

## XII. PERIDERMIS

La peridermis es un tejido de protección de origen secundario que reemplaza a la epidermis en tallos y raíces que aumentan de espesor por crecimiento secundario. Las dicotiledóneas leñosas y las gimnospermas suministran los mejores ejemplos de desarrollo de la peridermis. Las hojas generalmente no producen peridermis aunque las escamas de las yemas invernales pueden presentarla. La peridermis aparece en las dicotiledóneas herbáceas, especialmente en las partes más viejas del tallo y raíz. Algunas monocotiledóneas tienen peridermis; otras, un tipo diferente de tejido protector secundario.

La peridermis se desarrolla a lo largo de superficies que están expuestas luego de la abscisión de partes de la planta, tales como hojas y ramas. La formación de la peridermis es también una etapa importante en el desarrollo de las capas protectoras próximas a los tejidos lesionados o muertos (necrosados), peridermis de las heridas, o súber o corcho de las heridas (fig. 12.1, C) ya sea que resulte de una herida mecánica<sup>15</sup> o de la invasión de parásitos.<sup>21</sup> En varias familias de dicotiledóneas, la peridermis se forma en el xilema—súber interxilar— en relación con la muerte de los vástagos anuales o la división de raíces y tallos perennes.<sup>16</sup>

El término no técnico "corteza" debe distinguirse del término peridermis. Aunque la palabra "corteza" se emplea sin precisión y a menudo inconsistentemente, es un término útil si se define en forma adecuada. Es muy apropiado emplearlo para designar a todos los tejidos situados

por fuera del cámbium vascular. En estado secundario, la "corteza" incluye el floema secundario, los tejidos primarios que puedan estar aún presentes por fuera del floema secundario, la peridermis y los tejidos muertos por fuera de la peridermis. La muerte de las células aisladas por fuera de la peridermis lleva a distinguir entre la "corteza" externa muerta de la interna viva. El floema funcional es la parte más interna de la "corteza" viva. El término "corteza" se emplea a veces para tallos en estado primario de crecimiento; incluye entonces al floema primario, la corteza y la epidermis. Debido a la disposición radialmente alterna de xilema y floema en raíces en estado primario, el floema primario de una raíz no puede ser convenientemente incluido con la corteza en el término "corteza".

### ESTRUCTURA DE LA PERIDERMIS Y TEJIDOS RELACIONADOS

El término peridermis incluye *felógeno* (cámbium del súber o corcho), meristema que produce la peridermis; *felema* (comúnmente llamado *súber* o corcho), tejido protector formado hacia afuera por el felógeno; y la *felodermis*, tejido parenquimático vivo formado hacia adentro por el meristema (fig. 12.1, A). La muerte de los tejidos por fuera de la peridermis se produce a causa de una inserción de súber muerto

entre estos tejidos y los tejidos internos vivos del eje.

El felógeno es relativamente simple en estructura. A diferencia del cámbium vascular, tiene una sola forma celular. En corte transversal el felógeno aparece generalmente como una capa tangencial continua (meristema lateral) de

células rectangulares radialmente achatadas, cada una con las derivadas en una fila radial que se extiende hacia afuera por las células del corcho y hacia adentro por las células de la felodermis (fig. 12.1, A). En cortes longitudinales las células del felógeno son rectangulares o poligonales, a veces algo irregulares.

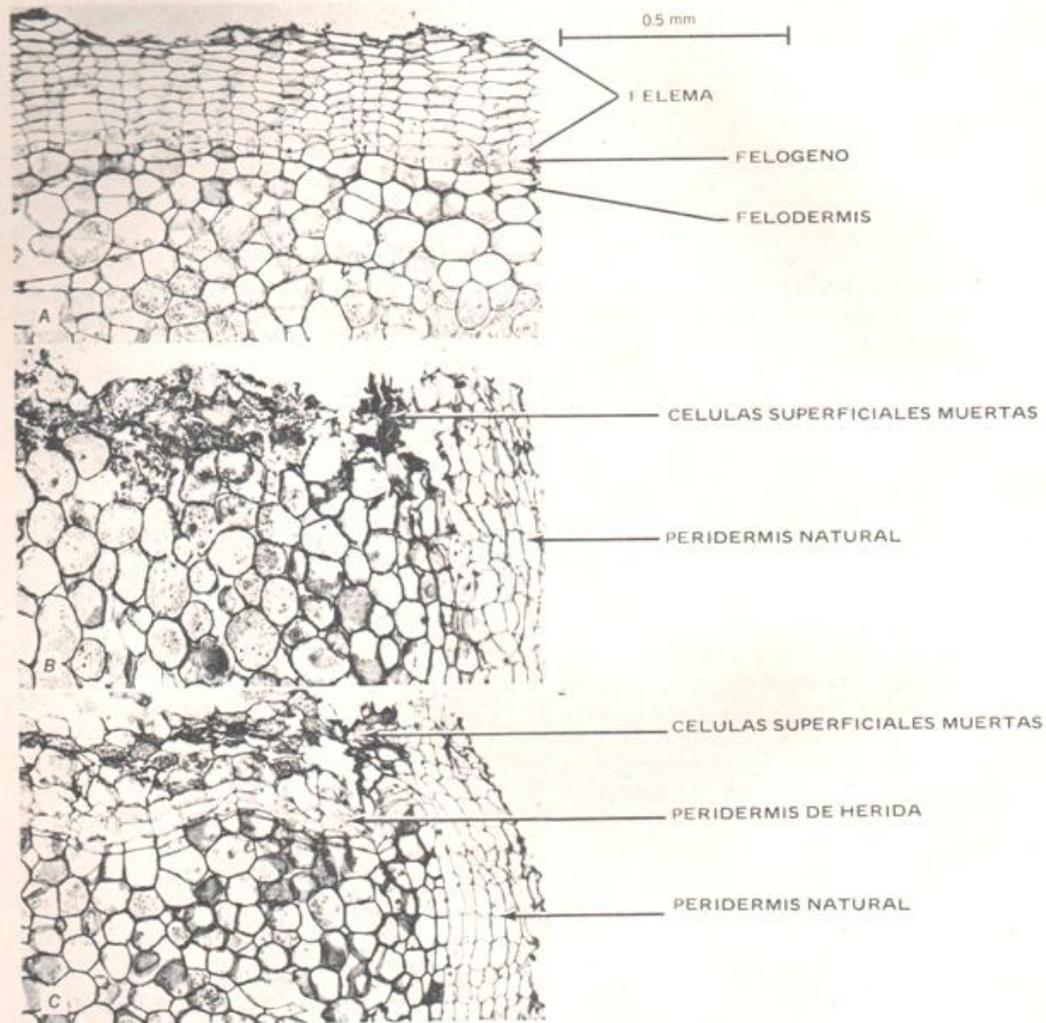


Figura 12.1. Peridermis de la raíz del boniato o batata (*Ipomea batatas*). A, peridermis natural. B, C, cicatrización de herida en los extremos partidos al final del período de curación: B, luego de la curación en una pila en el campo; C, luego de la curación en ambiente cálido. En B, los extremos quebrados cubiertos por células muertas. En C, se ha desarrollado una peridermis de herida por debajo de las células superficiales muertas y se ha conectado (derecha) con la peridermis natural. (De Morris y Mann.<sup>15</sup>)

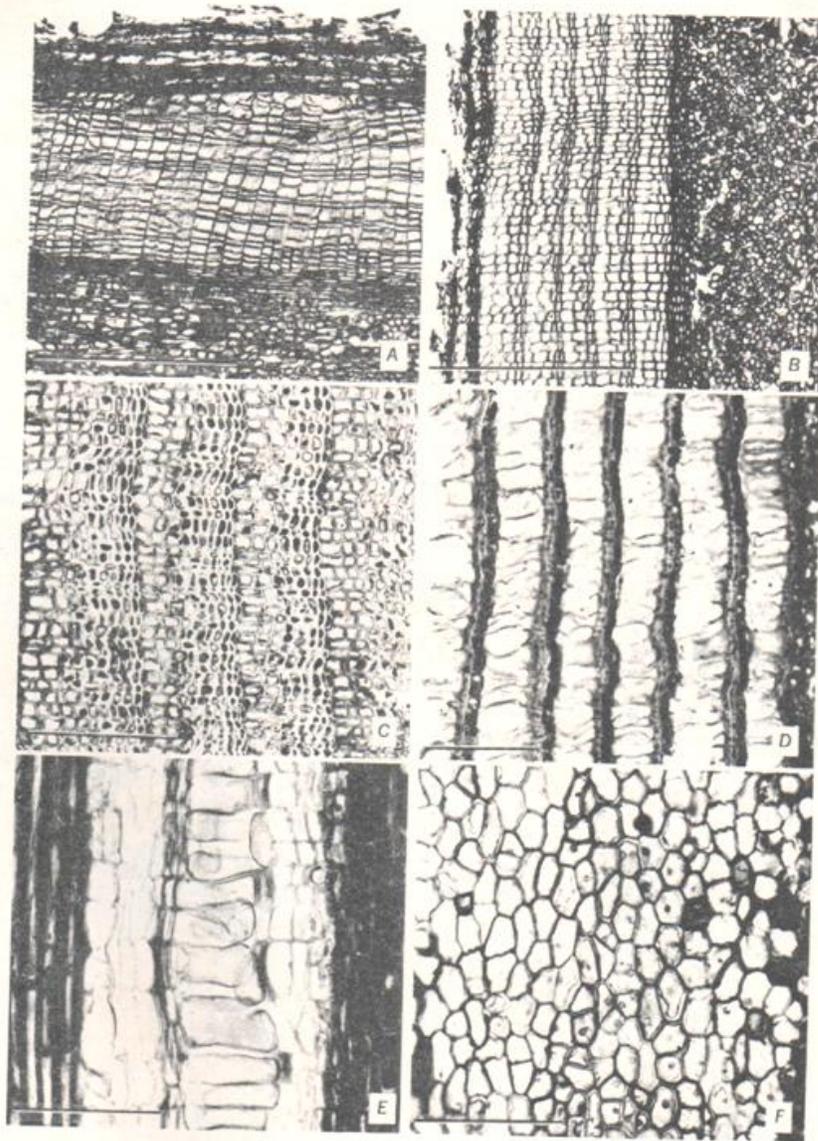


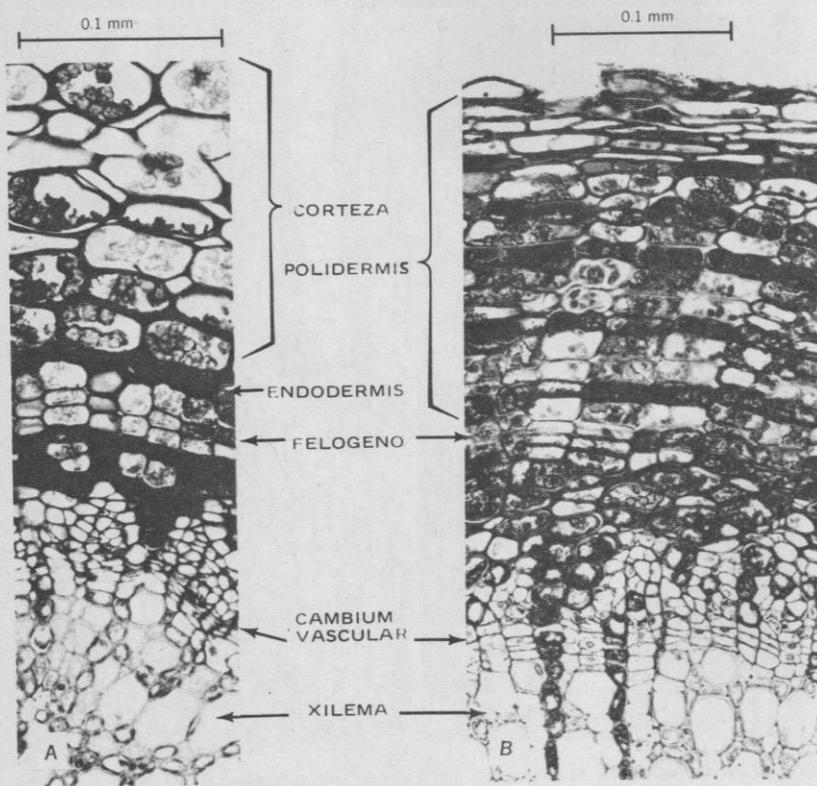
Figura 12.2. Variación en la estructura del felema en los tallos. *A, B, Rhus typhina*. Felema en corte transversal (*A*) y radial (*B*) de tallo. La alternación de células más angostas y más anchas pone de manifiesto la presencia de capas de crecimiento. *C, Betula populifolia*. Felema con gruesas paredes celulares y capas de crecimiento conspicuas; corte radial. *D, Rhododendron maximum*. Felema heterogéneo que consiste de células de diferentes tamaños; algunas de las capas de células pequeñas están constituidas por esclereidas; corte radial. *E, F, Vaccinium corymbosum*. Felema en corte radial (*E*, células claras del medio) y cortes tangenciales (*F*). Las células varían de forma en *E*. (Las líneas representan: 0,5 mm en *A, B*; 0,1 mm en *C-F*.)

Las células del súber son aproximadamente prismáticas (fig. 12.2, A, B) aunque pueden ser algo irregulares en el plano tangencial (fig. 12.2, F). Pueden ser alargadas verticalmente (fig. 12.2, E, F) radialmente (fig. 12.2, B-E), o tangencialmente (fig. 12.2, A, células más angostas; 12.7, A). Están generalmente dispuestas en forma compacta, es decir que el tejido carece de espacios intercelulares. Las células están muertas en la madurez, pero pueden tener contenidos fluidos o sólidos, algunos incoloros, otros pigmentados.

Las células del súber se caracterizan por la suberización de sus paredes. La suberina, una sustancia grasa, aparece generalmente como una laminilla discernible que cubre la pared original primaria y celulósica que puede estar lignifica-

da. La laminilla de suberina aparece estratificada al microscopio electrónico probablemente debido a una alternancia de suberina y ceras.<sup>9</sup> Las paredes de las células de súber varían en grosor. En células con paredes gruesas aparece una capa de celulosa lignificada por dentro de la laminilla de suberina, que puede quedar así incluida entre dos capas de celulosa. Las paredes de las células de súber pueden colorearse de castaño o amarillo.

El corcho empleado comercialmente como corcho de botellas tiene paredes delgadas y el lumen lleno de aire. Es muy impermeable al agua y resistente al aceite. Es de peso liviano y tiene cualidades de aislante térmico. El corcho maduro de este tipo es también un tejido comprimible y elástico. El ser impermeable al agua



**Figura 12.3.** Polidermis de una raíz de frutilla (*Fragaria*) en cortes transversales. A, raíz en etapa temprana de crecimiento secundario. Se ha iniciado el felógeno pero la corteza está aún intacta. B, raíz más vieja. Capa ancha de polidermis formada por el felógeno. Las células que constituyen las bandas oscuras en la polidermis están suberizadas. Estas células alternan con otras no suberizadas. Ambos tipos de células son vivos. Las células no suberizadas forman la cubierta externa. No hay corteza. (De Nelson y Wilhelm.<sup>18</sup>)

y buen aislante —propiedades comerciales valiosas— hacen al corcho efectivo como capa protectora en la superficie de la planta. El tejido muerto que es aislado por la peridermis agrega efecto aislante al corcho.

En muchas especies el floema consta de células de súber y de células no suberizadas llamadas *células feloides*. Como las células del súber, las células no suberizadas pueden tener paredes gruesas o delgadas, y pueden diferenciarse como esclereidas (fig. 12.2, D). En una especie de *Abies*, alternan capas de células de súber con capas de células que tienen las paredes tangenciales externas engrosadas y esclerosadas.<sup>14</sup> Esta estratificación indica incrementos estacionales.

Las células de la felodermis se parecen a células parenquimáticas corticales y pueden distinguirse de estas últimas por su posición en las mismas filas radiales que las células del felema (fig. 12.1, A).

#### POLIDERMIS

Un tipo especial de tejido protector llamado polidermis aparece en las raíces y tallos subterráneos de *Hypericaceae*, *Myrtaceae*, *Onagraceae* y *Rosaceae*.<sup>13,18</sup> Consta de capas alternas de tejidos: capas de una sola célula de profundidad, de células parcialmente suberizadas y capas de varias células de profundidad de células no

suberizadas (fig. 12.3). La polidermis puede tener un espesor total de veinte o más capas, pero sólo las capas más externas están muertas. En la parte viva, las células no suberizadas funcionan como células de almacenamiento.

#### RITIDOMA

A medida que un árbol envejece, la peridermis se origina a profundidades cada vez mayores y causa así una acumulación de tejidos muertos sobre la superficie del tallo y la raíz (figs. 12.4 y 12.8). Esta parte muerta de la "corteza", compuesta de capas de tejidos aislados por la peridermis y de capas de la peridermis que no crecen más, se llama ritidoma. El ritidoma pues, constituye la "corteza" externa y está especialmente bien desarrollada en raíces y tallos más viejos de los árboles. En los arbustos, es común una temprana exfoliación de la "corteza" más vieja que impide una acumulación de un ritidoma grueso.

Los estudios de la "corteza" basados en el uso de la criofijación han revelado que hay dos tipos de peridermis vinculadas a la formación de ritidoma en tres especies de coníferas.<sup>17</sup> La peridermis inicial y algunas de las peridermis siguientes son de color castaño, otras peridermis que le siguen son púrpura-rojizas. Además del color, los dos tipos de peridermis tienen otros caracteres específicos químicos y físicos, y di-

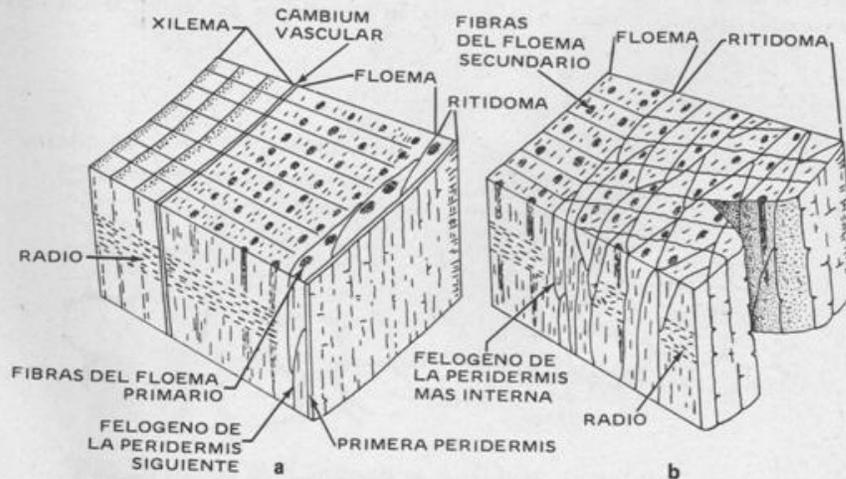


Figura 12.4. Diagrama que muestra etapas temprana (a) y tardía (b) en el desarrollo del ritidoma. En a la corteza y el floema están incluidos en el ritidoma; en b, hay muchas capas del floema secundario. En b han caído las capas tempranas de ritidoma.

fieren también en su posición en el ritidoma. La peridermis rojiza siguiente aparece próxima al floema muerto incluido en el ritidoma y parece servir para proteger a los tejidos vivos de los efectos asociados con la muerte celular. Las peridermis castañas siguientes aparecen esporádicamente y están separadas del floema muerto por las peridermis púrpura-rojizas. La peridermis inicial color castaño y las peridermis castañas siguientes son similares en todas sus características y ambas actúan al proteger los tejidos vivos contra el ambiente externo, la primera peridermis antes de la formación del ritidoma, las peridermis castañas que siguen, luego del desprendimiento de las capas del ritidoma. En vista de sus presuntas funciones específicas se han propuesto dos vocablos para caracterizarlas: *necrofiláctica*, para la púrpura-rojiza que sigue; *exofiláctica*, para la peridermis castaña, la primera y las siguientes.<sup>17</sup>

#### DESARROLLO DE LA PERIDERMIS

La primera peridermis aparece generalmente durante el primer año de crecimiento del tallo y la raíz. Las peridermis siguientes, más profundas, pueden iniciarse más tarde el mismo año o muchos años después (especies de *Abies*, *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus*<sup>14</sup>) o pueden no aparecer nunca. Además de las diferencias específicas, las condiciones ambientales influyen en la aparición

de las peridermis tanto inicial como siguientes. La disponibilidad de agua, temperatura e intensidad de la luz, todas afectan la regulación del desarrollo de las peridermis.<sup>3,6,14</sup>

La primera peridermis de un tallo se origina comúnmente en la capa subepidérmica (fig. 12.5, a), ocasionalmente en la epidermis. En algunas especies, sin embargo, la primera peridermis se origina bastante profundamente en el tallo (*Berberis*, *Ribes*, *Vitis*; fig. 12.6), generalmente en el floema primario. En la mayoría de las raíces la primera peridermis se origina en el periciclo (cap. XIV), pero puede aparecer cerca de la superficie como, por ejemplo, en algunos árboles y plantas herbáceas perennes, en las cuales la corteza de la raíz sirve para el almacenamiento de alimentos. Las peridermis se originan sucesivamente en capas más profundas por debajo de la primera (fig. 12.4) y así, eventualmente se originan a partir de parénquima del floema secundario, incluyendo las células de los radios.

El primer felógeno se inicia ya sea uniformemente alrededor de la circunferencia del eje, o sea en áreas localizadas y se vuelve continuo por una dispersión lateral de la actividad meristemática. Las peridermis siguientes se originan más comúnmente como capas discontinuas que se superponen (figs. 12.4, 12.7, B y 12.8). Estas capas que tienen aproximadamente la forma de valvas se originan por debajo de las grietas de la peridermis situada por encima. Las peridermis siguientes pueden ser también continuas alrede-

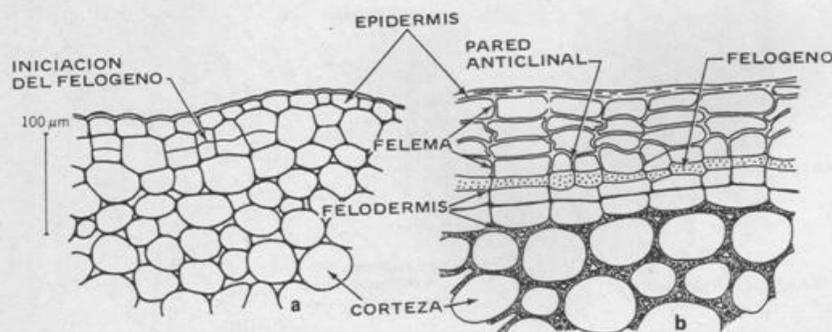


Figura 12.5. Origen de la peridermis en un tallo de *Pelargonium* visto en corte transversal. a, las divisiones periclinales de la capa subepidérmica produjeron células de felógeno hacia el exterior y células de felodermis hacia el interior, una de cada una por cada célula dividida. b, se establece la peridermis.

por de la circunferencia o por lo menos alrededor de partes considerables de ésta (fig. 12.7, C).

El felógeno, el primero o el siguiente, se inicia por divisiones de las células de diversos tipos. Dependiendo de la posición del felógeno éstas pueden ser células de la epidermis, del parénquima subepidérmico, del colénquima, del parénquima del periciclo o del floema, incluso de los radios floemáticos. Generalmente estas células se distinguen de las otras células de las mismas categorías; todas son células vivas y por lo tanto potencialmente meristemáticas. Las divisiones iniciales pueden comenzar en presencia de cloroplastos y sustancias ergásticas, tales como almidón y taninos, y mientras las células tienen aún paredes primarias engrosadas como en el colénquima. Eventualmente los cloroplas-

tos se transforman en leucoplastos y las sustancias ergásticas y los espesamientos de pared desaparecen. A veces las células subepidérmicas, en las cuales el felógeno se origina, no tienen espesamientos colenquimáticos y muestran una disposición ordenada y compacta.

El felógeno se inicia por divisiones periclinales y produce el felema y la felodermis también por divisiones periclinales (fig. 12.5). El felógeno acompaña el aumento de la circunferencia del eje por divisiones periódicas de sus células en el plano radial anticlinal (fig. 12.5, b).

La secuencia de las divisiones que inician la peridermis es algo variable, aún en plantas de la misma especie que crecen bajo diferentes condiciones ambientales. A veces el felógeno se restringe a una sola capa de células (generalmente la más externa de las dos capas formadas por

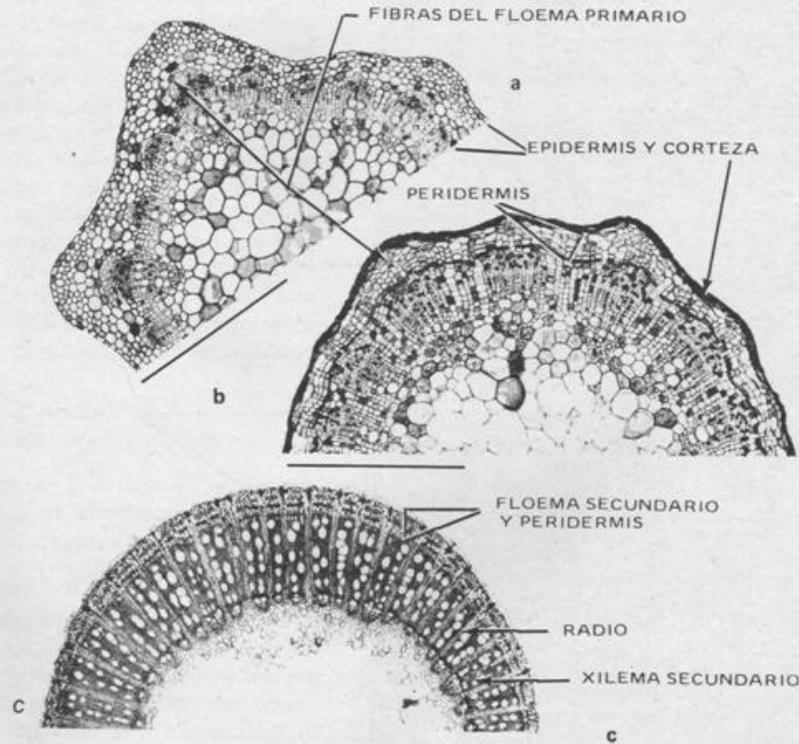


Figura 12.6. Origen de la peridermis en la vid (*Vitis vinifera*) vista en cortes transversales. *a*, tallo de la plántula sin peridermis *b*, tallo de plántula más vieja con peridermis originada en el floema primario y que causó la muerte y aplastamiento de la corteza. Fibras del floema primario aparecen también por fuera de la peridermis. *c*, caña de un año de edad con peridermis por fuera del floema secundario. (Las líneas representan: 0,5 mm en *a*, *b*; 1 mm en *c*. De Esau, *Hilgardia* 18:217-296, 1948.)

las divisiones periclinales iniciales); otras veces hay algunas divisiones preparatorias antes de que se defina el felógeno. Esta última secuencia es común en las raíces.

El felógeno de la peridermis inicial produce

la mayoría de las células hacia afuera. Por consiguiente la felodermis es generalmente escasa, a veces restringida a la única capa de células que queda en la cara interna del felógeno luego de las primeras divisiones periclinales (fig. 12.1, A).

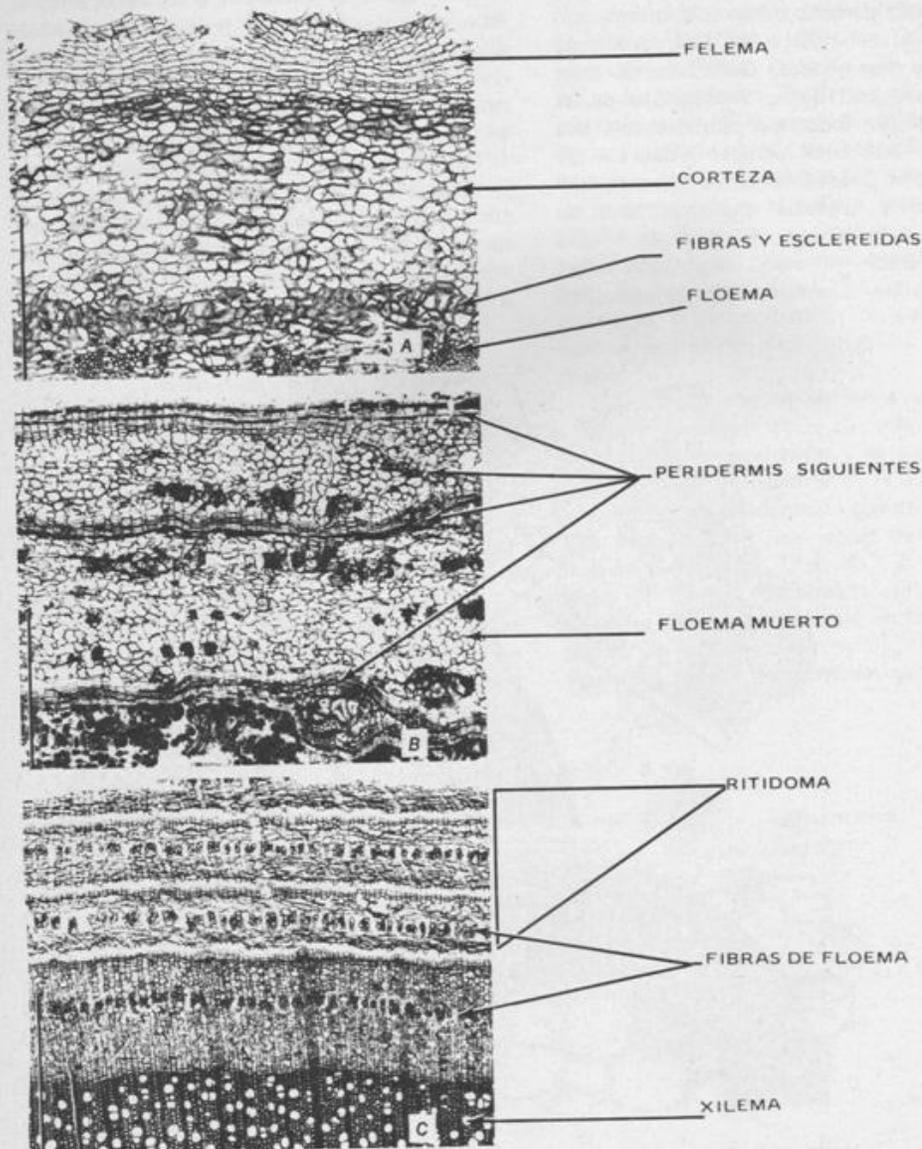


Figura 12.7. Peridermis y ritidoma en cortes transversales de tallos. A, *Talauma*. Felema con grietas profundas. B, *Quercus alba*. Ritidoma en capas angostas de peridermis y capas anchas de tejido floemático muerto. C, *Lonicera tartarica*. Ritidoma en el cual las capas de peridermis alternan con capas derivadas del floema secundario que contiene fibras de floema. (Las líneas representan 0,5 mm.)

Una felodermis relativamente amplia se observó en tallos y raíces de ciertas *Cucurbitaceae*.<sup>7</sup> Las más profundamente ubicadas, las peridermis siguientes también tienen felodermis. En general una célula dada de felógeno produce sólo unas pocas células de súber al año. En muchas especies los incrementos anuales no son discernibles; en algunas, sin embargo, las células de súber tempranamente formadas son más anchas y tienen paredes más delgadas que las formadas posteriormente (*Betula*, fig. 12.2, C; *Prunus*, *Robinia*<sup>24</sup>), y el último súber puede tener contenidos oscuros.<sup>25</sup>

#### TEJIDO PROTECTOR EN LAS MONOCOTILEDONEAS

Las monocotiledóneas rara vez producen una peridermis similar a la de las dicotiledóneas.<sup>20</sup> En muchas monocotiledóneas la epidermis es permanente y, por lo tanto, las capas superficiales no son reemplazadas. Estas capas pueden suberizarse y esclerosarse con poca o ninguna división celular que preceda al cambio (ver *metacutinización* en el glosario). En las monocotiledóneas leñosas, incluyendo a las palmeras<sup>23</sup> se ha observado un tipo especial de desarrollo de tejido protector. Las células parenquimáticas en posiciones sucesivamente más profundas se dividen varias veces periclinalmente, y los productos de estas divisiones se suberizan. Debido a su apariencia estratificada en los cortes transversales, el tejido se denomina súber estratificado (fig. 12.9).

#### PERIDERMIS DE LAS HERIDAS

Las heridas inducen una serie de hechos metabólicos y respuestas citológicas relacionadas que conducen, bajo condiciones favorables, a un cierre completo de la herida.<sup>12</sup> La cicatrización de las heridas es un proceso de desarrollo que requiere una síntesis de ADN y proteína.<sup>2</sup>

La peridermis natural y la de heridas se originan y crecen esencialmente de la misma manera y pueden tener los mismos componentes celulares.<sup>15</sup> La peridermis natural se desarrolla bajo una superficie que está eficazmente sellada por la epidermis cutinizada, correspondientemente la formación de la peridermis está precedida por la formación de una cicatriz (tejido cicatricial), es decir por la obliteración de la superficie recientemente expuesta. Este tejido incluye células

muertas (*necrosadas*) en la superficie (fig. 12.1, B) y células vivas por debajo, que se suberizan y lignifican y constituyen la llamada *capa de cierre*.<sup>8</sup> El felógeno de las heridas se origina debajo de la capa de cierre y, cuando se desarrolla el súber, el tejido cicatricial muerto es

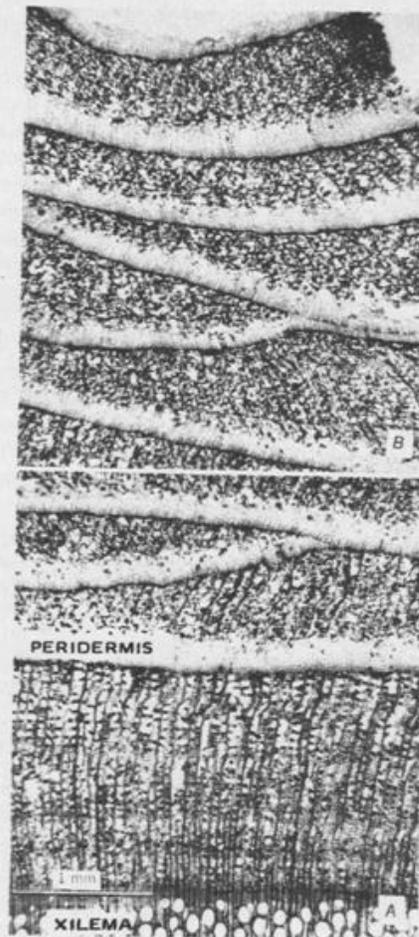


Figura 12.8. Ritidoma en corte transversal de un tallo de 11 años de edad de *Cephalanthus occidentalis* (*Rubiaceae*). A, parte interna de la "corteza" con floema funcional y tres capas de peridermis. B, parte más externa del ritidoma con seis capas de peridermis que alternan con capas de floema secundario inactivo. El ancho total del ritidoma era de 4,5 mm. (De Esau: p. 44, en M. H. Zimmermann, ed. *The formation of wood in forest trees*. Academic Press, New York, 1964.)

empujado hacia afuera (fig. 12.1, C). Un desarrollo satisfactorio de la peridermis de las heridas es importante en la práctica hortícola cuando las partes de la planta que se utilizan para la propagación deben ser cortadas (p. ej. tubérculos de papa, raíces de boniato \*). Los experimentos en los cuales los fenómenos de cicatrización de las heridas en los tubérculos de papa cortados fueron inhibidos o retardados mediante un tratamiento químico mostraron la importancia de la peridermis de las heridas en la protección contra la infección causada por los organismos que producen la descomposición.<sup>1</sup> Las condiciones ambientales influyen notoriamente sobre el desarrollo de la peridermis de las heridas.<sup>15</sup> La capacidad para desarrollar peridermis de las heridas en respuesta a una invasión por parásitos puede distinguir las plantas resistentes de las susceptibles.<sup>21</sup>

Los taxa vegetales varían en relación con los aspectos histológicos de la cicatrización de las heridas, como lo hacen en detalles del desarrollo natural de los tejidos protectores.<sup>8,22</sup> En general las monocotiledóneas son menos sensibles a las heridas que las dicotiledóneas. En las dicotiledóneas y ciertas monocotiledóneas (*Liliales*, *Araceae*, *Pandanaceae*), la cicatrización incluye la formación tanto de la capa de cierre como de la peridermis de las heridas. En otras monocotiledóneas no se observa peridermis de

las heridas. Entre éstas, las *Zingiberales* producen una capa de cierre, apenas suberizada mientras las *Arecaceae* y las *Poaceae* forman una capa de cierre lignificada.

Aparece una reacción de herida cuando se pela la peridermis apartándola de las células subyacentes. Las células recién expuestas mueren y una nueva peridermis se origina por debajo de ellas. Esta reacción se utiliza en la producción de corcho comercial a partir del alcornoque. El primer corcho, que es de calidad inferior, se separa del felógeno, y el nuevo felógeno que se desarrolla debajo del tejido cicatricial produce abundante corcho de calidad superior.

#### ASPECTO EXTERNO DE LA "CORTEZA" EN RELACION CON LA ESTRUCTURA

Las características externas de la peridermis y del ritidoma varían en relación con la estructura y desarrollo de la peridermis y de los tipos de tejidos aislados por ella. Si hay sólo una peridermis superficial con un súber delgado, la superficie es lisa. El súber abundante está generalmente agrietado y fisurado (fig. 12.7, A). Cuando la producción anual de súber aparece en posiciones aisladas, las capas externas se desprenden en estas posiciones de modo que la superficie se parece a la producida por algunos ritidomas escamosos. Los tallos de algunas espe-

N del E. Boniato = batata, camote.

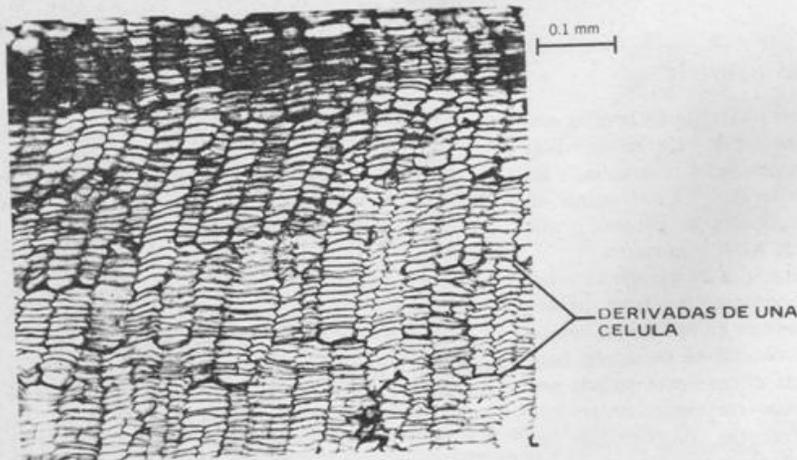


Figura 12.9. Súber estratificado de *Cordyline terminalis* en corte transversal. (Gentileza de V. I. Chedle.)

cies producen el llamado súber alado, forma que resulta del resquebrajamiento longitudinal simétrico del súber en relación con la expansión desigual de diferentes sectores del tallo (*Ulmus* sp.<sup>19</sup>). El súber alado puede ser también el resultado de una actividad inicialmente localizada del felógeno (*Euonymus alatus*<sup>4</sup>).

El ritidoma presenta una variedad de aspectos. En base al modo de formación se distin-

guen dos formas, "corteza" escamosa y "corteza" anular. La "corteza" escamosa aparece cuando las peridermis siguientes se desarrollan en estratos superpuestos restringidos, cada uno separa una "escama" de tejido (figs. 12.4, 12.7, B y 12.8; *Pinus*, *Pyrus*). La "corteza" anular es menos común y es el resultado de la formación de las peridermis sucesivas aproximadamente concéntricas alrededor del eje (*Vitis*, *Clematis*,

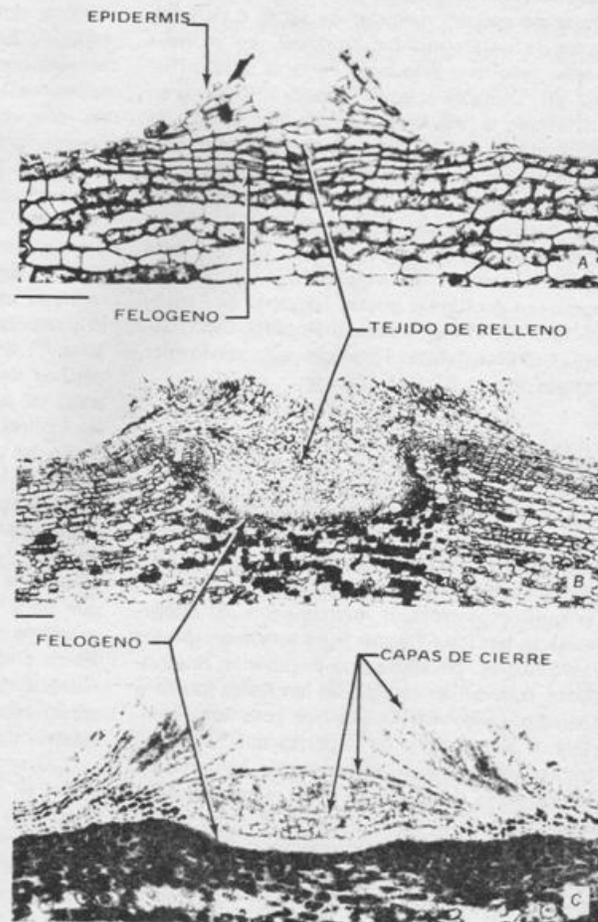


Figura 12.10. Lenticelas en cortes transversales de tallos. A, B, aguacate o palto (*Persea americana*). Lenticela joven en A, más vieja en B. No hay capas de cierre. C, haya (*Fagus grandifolia*). Lenticela con capas de cierre. (Las líneas representan 0,1 mm.)

*Lonicera*; fig. 12.7, C).

En relación con el tejido no peridérmico encerrado en el ritidoma, los tejidos fibrosos le dan un aspecto característico a la "corteza".<sup>11</sup> Si no hay fibras, la "corteza" se rompe en escamas o valvas individuales (*Pinus*, *Acer pseudo-platanus*). En las "cortezas" fibrosas los resquebrajamientos tienen disposición reticulada (*Tilia*, *Fraxinus*).

El descamado de la "corteza" puede tener diferentes bases estructurales. Si se presentan células de paredes delgadas de súber o de feloides en la peridermis del ritidoma, las escamas pueden exfoliarse a lo largo de estas células (fig. 12.2, D). También pueden producirse rupturas en el ritidoma a través de células de tejidos no peridérmicos. En *Eucalyptus* las rupturas ocurren a través de las células del parénquima del floema,<sup>5</sup> en *Lonicera tartarica*, entre las fibras y el parénquima del floema (fig. 12.7, C). El súber es frecuentemente un tejido fuerte y hace que la "corteza" sea persistente, y aunque se produzcan profundas grietas (especies de *Betula*, fig. 12.2, C; *Pinus*, *Quercus*, *Robinia*, *Salix*, *Sequoia*). Dicha "corteza" se desgasta sin formar escamas.

## LENTICELAS

Una lenticela puede definirse como una parte limitada de la peridermis en la cual el felógeno es más activo que en ninguna otra parte y produce un tejido que, a diferencia del felema, tiene numerosos espacios intercelulares. El felógeno de la lenticela misma tiene también espacios intercelulares. Debido a esta disposición relativamente laxa de las células, las lenticelas son consideradas como estructuras que permiten la entrada de aire a través de la peridermis.

Las lenticelas son componentes comunes de la peridermis de los tallos y las raíces. Externamente una lenticela a menudo aparece como una masa alargada verticalmente u horizontalmente de células sueltas que sobresalen por encima de la superficie a través de una fisura en la peridermis (fig. 12.10, B). Las lenticelas varían en tamaño desde estructuras escasamente visibles sin aumento óptico hasta otras de 1 centímetro o más de largo. Aparecen solas o en filas. Filas verticales de lenticelas se encuentran frecuentemente en posición opuesta a los radios vasculares anchos pero, en general, no hay una

relación posicional constante entre lenticelas y radios.

El felógeno de una lenticela es continuo con el de la peridermis suberosa pero generalmente se tuerce hacia adentro, de modo que parece situado más profundamente (fig. 12.10). El tejido laxo formado por el felógeno de la lenticela hacia afuera es el tejido *complementario* o *de relleno*<sup>25</sup>; el tejido formado hacia el interior es la felodermis.

El grado de diferencia entre el tejido de relleno y el felema vecino varía en las diferentes especies. En las gimnospermas el tejido de relleno está compuesto de los mismos tipos de células que el felema. La principal diferencia entre los dos es que el tejido de la lenticela tiene espacios intercelulares. Las células de la lenticela pueden tener también paredes más delgadas y pueden estar radialmente alargadas en vez de radialmente achatadas como las células del felema de tantas especies. En las lenticelas del tubérculo de papa, la microscopía de barrido ha revelado excrescencias de ceras sobre las paredes celulares que enfrentan a los espacios intercelulares.<sup>10</sup> Esta cera puede servir para regular la pérdida de agua del tubérculo e impedir la entrada de agua y posibles patógenos, a través de las lenticelas.

En las dicotiledóneas, se reconocen tres tipos estructurales.<sup>25</sup> El primero y más simple, ejemplificado por las especies de *Liriodendron*, *Magnolia*, *Malus*, *Persea* (fig. 12.10, b), *Populus*, *Pyrus* y *Salix*, tienen el tejido de relleno compuesto de células suberizadas. Este tejido, aunque tiene espacios intercelulares, puede ser más o menos compacto y puede mostrar capas anuales de crecimiento, con tejido más laxo, de paredes delgadas, que aparecen más temprano, y tejido más compacto y de paredes gruesas que aparece después.

Las lenticelas del segundo tipo, como se encuentran en las especies de *Fraxinus*, *Quercus*, *Sambucus* y *Tilia*, consisten fundamentalmente de una masa más o menos laxamente estructurada de tejido de relleno no suberizado, seguido al final de la estación por una capa más compacta de células suberizadas.

El tercer tipo, ilustrado por las lenticelas de especies de *Betula*, *Fagus* (fig. 12.10, C), *Prunus* y *Robinia*, muestra el grado más alto de especialización. El tejido de relleno está estratificado debido a que el tejido laxo no suberizado alterna regularmente con el tejido suberizado

compacto. El tejido compacto forma las capas de cierre, cada una de varias células de profundidad, que mantienen junto al tejido laxo, generalmente en varias capas de profundidad. Anualmente se producen varios estratos de cada tipo de tejido. Las capas de cierre se rompen sucesivamente por el nuevo crecimiento.

Las primeras lenticelas aparecen frecuentemente bajo los estomas. Las células parenquimáticas debajo de un estoma llevan a cabo divisiones preparatorias; luego un felógeno empuja a las células que están por encima hacia afuera y rompen la epidermis (fig. 12.10, A).

Las lenticelas se mantienen en la peridermis mientras ésta continúa creciendo, y de tiempo en tiempo se originan nuevas por un cambio en la actividad del felógeno, desde la formación de felema hasta la formación del tejido de la lenticela. Las peridermis más profundas también tienen lenticelas, que generalmente aparecen en el fondo de las grietas del ritidoma. Las lenticelas del ritidoma son básicamente análogas a las de la peridermis inicial, pero su felógeno es menos activo, y, por lo tanto, no se encuentran tan bien diferenciadas.

#### REFERENCIAS

1. Audia, W. V., W. L. Smith, Jr., and C. C. Craft. Effects of isopropyl N-(3-chlorophenyl) carbamate on suberin, periderm, and decay development by Katahdin potato slices. *Bot. Gaz.* 123:255-258. 1962.
2. Borchert, R., and J. D. McChesney. Time course and localization of DNA synthesis during wound healing of potato tuber tissue. *Devel. Biol.* 35:293-301. 1973.
3. Borger, G. A., and T. T. Kozłowski. Effect of water deficits on first periderm and xylem development in *Fraxinus pennsylvanica*. *Can. J. For. Res.* 2:144-151. 1972. Effects of light intensity on early periderm and xylem development in *Pinus resinosa*, *Fraxinus pennsylvanica*, and *Robinia pseudoacacia*. *Can. J. For. Res.* 2:190-197. 1972. Effects of temperature on first periderm and xylem development in *Fraxinus pennsylvanica*, *Robinia pseudoacacia*, and *Ailanthus altissima*. *Can. J. For. Res.* 2:198-205. 1972.
4. Bowen, W. R. Origin and development of winged cork in *Euonymus alatus*. *Bot. Gaz.* 124:256-261. 1963.
5. Chattaway, M. M. The anatomy of bark. I. The genus *Eucalyptus*. *Aust. Jour. Bot.* 1:402-433. 1953.
6. De Zeeuw, C. Influence of exposure on the time of deep cork formation in three northeastern trees. *New York State Col. Forestry, Syracuse Univ. Bul.* 56. 1941.
7. Dittmer, H. J., and M. L. Roser. The periderm of certain members of the Cucurbitaceae. *Southwest Nat.* 8:1-9. 1963.
8. El Hadidi, M. N. Observations on the wound-healing process in some flowering plants. *Mikroskopie* 25:54-69. 1969.
9. Falk, H., and M. N. El Hadidi. Der Feinbau der Suberinschichten verkorkter Zellwände. *Z. Naturforsch.* 16b:134-137. 1961.
10. Hayward, P. Waxy structures in the lenticels of potato tubers and their possible effects on gas exchange. *Planta* 120:273-277. 1973.
11. Holdheide, W. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. *Handbuch der Mikroskopie in der Technik*. Band 5. Teil 1:195-367. 1951.
12. Lipetz, J. Wound healing in higher plants. *Internatl. Rev. Cytol.* 27:1-28. 1970.
13. Luhan, M. Das Abschlussgewebe der Wurzeln unserer Alpenpflanzen. *Ber. Deut. Bot. Ges.* 68:87-92. 1955.
14. Mogensen, H. L. Studies on the bark of the cork bark fir: *Abies lasiocarpa* var. *arizonica* (Merriam) Lemmon. I. Periderm ontogeny. *Ariz. Acad. Sci. J.* 5:36-40. 1968. II. The effect of exposure on the time of initial rhytidome formation. *Ariz. Acad. Sci. J.* 5:108-109. 1968.