqueidas típicas son escasas. Algunas especies presentan menor número de elementos.

El **sistema horizontal**, los radios medulares, presentan células parenquimáticas.

Leño de Angiospermas = Leño de Eudicotiledóneas en *Cercis siliquastrum*

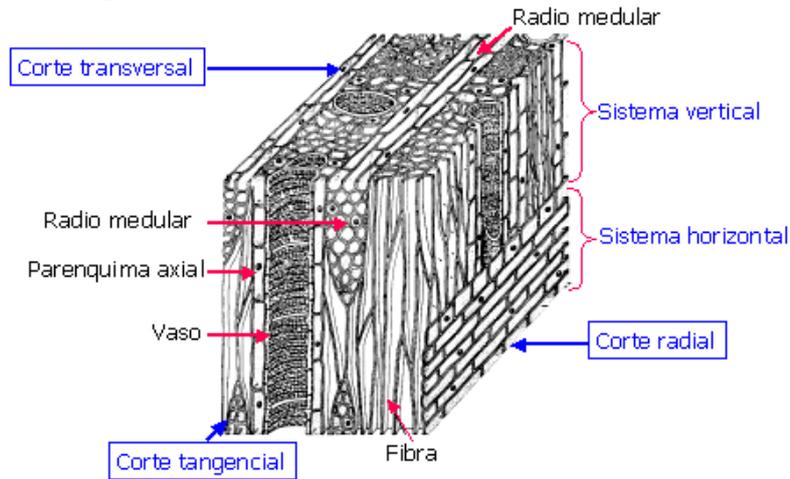


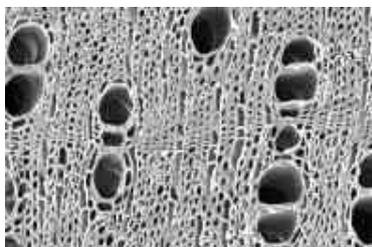
Imagen de Fahn 1990

VASOS

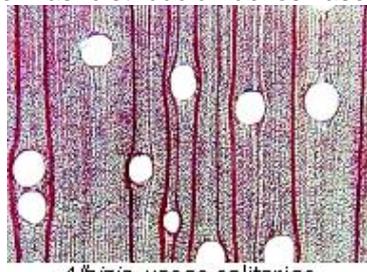
Pueden estar aislados (sección circular o elíptica) o en grupos, múltiples (sección poligonal). Según su disposición, el leño puede ser: **poroso difuso**, con vasos de diámetro similar uniformemente dispuestos en el anillo de crecimiento; **poroso anular**, con vasos de distinto diámetro, los mayores en el leño temprano, más especializado, y muy pequeños o ausentes en el leño tardío.

El transporte de agua ocurre casi exclusivamente en el anillo de crecimiento externo, y es diez veces más rápido que en el leño poroso difuso. Es frecuente que los vasos grandes del leño temprano se ocluyan por tilosis.

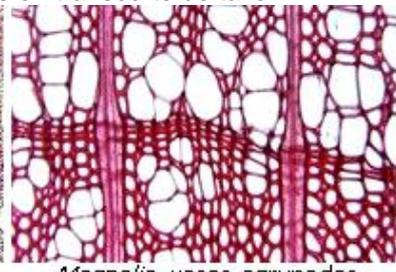
Leño de Angiospermas: distribución de los vasos en transcorte de tallo



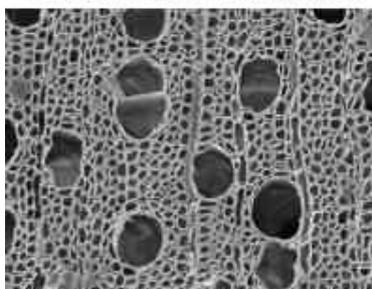
Peltophorum dubium: vasos múltiples



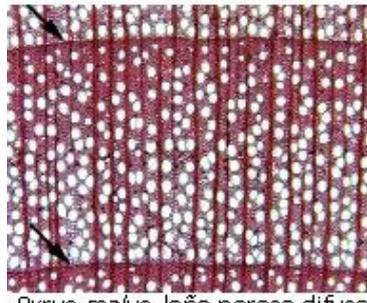
Albizia, vasos solitarios



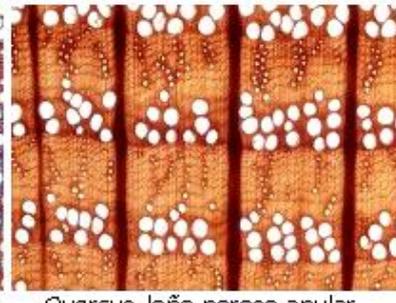
Magnolia, vasos agrupados



Salix humboldtiana: leño poroso difuso



Pyrus malus, leño poroso difuso



Quercus, leño poroso anular

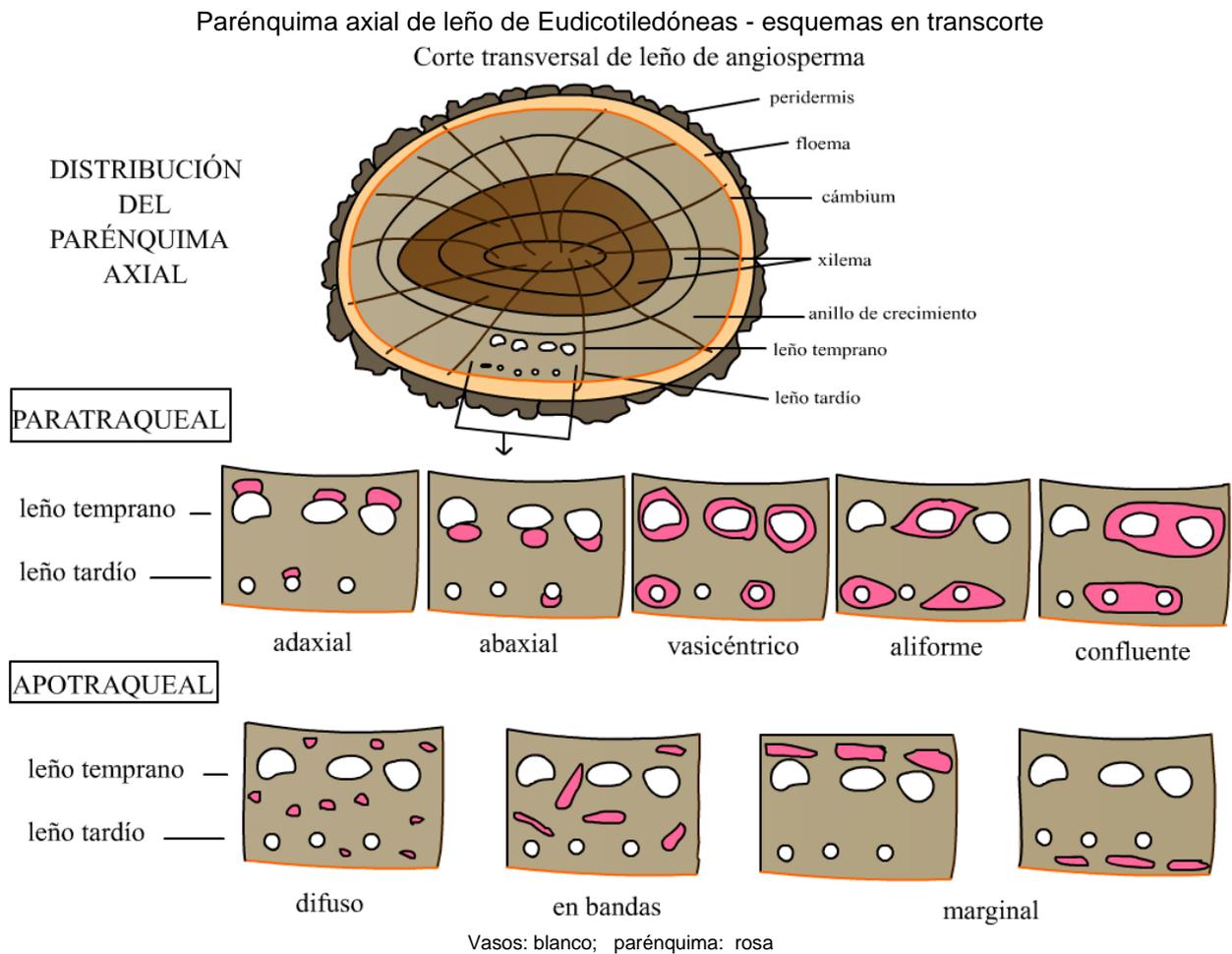
Fotos MEB: Ana María Gonzalez

Fotos MO de Mauseth

Algunas especies presentan elementos vasculares fibriformes, con tamaño y forma intermedios entre traqueidas y elementos de vasos: delgados, fusiformes, la placa de perforación es subterminal. Se encuentran especialmente en lianas con vasos dimorfos (unos cortos y muy anchos y otros largos y delgados), aunque también están presentes en las Hydrophyllaceas, familia sin lianas (Carlquist, 1984).

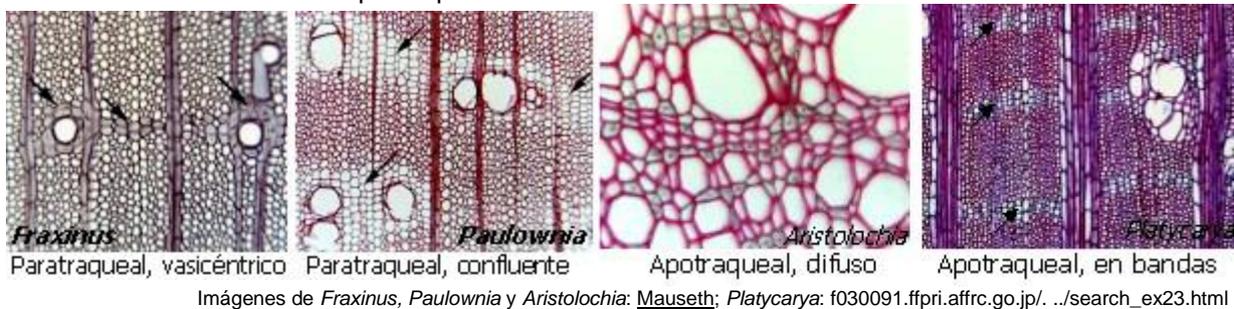
PARÉNQUIMA XILEMÁTICO AXIAL

Es el parénquima presente en el sistema vertical, y puede ser desde nulo a muy abundante. Se denomina **apotraqueal** cuando es independiente de los vasos; según su disposición puede ser difuso, en bandas, marginal inicial o marginal terminal. Si está asociado a los vasos se llama **paratraqueal**, y puede ser unilateral, abaxial o externo, adaxial o interno, vasicéntrico, aliforme, confluyente.



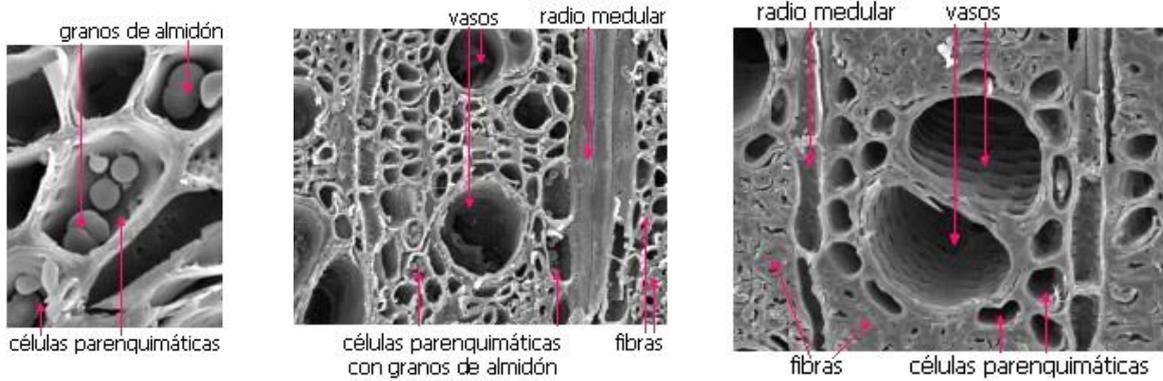
Se considera que el parénquima apotraqueal difuso es el más primitivo, a partir del cual se originaron los demás tipos.

Distribución del parénquima axial en transcorte de leño de Eudicotiledóneas



El parénquima paratraqueal muestra diferencias fisiológicas con el parénquima disperso entre las fibras. Durante la movilización de los carbohidratos almacenados en la primavera, el almidón se disuelve primero en las células paratraqueales que en las dispersas. Las células parenquimáticas paratraqueales tienen una clara relación fisiológica con los vasos.

Parénquima paratraqueal en transcorte de leño, fotos MEB
Patagonula americana, guayaibí *Tabebuia heptaphylla*, lapacho



TRAQUEIDAS

Las traqueidas típicas son escasas en el leño de eudicotiledóneas.

Las **traqueidas vasculares** son propias del leño tardío de arbustos deciduos por sequía; tienen la misma longitud que los elementos de los vasos del leño donde ocurren, y sus puntuaciones son similares a las de los vasos. Cuando están presentes generalmente no hay fibrotraqueidas, sino fibras libriformes en el leño. Ocurren en familias muy especializadas: Asteráceas, Cactáceas, Elatináceas, Escrofulariáceas.

Las **traqueidas vasicéntricas** aparecen en leño temprano o tardío, siempre están asociadas con los vasos; son amplias, más cortas y con puntuaciones iguales a las de los vasos y más densas que las de las fibrotraqueidas o fibras libriformes que pueden acompañarlas. Se encuentran en árboles o arbustos siempreverdes o deciduos invernales, por ejemplo en algunas Elatináceas (Carlquist, 1984)

RADIOS MEDULARES.

Los radios medulares están formados por células parenquimáticas.

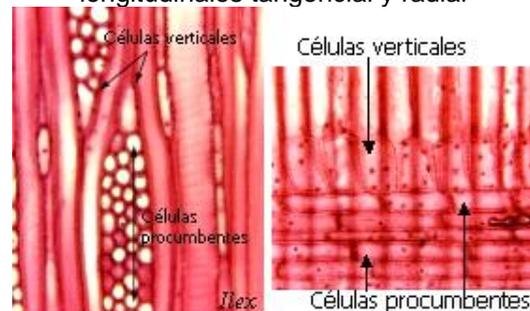
Según la posición del eje mayor de la célula en relación con el eje del tallo, pueden ser **verticales** (si están erguidas) o **procumbentes** (si están horizontales).

Los radios con un solo tipo de células se llaman **homogéneos** u **homocelulares**, mientras los que tienen ambos tipos son **heterogéneos** o **heterocelulares**.

Los radios homogéneos se consideran más evolucionados que los heterogéneos.

Ambos tipos de radios pueden ser **uniseriados** o **pluriseriados**, según el número de filas de células que presentan en corte tangencial.

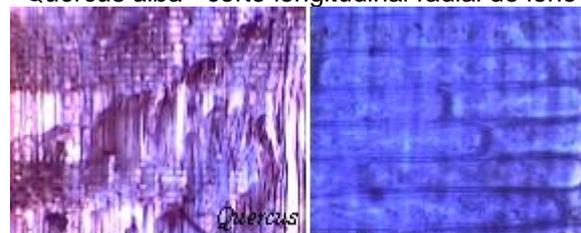
Ilex - radios medulares multiseriados en cortes longitudinales tangencial y radial



Radios heterogéneos

Imágenes de [Mauseth](#)

Quercus alba - corte longitudinal radial de leño



Radios homogéneos

Células procumbentes

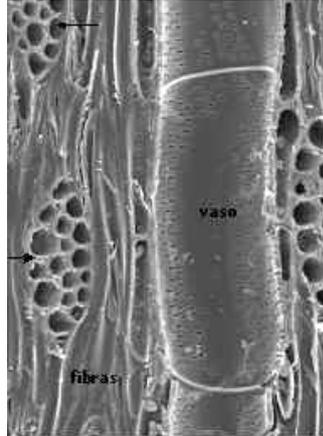
Radios medulares uniseriados y pluriseriados en cortes tangenciales de leño

Peltophorum dubium, ibirá-pitá



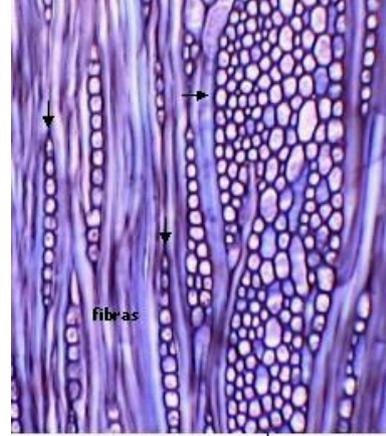
Radio uniseriado

Tabebuia heptaphylla, lapacho



→ Radios multiseriados

Quercus alba, roble blanco



→ Radios multiseriados ↓ uniseriados

Algunas células radiales presentan placas de perforación; son células que conectan vasos situados a uno y otro lado del radio.

En *Symplocos uniflora* están confinadas a radios medulares que poseen extensiones largas, uniseriadas. Las placas de perforación pueden ser escalariformes o radiales, y muestran restos de paredes primarias.

Células radiales perforadas de *Symplocos uniflora*, en corte longitudinal radial, con MO y MEB



Imágenes de Norberto, 1993

Radios medulares en transcorte de tallo

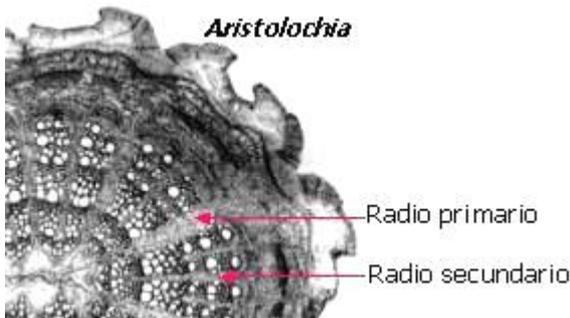


Imagen de Esau, 1972

Los radios xilemáticos primarios van desde la médula a la corteza, éstos son propiamente radios medulares.

Luego se forman los radios xilemáticos secundarios, que comienzan ciegos en el xilema cuando el diámetro del tronco aumenta y la distancia entre los radios primarios sobrepasa un valor determinado, propio de cada especie.

FIBRAS

Las fibras son alargadas, con paredes secundarias gruesas comúnmente lignificadas (Fig.D). Se reconocen dos tipos de fibras xilemáticas: **fibrotraqueidas** y **fibras libriformes**.

Las fibrotraqueidas tienen puntuaciones areoladas con cámaras más pequeñas que las puntuaciones de las traqueidas de la misma madera.

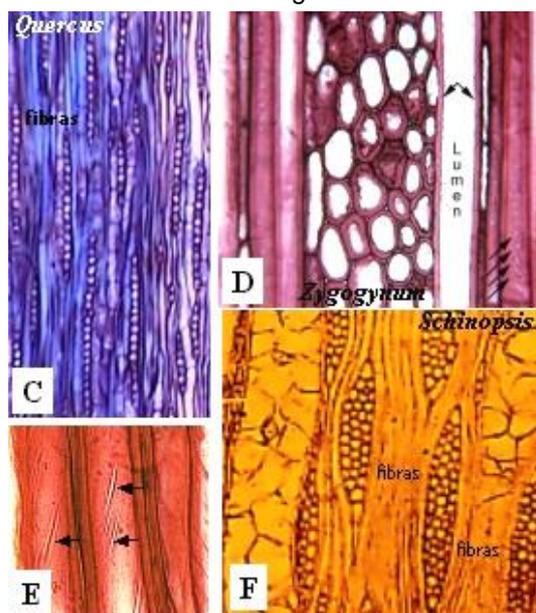
Las fibras libriformes presentan puntuaciones simples (Fig. B); el canal de la puntuación puede tener la forma de un embudo aplanado, de manera que la apertura interna tiene forma elíptica en vista superficial (Fig. E).

Fibras: transcortes de leño



Las flechas indican puntuaciones simples

Fibras en cortes tangenciales de leño



Fotos B y D: Mauseth; E: http://www.uri.edu/artsci/bio/plant_anatomy/47.html

Las fibras también pueden ser septadas. Las **fibras septadas** retienen su protoplasto en el leño maduro, e intervienen en el almacenamiento de sustancias de reserva.

La dureza de la madera está relacionada con la cantidad de fibras presentes. El lapacho (*Tabebuia heptaphylla*), el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) y el ibirá-pitá (*Peltophorum dubium*) son árboles nativos con madera dura. La madera de *Schinopsis balansae*, el quebracho colorado, con gran cantidad de fibras, es una de las más duras que existen (Fig. F).

Conductos secretores

El leño de eudicotiledóneas puede tener conductos secretores esquizógenos o lisígenos, conteniendo resinas, aceites, gomas o mucílagos. Los conductos pueden estar presentes tanto en el sistema vertical como en el horizontal.

En algunos casos las cavidades pueden ser pequeñas y tener origen traumático; los agentes que inducen a su formación son muy variados. Los conductos gomíferos están asociados a la **gomosis**, degeneración celular debida a la formación de complejas y variadas sustancias.

18.6. Leño de Gimnospermas

El leño de las Gimnospermas es más simple y homogéneo que el de Angiospermas. El leño no es poroso, faltan los vasos excepto en las Gnetales.

Sistema vertical. El sistema vertical está constituido por **traqueidas** y **fibrotraqueidas**, no presenta fibras libriformes ni vasos.

El parénquima axial es escaso, está presente en *Sequoia* y *Taxodium*, donde tiene distribución homogénea; en *Pinus* está reducido a los conductos resiníferos, y en *Araucaria* está totalmente ausente.

Leño de Gimnospermas en *Sequoia sempervirens*

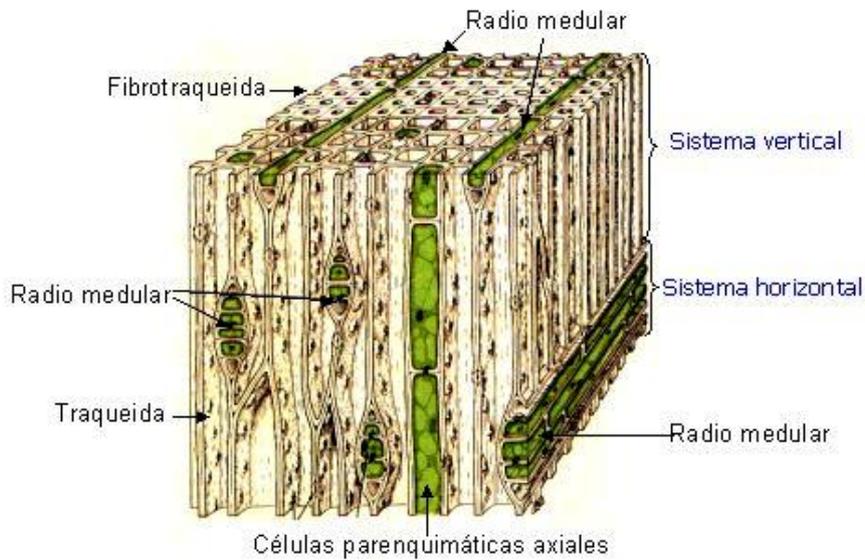
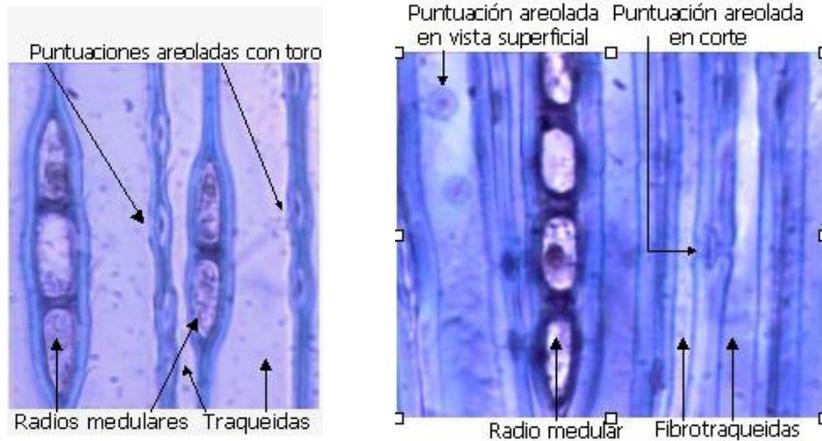


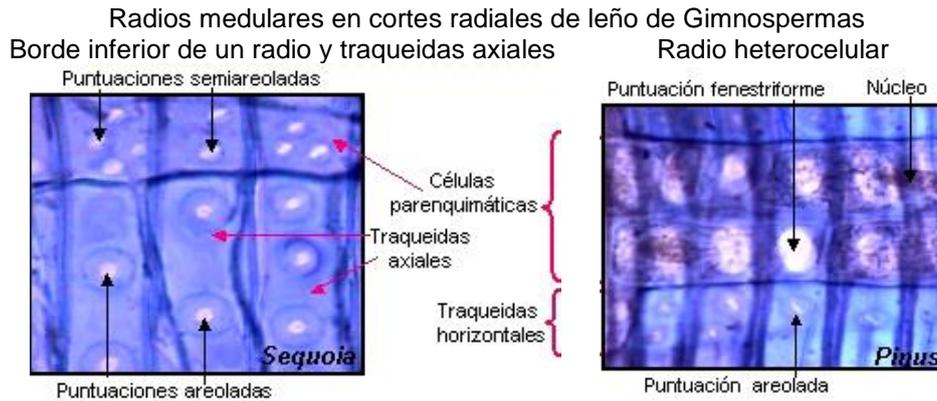
Imagen de Rost 1979

El leño temprano está formado por traqueidas con puntuaciones areoladas de reborde amplio situadas en las paredes radiales. El leño tardío está constituido por fibrotraqueidas con puntuaciones areoladas de reborde angosto situadas en las paredes tangenciales.

Las traqueidas miden de 0,1 a 11 mm de longitud, y en ese caso entran en contacto con uno o más radios. El número de puntuaciones por traqueida oscila entre 50 y 300. *Ginkgo*, las Gnetales y la mayoría de las Coniferales presentan puntuaciones con toro.

Leño de *Sequoia sempervirens*: leño temprano y leño tardío
Sistema vertical, comunicaciones intercelulares en cortes tangenciales



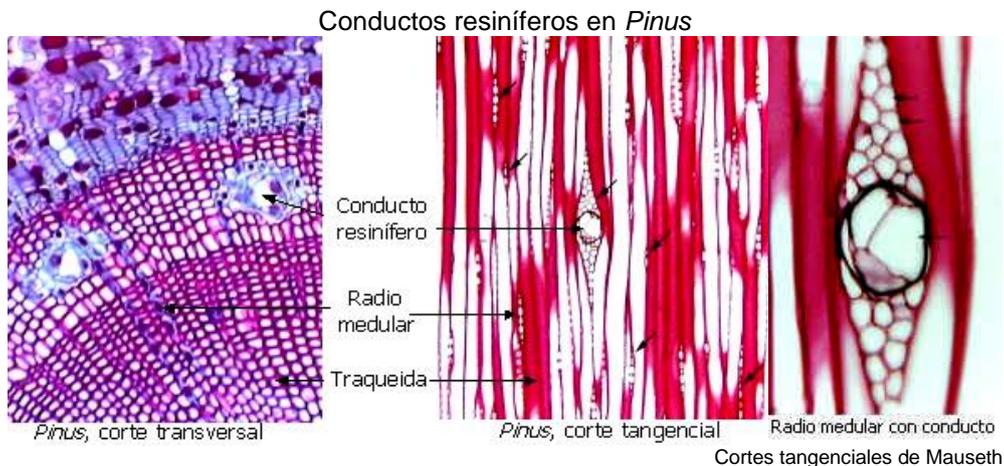


Las traqueidas radiales tienen paredes gruesas, con engrosamientos irregulares, como dientes. Pueden estar solas o en filas, en la parte superior o inferior de los radios o distribuidas sin orden en el parénquima radial.

Conductos resiníferos

Los conductos resiníferos atraviesan ambos sistemas, vertical y horizontal, formando un sistema continuo; son conductos esquizógenos, contienen resinas.

En *Pinus*, cuando los conductos resiníferos se extienden a lo largo de los radios medulares, éstos se vuelven pluriseriados (ver corte tangencial de leño); las células secretoras tienen pared delgada, no lignificada.



Los conductos resiníferos pueden ser normales o traumáticos. En *Pinus*, *Picea*, *Larix* y *Pseudotsuga*, se presentan regularmente; en *Pinus* las células epiteliales del conducto resinífero poseen paredes delgadas, mientras en los otros géneros presentan paredes gruesas. Los conductos son traumáticos en otros géneros de coníferas (*Abies*, *Sequoia*, *Taxodium*), se desarrollan como consecuencia de lesiones, heridas producidas por corte y presión, o por la acción de las heladas y el viento.

18.7. Anillos de crecimiento

El xilema producido durante un período de crecimiento forma una capa cilíndrica, que en corte transversal de tallo se llama anillo de crecimiento. Estos anillos generalmente se ven a ojo desnudo en un tallo de varios años: tienen una parte clara y una oscura. En especies de regiones templadas, con estaciones bien diferenciadas, la parte clara es el leño temprano o de primavera,

menos denso, con células de mayor diámetro; la parte oscura es el leño tardío o de verano. En especies que viven en las regiones tropicales esta alternancia corresponde a las estaciones lluviosa y seca respectivamente.

En Gimnospermas el leño tardío tiene traqueidas de lumen más reducido, fibrotraqueidas; en Eudicotiledóneas las células son más estrechas y suelen tener pared más gruesa, los vasos son de menor diámetro o faltan.

El leño temprano se mezcla gradualmente con el tardío del mismo período; solamente se marca una línea neta entre el leño tardío de un período y el temprano del siguiente período.



Foto de *Tilia*: http://www.uri.edu/.../bio/plant_anatomy/images/

ALBURA Y DURAMEN

En la mayoría de los árboles la parte interna del leño cesa en su actividad conductora y sus células vivas (parénquima y fibras) mueren. Los cambios principales que sufre el leño son:

- Emigración de las sustancias de reserva
- Reforzamiento de la pared con más lignina
- Acumulación en el lumen, o impregnación de las paredes con sustancias orgánicas o inorgánicas: taninos, aceites, gomas, resinas, colorantes, compuestos aromáticos, carbonato de calcio, sílice.
- Bloqueo de vasos con tilides
- Desintegración del protoplasma

El leño que ha sufrido estos cambios es el **duramen**, inactivo y más oscuro. El desarrollo del color es un proceso lento, que depende de la oxidación de fenoles precedida de la desaparición de almidón.

La porción clara, externa, activa, con células vivas es la **albura**. En algunos árboles con formación tardía de duramen (roble, fresno, castaño), la albura tiene dos partes: una conductora, y otra reservante, cuyos vasos están obstruidos por tilosis cumpliendo sólo funciones de sostén. Permanecen vivas las células parenquimáticas que cumplen funciones de reserva.

Esquema tridimensional del leño

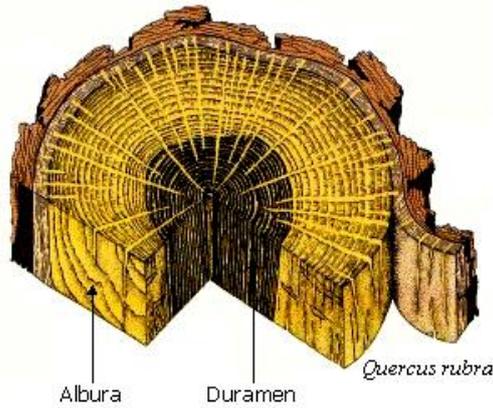


Imagen de Raven 2003

Corte transversal de corteza y leño



Imagen de www.asturtalla.com

La proporción albura-duramen varía en diferentes especies, también varía el grado de diferenciación entre ambas. En los árboles con duramen varía la cantidad y la coloración.

Árboles con duramen valioso son: el quebracho, *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) exclusivo del bosque chaqueño de Sudamérica; el ébano, *Diospyros spp.* (Ebenaceae) de madera negra y la teca, *Tectona grandis* (Verbenaceae) del Archipiélago indomalayo; la caoba, *Swietenia mahogany* (Meliaceae), de América Central y Antillas.

En los árboles de albura no se diferencia el duramen: aliso, *Alnus spp.* (Betulaceae); álamo, *Populus spp.* (Salicaceae).

TILOSIS

En muchas especies de eudicotiledóneas, cuando los vasos se vuelven inactivos, son invadidos por las células parenquimáticas axiales o radiales próximas a ellos. Se forman protuberancias que pasan al lumen de los vasos a través de las puntuaciones, por degradación enzimática de la pared primaria en la puntuación. Estos crecimientos reciben el nombre de **tíldes**.

En las células parenquimáticas que formarán tíldes, en la pared de contacto con el vaso, se forma por dentro una pared adicional o capa protectora que tiene una estructura fibrilar laxa y consiste de polisacáridos y pectinas.

El núcleo y el citoplasma comúnmente emigran a la tílide; ésta puede almacenar sustancias ergásticas y puede desarrollar paredes secundarias o diferenciarse en esclereidas.

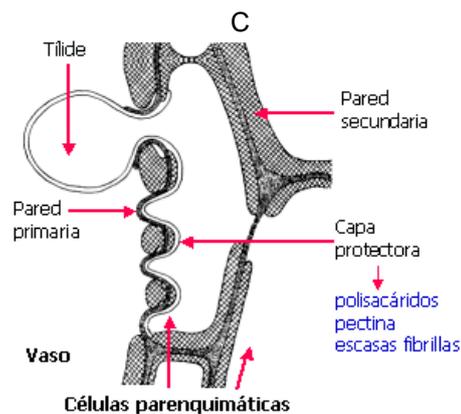
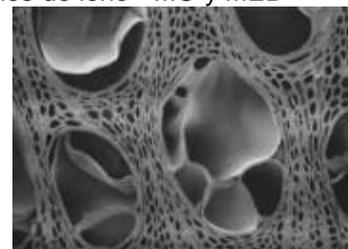


Diagrama de Esau 1977

Tíldes en cortes transversales de leño - MO y MEB



Las tíldes bloquean los vasos del duramen.

También se pueden formar en la albura como respuesta a heridas o enfermedades infecciosas.

Su presencia es un elemento diagnóstico para el reconocimiento y la identificación de maderas.

Imagen de Raven

<http://biology.uwsp.edu/courses/botlab/>

Tíldes en cortes longitudinales radiales de leño- MO y MEB

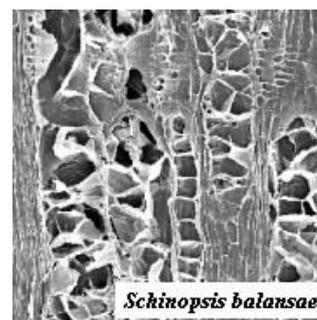


Imagen de Raven

Foto MEB: A.M.Gonzalez

18.8. Importancia económica de la madera en relación con su composición citológica

Los caracteres macroscópicos más importantes de la madera son: **color, fibra, textura y vetado**. Sirven para la identificación de las maderas y determinan su calidad.

■ La "**fibra**" se refiere a la alineación de los elementos del sistema vertical del leño (vasos, fibras, traqueidas). Se dice que una madera tiene:

■ **Fibra recta**: cuando los elementos están alineados paralelamente al eje longitudinal del tronco.

■ **Fibra sesgada**: cuando los elementos no están dispuestos paralelamente.

■ **Fibra revirada**: cuando los elementos se disponen en espiral a lo largo del tronco.

■ La "**textura**" indica el tamaño y la variación en tamaño de los elementos en los anillos anuales.

■ **Textura irregular**: cuando se presentan bandas anchas con grandes vasos y radios gruesos (leño poroso anular).

■ **Textura regular**: cuando los elementos están distribuidos regularmente (leño poroso difuso).

■ El "**vetado**" existe sólo cuando el leño presenta anillos de crecimiento, y depende del tipo de aserrado (tangencial o radial) así como de la fibra y la textura.

■ El "**grano**" es un término general que describe condiciones estructurales así como la forma en que la madera reacciona cuando es trabajada con herramientas. Incluye la disposición, el tamaño, la apariencia, la alineación de las células y los anillos de crecimiento. Se habla de **grano fino** o **grueso, parejo** o **desparejo, suave** o **áspero, recto** o **espiralado**, etc.

La disposición del grano en un panel de madera permite reconocer el ángulo de corte y la sección de tronco del cual proviene.

Caracteres histológicos que afectan las propiedades de la madera

Resistencia:

Vasos: son elementos débiles por su gran diámetro y sus paredes relativamente delgadas. Su número y distribución influyen en la resistencia del leño, el leño poroso anular es menos resistente que el leño poroso difuso.

El leño de gimnospermas, por ser homoxilo, sin vasos, es decir con elementos de igual resistencia, es fácil de manejar y apto para la fabricación de papel.

Parénquima axial: puede alcanzar el 23% del volumen total del leño. La distribución es importante, es menos resistente el leño con parénquima en bandas.

Fibras: la presencia de masas densas de fibras hacen más resistente al leño

Radios medulares: si son abundantes y de gran volumen disminuyen la resistencia del leño

Durabilidad:

es la capacidad del leño para soportar la pudrición, resultado del ataque de bacterias y hongos. La durabilidad de la madera depende de su composición química: es más durable el leño que tiene mayor cantidad de taninos, resinas, aceites, tanto en las paredes como en el lumen celular.

Cuanto mayor es la impregnación, mayor es la resistencia a los microorganismos que provocan la pudrición. Los árboles donde el duramen no se impregna se vuelven huecos a la vejez como consecuencia de ataques de hongos e insectos.

Las tálides dificultan el paso de las hifas fúngicas, así como la circulación de agua y oxígeno a través de los vasos.

Densidad:

El peso específico de las sustancias que forman las paredes celulares del xilema es aproximadamente igual en todas las plantas: 1,53. Por lo tanto, las diferencias en densidad dependen de la proporción ocupada por paredes y lúmenes. En la "madera balsa" (*Ochroma lagopus*), una de las más livianas, la densidad es de 0.1, debido a que el leño posee células parenquimáticas en cantidad, con lúmenes grandes y paredes delgadas. En el leño del "ombú" (*Phytolacca dioica*) y del "mamonero" (*Carica papaya*), los únicos elementos lignificados son los vasos y algunas fibras asociadas con ellos

Fortaleza: depende de la cantidad de fibras o fibrotraqueidas. Las maderas pesadas son fuertes.

MODIFICACIONES DEL LEÑO POR TENSIONES DE CRECIMIENTO

Leño de reacción en ramas oblicuas

En troncos o ramas inclinados se produce un leño con estructura y propiedades peculiares, llamado **leño de reacción**.

Se forma como respuesta a estímulos gravitacionales, la gravedad afecta la distribución de hormonas y produce crecimiento radial excéntrico.

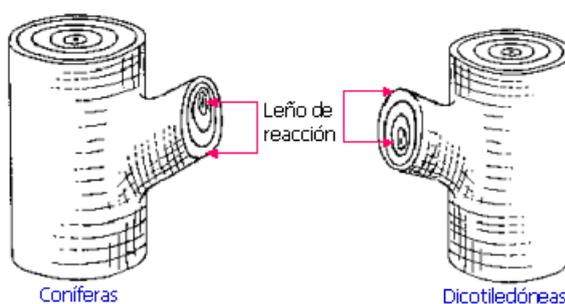


Imagen modificada de [Camefort](#)

Hay dos tipos:

Leño de compresión: se forma en Coníferas, se produce un incremento de la actividad cambial en la parte abaxial de la rama, que resulta en la formación de anillos anuales desiguales, más gruesos en la cara abaxial.

Es más denso y más frágil que el leño normal, la transición entre leño temprano y tardío es más

suave, las traqueidas son más cortas, con espacios intercelulares por su sección circular y su pared está densamente lignificada.

Leño de tensión: se forma en las Eudicotiledóneas, el incremento de la actividad cambial produce anillos excéntricos, más gruesos en la parte adaxial de la rama. Los vasos están reducidos en diámetro y número. Presenta fibras mucilaginosas, con pared secundaria compuesta de celulosa pura, la capa interna rica en alfa-celulosa que absorbe mucha agua. Cuando se asierra el leño de tensión la superficie cortada tiene aspecto lanoso debido al desgarramiento de las fibras mucilaginosas. Hay de dos tipos, el leño de tensión compacto con fibras mucilaginosas dispuestas en regiones continuas, y leño de tensión difuso: fibras mucilaginosas esparcidas entre las normales.

Datos interesantes

* Árboles vivos más viejos: *Cryptomeria japonica*, cedro japonés, 5.200 años (Gentry, 1985) y *Pinus longaeva*, de las montañas de California, 4.600 años (Raven, 2003)

* Árbol más grande: El árbol del General Sherman, en el Sequoia National Park, California, *Sequoiadendron giganteum* (redwood), 84 m de altura, 24 m de circunferencia, peso estimado en 2.000 toneladas.

* Árboles vivos más altos: *Sequoia sempervirens*, California, 108 m; *Eucalyptus regnans*, Tasmania, Australia, 97,5 metros.



<http://www.wood.co.jp/ogasawara/>

* Maderas más pesadas: *Olea laurifolia*, South Africa, peso específico 1.5; *Schinopsis balansae*, Sudamérica, peso específico 1.3.

Glosario

Albura: (de albor: blancura) parte viva del leño de un árbol.

Anillo de crecimiento: Marcas circulares que indican la posición del cámbium vascular al finalizar el crecimiento de cada año sucesivo.

Apotraqueal: parénquima xilemático axial que no se encuentra en contacto con los vasos.

Areolada: puntuación en la que la pared secundaria forma un reborde sobre la cavidad de la puntuación. Vista de frente se aprecian dos círculos concéntricos correspondientes a las aberturas externa e interna de la puntuación. Común en las traqueidas.

Axial: relativo al eje.

Cámbium: (del latín *cambium* = intercambio, *vasculum* = pequeño vaso) En las plantas leñosas, meristema secundario ubicado entre el xilema y el floema, cuyas células se dividen por mitosis produciendo floema secundario hacia fuera y xilema secundario hacia adentro.

Cilindro vascular (estela): Columna central formada por los tejidos vasculares, rodeada por tejido parenquimático.

Corteza : La capa más externa del tronco de las plantas leñosas, compuesta por una región externa de células muertas (peridermis) y una interna de floema secundario.

- Córtex:** la región del tallo o raíz limitada externamente por la epidermis e internamente por el cilindro de tejido vascular.
- Crecimiento secundario:** incremento periférico de tallo y raíz de las plantas leñosas debido a la acción de los meristemas laterales (cámbium vascular y felógeno).
- Duramen:** (latín *durare*: endurecer) parte muerta del leño de un árbol, de mayor consistencia y color más oscuro.
- Epitelio:** estrato de células secretoras que rodean la cavidad de un conducto resinífero.
- Esquizógeno:** cavidad o conducto originado por separación de las paredes de células contiguas.
- Felógeno:** meristema lateral secundario que origina el súber hacia fuera y la felodermis hacia adentro
- Fibras libriformes:** fibras del leño.
- Fibras tabicadas o septadas:** fibras de paredes poco engrosadas, citoplasma vivo dividido por finos septos.
- Heteroxilo:** leño heterogéneo, con elementos diferentes en el sistema vertical.
- Homoxilo:** leño homogéneo con un solo tipo de elementos en el sistema vertical.
- Leño:** (del latín, *lignum*: madera) conjunto de elementos que forman el xilema secundario. / Tejido secundario producido por el cámbium hacia el interior del mismo.
- Lignina:** sustancia incrustante que acompaña a la celulosa en las paredes celulares del xilema y esclerénquima. Forma hasta un 25 % de la madera seca.
- Paratraqueal:** parénquima xilemático axial que está en contacto con los vasos.
- Peridermis:** conjunto de tejidos de protección secundarios formados por el felógeno que substituyen a la epidermis en el cuerpo secundario de la planta.
- Peso específico:** número de gramos que pesa un centímetro cúbico.
- Protoplasma:** materia viva propiamente dicha, incluye citoplasma y núcleo.
- Radios medulares:** bandas radiales de tejido parenquimático, formadas por el cámbium, están dispuestas horizontalmente y se extienden a través del xilema y el floema secundarios || **R. uniseriado:** radio de una sola célula de ancho. || **R. multiseriado:** consta de varias células de anchura.
- Tíldes:** excrecencias de las células parenquimáticas que se encuentran en contacto con un vaso; penetran por las puntuaciones y cuando son numerosas terminan por obstruir el lumen del mismo.
- Xilema:** uno de los tejidos conductores, encargado de transportar agua y sustancias disueltas. Caracterizado por la presencia de elementos traqueales (traqueidas y vasos), células parenquimáticas y fibras.

Bibliografía

- Camefort, M. 1972.** Morphologie des Végétaux Vasculaires. 2^{da} ed. Doin, Éditeurs.
- Carlquist S. 1984.** Wood and stem anatomy of Lardizabalaceae, with comments on the vining habit, ecology and systematics. Bot.J.Linnean Soc. 88: 257-277.
- Catesson A.M. & Lachaud S. 1993.** Le cambium, structure, fonctionnement et controle de l'activité saisonniere. Acta Botanica Gallica 140: 337-350.
- Cutler D.F. 1978.** Applied Plant Anatomy. Longman. London and New York.

- Esau K. 1972.** Anatomía vegetal. Ed.Omega, S.A. Barcelona.
- Esau K. 1977.** Anatomy of seed plants. 2nd ed. John Wiley & sons, New York.
- Evert R.F. & Deshpande B.P. 1970.** An ultrastructural study of cell division in the cambium. Amer.J.Bot. 57: 942-961.
- Fahn A. 1990.** Plant Anatomy 4th ed. Pergamon Press.
- Gentry, A. 1985.** The biosphere catalog: Plants
- Mauseth J.D. 1988.** Plant Anatomy. The Benjamin/Cummings Pub.Co., Inc. Menlo Park, California.
- Norverto C.A. 1993.** Perforated ray cells and primary wall remnants in vessel elements perforations of *Symplocos uniflora*. IAWA Bull. 14: 187-190.
- Raven P.H., Evert R.F. & Curtiss H. 1976.** Biology of Plants. 2nd. Ed. Worth Pub. Inc. New York.
- 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.

Enlaces recomendados

- Asturtalla. Escuela de artesanía en madera.** <http://www.asturtalla.com>
- Biology Department, Pacific Union College,** Angwin, California: www.puc.edu/Faculty/Gilbert_Muth/botgloss.htm
- Botanical Society of America Online Image Collection.** <http://images.botany.org/images.html>
- Histología vegetal.** Escuela Universitaria de Ingeniería Técnica Agrícola I.N.E.A. Valladolid. España. http://www.inea.uva.es/servicios/histologia/inicio_real.htm
- Mauseth J.D.** Plant Anatomy Laboratory. Micrographs of plant cells and tissues, with explanatory text. <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/>
- University of Rhode Island.** Plant anatomy BIO 311. Thumbnail image list. http://www.uri.edu/artsci/bio/plant_anatomy/thumbnails.html#lab_12
- University of Wisconsin.** Biology 130 Lab Images. <http://biology.uwsp.edu/courses/botlab/>