

X. CAMBIUM VASCULAR

El cámbium vascular es el meristema que produce los tejidos vasculares secundarios. Es un meristema lateral ya que, en contraste con el meristema apical, ocupa una posición lateral en el tallo y la raíz. En el aspecto tridimensional el cámbium es una vaina continua alrededor del xilema del tallo y la raíz y sus ramas, y se extiende en forma de bandas a las hojas si éstas tienen crecimiento secundario.

ORGANIZACION DEL CAMBIUM

Las células del cámbium vascular no encajan en las descripciones usuales de las células meristemáticas, ya que éstas tienen citoplasma denso, núcleo grande y son aproximadamente isodiamétricas. Aunque las células cambiales en reposo tienen relativamente pocas vacuolas pequeñas, las células cambiales activas son muy vacuoladas.¹⁸ Morfológicamente, las células cambiales son de dos formas. Las células llamadas *iniciales fusiformes* (fig. 10.1, a), son muchas veces más largas que anchas; las otras, las *iniciales radiales* (fig. 10.1, b), son desde un poco alargadas a casi isodiamétricas. El término fusiforme indica que la célula tiene la forma de un huso. Una inicial fusiforme, sin embargo, es una célula aproximadamente prismática en su parte media y en forma de cuña en sus extremos. El extremo afilado de la cuña se ve en los cortes tangenciales; el extremo truncado, en los cortes radiales (fig. 10.1, a). Los lados tangen-

ciales de la célula son más anchos que los radiales.

En la zona cambial, las iniciales fusiformes y sus derivadas constituyen el sistema axial; las iniciales radiales, el sistema radial. Vistas en corte tangencial las células pueden aparecer en filas horizontales o no; en el primer caso el cámbium se dice estratificado (fig. 10.2). En un cámbium estratificado las iniciales fusiformes son más cortas y se superponen menos que en un cámbium no estratificado. La disposición de las iniciales cambiales determina la organización de los tejidos vasculares secundarios. Las células de los sistemas axiales en estos tejidos derivan de iniciales fusiformes dispuestas en forma similar y los sistemas radiales derivan de iniciales radiales; el cámbium estratificado y el no estratificado dan origen a maderas estratificadas y no estratificadas respectivamente.

Cuando las iniciales cambiales producen células de xilema y floema secundarios se dividen periclinalmente (fig. 10.1, a, b). A veces una célula derivada se produce hacia el xilema, a veces hacia el floema, aunque no necesariamente en forma alternada. Así cada inicial cambial produce filas radiales de células, una hacia el exterior y otra hacia el interior, y las dos filas se encuentran en la inicial cambial (figs. 10.1, c y 10.3). Las divisiones cambiales que agregan células a los tejidos vasculares secundarios son llamadas *divisiones aditivas*.²

Durante el máximo de actividad cambial, la adición de células ocurre tan rápidamente que

las células más viejas son aún meristemáticas cuando se producen nuevas células a partir de las iniciales. Así se acumula una amplia zona de células más o menos indiferenciadas. Dentro de esta zona, la *zona cambial*, sólo una célula en una fila radial dada es considerada como inicial en el sentido de que luego que se divide periclinalmente, una de las dos células resultantes permanece como inicial y la otra pasa a formar parte del floema o del xilema en vías de diferenciación. Las iniciales son difíciles de distinguir de sus derivadas recientes porque estas derivadas se dividen periclinalmente una o más veces antes de empezar a diferenciarse dando células de xilema o floema. Algunos investigadores, por lo tanto, prefieren usar la palabra *cámbium* para designar la zona cambial en su totalidad.⁷

La zona cambial constituye así un estrato más o menos amplio de células que se dividen periclinalmente organizadas en sistemas axial y radial. En el plano aproximadamente mediano (es más a menudo un plano mediano más bien externo) de este estrato se ve generalmente una capa única de iniciales cambiales flanqueada a lo largo de sus dos paredes tangenciales por iniciales de los tejidos vasculares, las iniciales de floema (o células madres del floema) hacia la periferia, las iniciales del xilema (o células madres del xilema) hacia el interior (fig. 10.4).

La inicial de una fila radial dada de células en la zona cambial no necesariamente tiene una alineación tangencial precisa con las iniciales de las filas radiales vecinas.³ En una fila radial, la inicial puede estar localizada más cerca del floema o del xilema que en otra fila. Además una

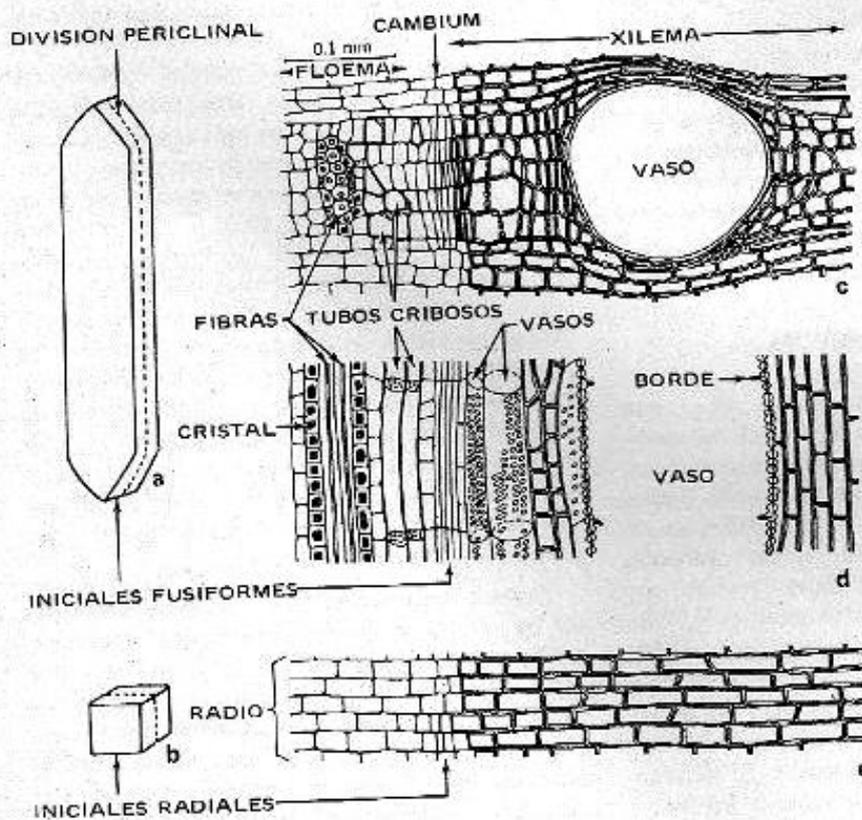


Figura 10.1. El cámbium vascular en relación con los tejidos derivados. a, diagrama de una inicial fusiforme; b, de una inicial radial. En ambos se indica con líneas quebradas la orientación de la división en relación con la formación de las células del floema y del xilema (división periclininal). c, d, e, *Robinia pseudoacacia*; los cortes de tallo incluyen floema, cámbium y xilema. c, transversal; d, radial (sólo sistema axial); e, radial (sólo el radio).

inicial dada puede dejar de participar en las divisiones aditivas y ser desplazada por su derivada, la que entonces pasa a desempeñar el papel de inicial cambial.

CAMBIOS EN LA CAPA INICIAL DURANTE EL DESARROLLO

A medida que la parte central del xilema secundario aumenta en espesor el cámbium es desplazado hacia afuera y su circunferencia aumenta. Este aumento se debe a la división celular, pero en especies arborescentes también coexisten fenómenos complejos de crecimiento intrusivo, eliminación de iniciales, y formación de iniciales radiales a partir de iniciales fusiformes. Las alteraciones del cámbium se reflejan en las relaciones celulares de los tejidos derivados, de modo que los cortes transversales y tangenciales seriados, particularmente los del xilema, pueden utilizarse para analizar el comportamiento del cámbium en el pasado.

Las divisiones que aumentan el número de iniciales se llaman *divisiones multiplicativas*.²

Cuando el cámbium tiene iniciales fusiformes cortas, las divisiones multiplicativas son en su mayor parte *radiales anticlinales*⁶ (fig. 10.5, a). Así, aparecen dos células contiguas donde previamente había sólo una, y cada una de ellas se agranda tangencialmente. En dicotiledóneas herbáceas y arbustivas las divisiones anticlinales son frecuentemente *laterales*; es decir que intersecan dos veces a la misma pared de la célula madre¹⁰ (fig. 10.5, b). Las iniciales fusiformes largas se dividen por paredes anticlinales más o menos inclinadas³ (*divisiones pseudotransversales*; figs. 10.5, c-e y 10.6, A), y cada célula nueva se alarga por crecimiento intrusivo apical (fig. 10.5, f, g). Como resultado de este crecimiento las nuevas células hermanas quedan contiguas en el plano tangencial (fig. 10.5, g) y así aumentan la circunferencia del cámbium. Durante el crecimiento intrusivo los extremos de las células pueden bifurcarse (fig. 10.5, h, i). Las iniciales radiales también se dividen radialmente en sentido anticlinal si la planta tiene radios biseriados o multiseriados.

La formación de iniciales radiales a partir de iniciales fusiformes o de sus segmentos es un

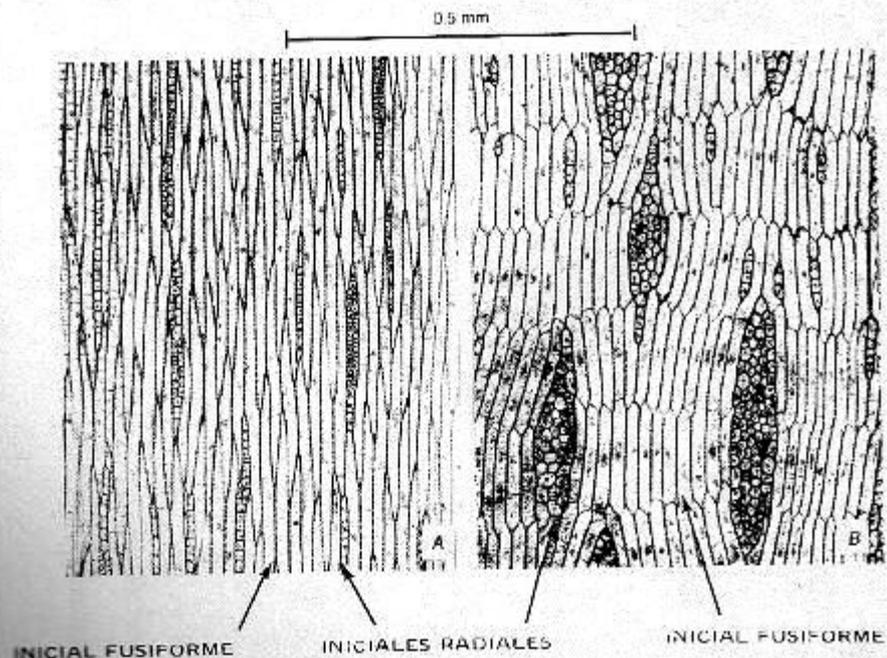


Figura 10.2. Disposición de las células del cámbium vascular como se ven en cortes transversales. A, cámbium no estratificado de *Rhus typhina*. B, cámbium estratificado de *Wisteria* sp.

fenómeno habitual. Si se comparan las capas de crecimiento en el xilema cerca de la médula con los que están más alejados, puede observarse una constancia relativa en la relación entre los radios y los componentes axiales.⁵ Esta constancia resulta de la adición de nuevos radios a medida que aumenta el diámetro de la columna de xilema; es decir que nuevas iniciales radiales aparecen en el cámbium. Estas nuevas iniciales radiales derivan de iniciales fusiformes.

Las iniciales de nuevos radios uniseriados pueden originarse como segmentos unicelulares separados de las iniciales fusiformes en sus ápices o en las partes medias (coníferas)⁵ o por divisiones transversales de tales iniciales (dicotiledóneas herbáceas y arbustivas).^{8,10} El origen de los radios, sin embargo, puede ser un proceso sumamente complicado que comprende una subdivisión transversal de iniciales fusiformes dando varias células, pérdida de algunos de los

productos de estas divisiones y la transformación de otros en iniciales radiales.² La pérdida o eliminación de una inicial es un desplazamiento de esta célula hacia el xilema o el floema y una eventual maduración que la transforma en xilemática o floemática, a menudo después de una gradual reducción en tamaño mientras la célula está todavía en la capa inicial.¹

En coníferas y dicotiledóneas los nuevos radios uniseriados comienzan como radios de una o dos células de altura y sólo gradualmente llegan a la altura típica de la especie.⁵ El aumento en altura se produce mediante divisiones transversales de las iniciales radiales establecidas y por fusión de radios situados uno sobre otro. En la formación de los radios multiseriados intervienen las divisiones anticlinales y las fusiones de los radios lateralmente aproximados. Los indicios son que en el proceso de fusión algunas iniciales fusiformes que intervienen entre los ra-

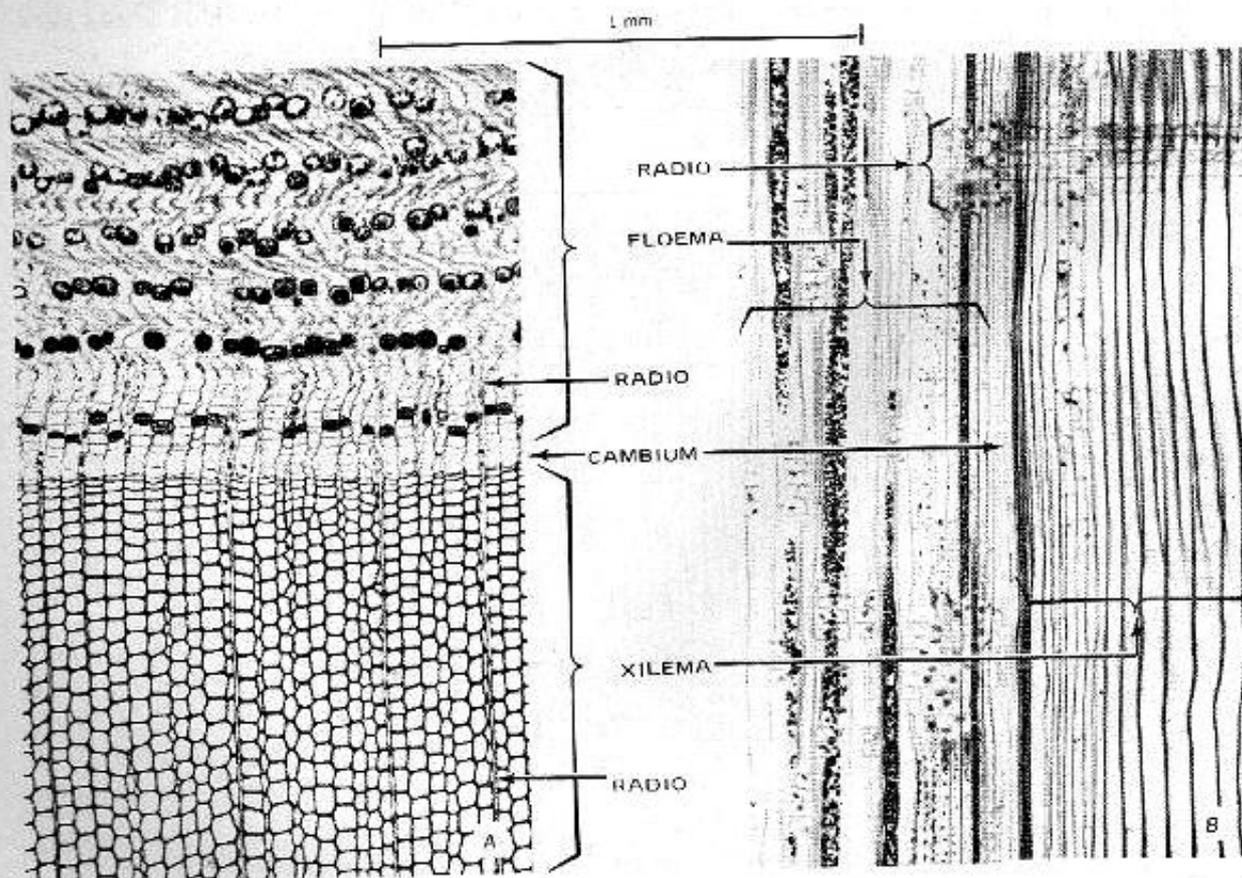


Figura 10.3. Tejidos vasculares y cámbium del tallo de pino (*Pinus* sp., una conífera) en corte transversal (A) y radial (B).

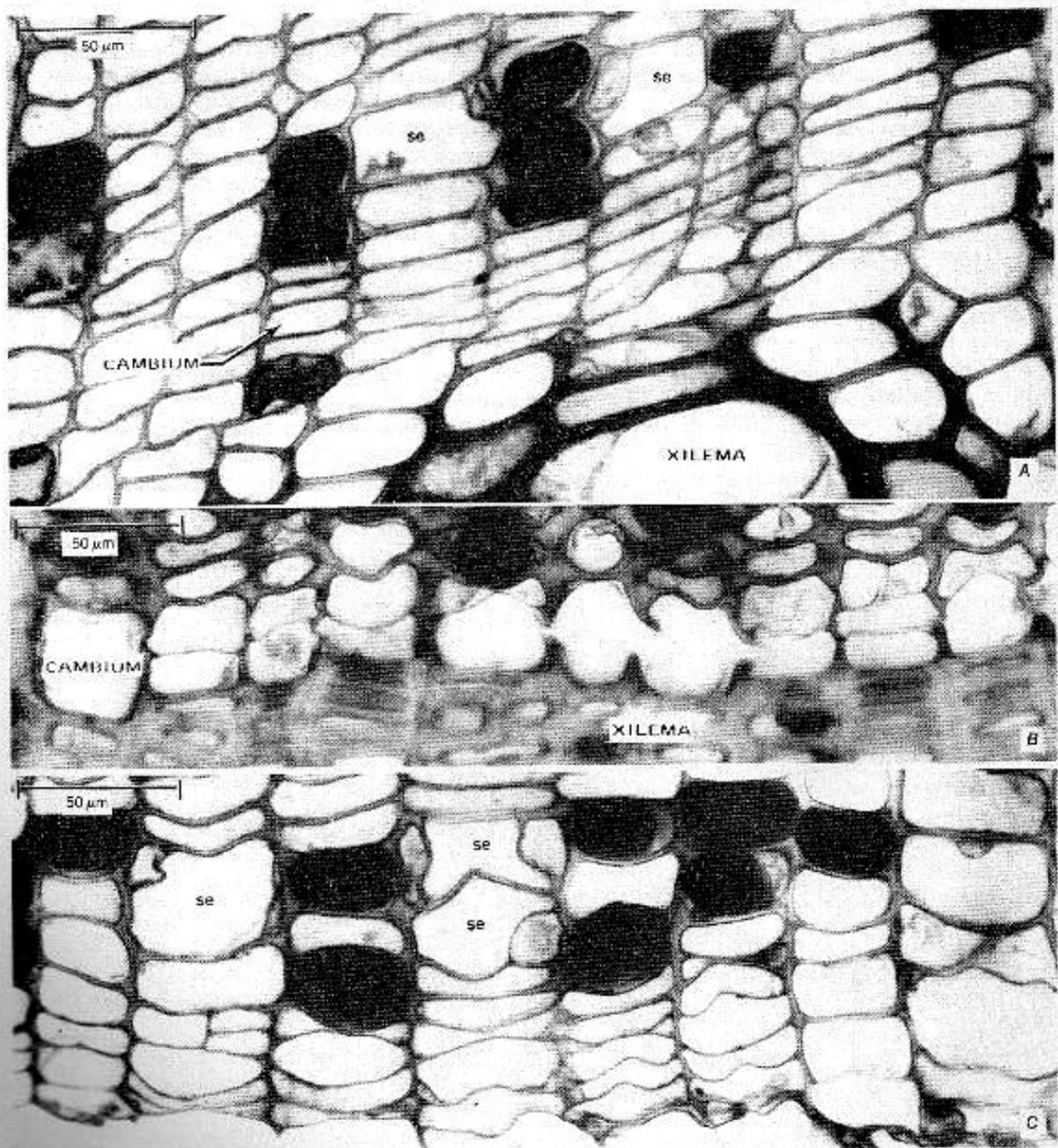


Figura 10.4. Cmbium vascular del tallo de vid (*Vitis vinifera*) en cortes transversales. A, cmbium activo al final de la estacin. B, cmbium al comienzo de la reactivacin con las primeras paredes tangenciales de la estacin y algunas rupturas en las paredes anticlinales. C, cmbium activo en una etapa posterior a B; ruptura ocurrida a travs de las clulas cambiales ms jvenes causante de la caida de la corteza, es decir de su separacin del xilema. Detalle: se, elementos cribosos, cada uno con una o dos clulas acompanantes. (De K. Esau, *Hilgardia* 18: 217-296, 1948.)

dios se convierten en iniciales radiales por divisiones transversales; otras son desplazadas hacia el xilema o el floema y se pierden así de la zona inicial. También sucede el proceso inverso, una división de los radios. Una forma común de dicha división es la ruptura de un estrato de iniciales radiales por una inicial fusiforme que se introduce entre las iniciales radiales (figs. 10-5, i-l y 10.6, C).

Las divisiones multiplicativas y aditivas generalmente se producen hacia el final del creci-

miento máximo relacionado con la producción estacional de xilema y floema.^{3,5} En las plantas con cámbium no estratificado esta regulación en las divisiones significa que el cámbium contiene, generalmente iniciales fusiformes más cortas al final de la estación que más temprano. Subsiguientemente las nuevas células se alargan de modo que la longitud promedial de las iniciales aumenta hasta que sobreviene un nuevo período de divisiones al final de la estación de crecimiento.

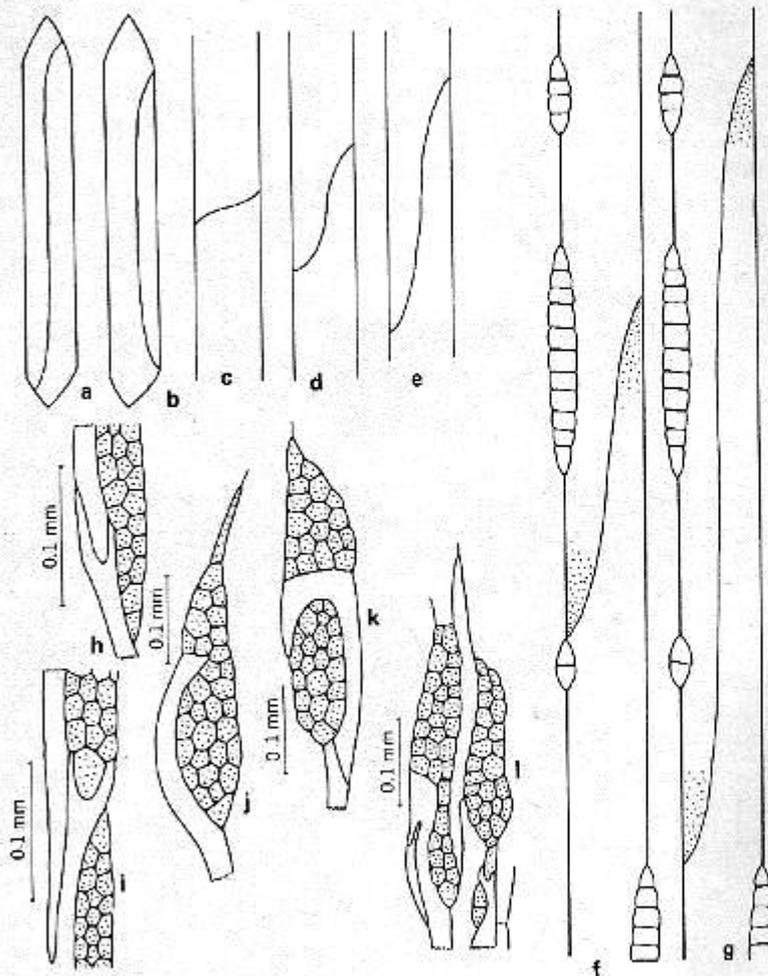


Figura 10.5. División y crecimiento de las iniciales fusiformes. Inicial dividida: a, por una pared radial anticlinal; b, por una pared lateral anticlinal; c-e, por varias paredes oblicuas anticlinales; f-g, división anticlinal oblicua seguida de un crecimiento apical intrusivo (los ápices en crecimiento aparecen punteados; h, i, iniciales fusiformes bifurcadas durante el crecimiento intrusivo (*Juglans*); j-l, intrusión de las iniciales fusiformes hacia dentro de los radios (*Liriodendron*). (Todas son vistas tangenciales.)

Los cambios periódicos de longitud de las iniciales fusiformes se reflejan en la variación en longitud de las células xilemáticas resultantes. Tanto en las gimnospermas como en las angiospermas la longitud de los tipos de células alargadas (traqueidas, fibras) aumenta desde el leño temprano primeramente formado hasta al leño tardío formado al final.⁴ Hay también un aumento general de la longitud de las iniciales fusiformes desde el comienzo del crecimiento secundario a través de años sucesivos, hasta que aquélla se estabiliza más o menos o quizá se reduce.¹²

En algunas coníferas, las divisiones anticlinales de las iniciales fusiformes se producen según pautas precisas.¹⁴ Las paredes formadas durante las divisiones multiplicativas se inclinan en una dirección a través de estratos ("dominios") de cámbium de tamaño considerable. Los estratos son de diversos tamaños, y la orientación de las nuevas paredes cambia periódicamente en toda la extensión del estrato. La orientación unidireccional de las paredes anticlinales y de las puntas de las nuevas células que crecen intrusivamente, combinada con una frecuente pérdida de iniciales, parece estar causalmente relaciona-

da con el desarrollo de grano espiral en la madera.

La precedente discusión de las transformaciones en la región inicial del cámbium durante el desarrollo indica claramente que este meristema está continuamente en estado de cambio. El concepto de iniciales cambiales debe tener en cuenta esta falta de estabilidad. La eliminación de las iniciales es una característica particularmente significativa en este aspecto. Las iniciales no tienen individualidad continuada, pero la función de iniciación de nuevas células se mantiene: es "heredada" por una célula tras otra.¹⁶ El reconocimiento de la invariabilidad de la composición celular del cámbium también afecta al concepto de capa uniseriada de iniciales cambiales. La suposición de que sólo una capa específica en el cámbium merece el nombre de capa inicial ha sido cuestionada frecuentemente.¹⁷ Los estudios sobre el cámbium de coníferas ha demostrado, sin embargo, que las divisiones multiplicativas, que establecen nuevos diseños de alineación de células en el floema y xilema, ocurren principalmente en una capa específica.³ Así, las diversas capas de una zona cambial, que son citológicamente similares y

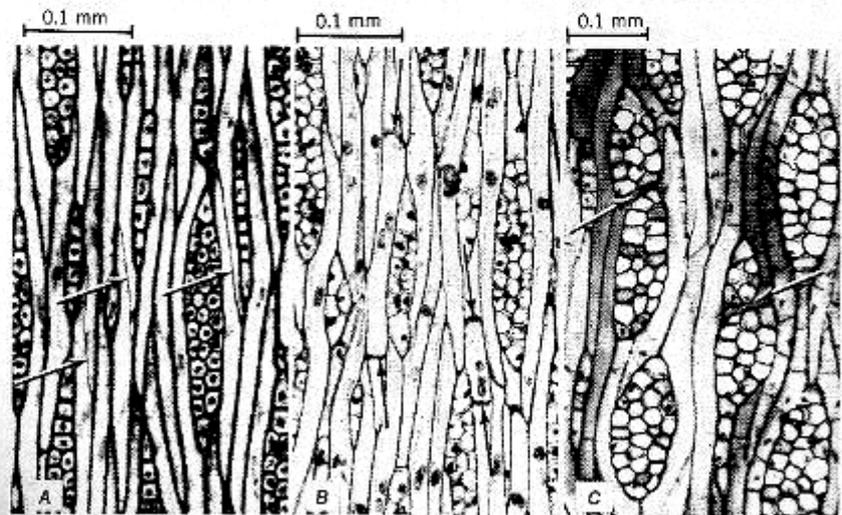


Figura 10.6. División y crecimiento de las iniciales fusiformes. A, cámbium de *Juglans* con tres iniciales fusiformes recién divididas por paredes anticlinales oblicuas (flechas). B, cámbium de *Cryptocarya*; dos Iniciales fusiformes con fragmoplastos que se están dividiendo periclinalmente (flechas), que indican la extensión de las placas celulares. C, floema de *Liriodendron* con dos radios atravesados por células axiales como resultado del crecimiento intrusivo, mientras el tejido estaba aún en estado cambial. Todos los cortes son tangenciales.

están dividiéndose, no son equivalentes en cuanto a su efecto sobre la arquitectura de los tejidos vasculares secundarios. En un momento dado, una sola capa funciona como capa inicial al perpetuar bidireccionalmente el tipo de su distribución celular.

La citocinesis, o formación de nuevas células en el cámbium, es de especial interés cuando las células se dividen longitudinalmente y la nueva pared se forma a lo largo del diámetro mayor de la célula. En tal división el diámetro del fragmoplasto inicial que se origina durante la telofase (fig. 10.7, a) es mucho más corto que el diámetro mayor de la célula. El fragmoplasto y la placa celular alcanzan las paredes longitudinales de la célula cambial poco después de la división nuclear (fig. 10.7, e) pero el avance de la placa celular hacia los extremos de la célula es un proceso dilatado (fig. 10.7, a-c). Antes de que las paredes laterales sean alcanzadas el fragmoplasto aparece como un halo circular en vista frontal (fig. 10.7, d). Luego aquellas paredes están cortadas por la placa celular —pero antes de que los extremos de las células sean alcanzados— el fragmoplasto en vista frontal forma dos

barras que cortan las paredes laterales (figs. 10.6, B y 10.7, e).

Las características ultraestructurales de la citocinesis de las células cambiales largas que se dividen longitudinalmente son similares a las observadas durante la división de las células más cortas (cap. IV). Como las células cambiales en división son considerablemente vacuoladas, la formación de una capa citoplasmática, el fragmosoma, al hacer puente sobre la vacuola parecería un prerequisite particularmente importante para el desarrollo del fragmoplasto y la placa celular desde la posición del núcleo hacia los extremos de la célula. Se ha reconocido un fragmosoma en cortes transversales de iniciales fusiformes en división,¹³ pero en los longitudinales queda aún por demostrarse. Puede no aparecer como capa continua inmediatamente sino formarse sucesivamente previo al desarrollo del fragmoplasto en continuidad con el citoplasma parietal.

PAUTAS Y RELACIONES CAUSALES EN LA ACTIVIDAD CAMBIAL

Los cambios estacionales en la actividad del cámbium vascular son tema muy explorado pero que continúa revelando nuevos aspectos a medida que se dilucidan las relaciones causales en el crecimiento y la diferenciación.¹⁵ En las regiones templadas, el descanso invernal es seguido por una reactivación del cámbium vascular. Las células cambiales toman agua, se agrandan radialmente y se dividen periclinalmente (fig. 10.4, B). Mientras que las células se agrandan, sus paredes radiales se vuelven más delgadas y, como resultado, la "corteza" (floema y los tejidos por fuera de él; cap. XII) puede descascararse fácilmente, o sea se desprende la "corteza" (fig. 10.4, C). La división celular no comienza necesariamente en la capa inicial. Las primeras divisiones pueden aparecer en las células madres del xilema o del floema que sobreviven al invierno, seguidas luego por divisiones aditivas en la capa inicial. El desprendimiento de la "corteza" se efectúa no sólo a través de esta capa sino a menudo también a través del xilema en vías de diferenciación. En las dicotiledóneas, los vasos en expansión constituyen una conexión particularmente débil entre la corteza y la madera durante el crecimiento cambial. El

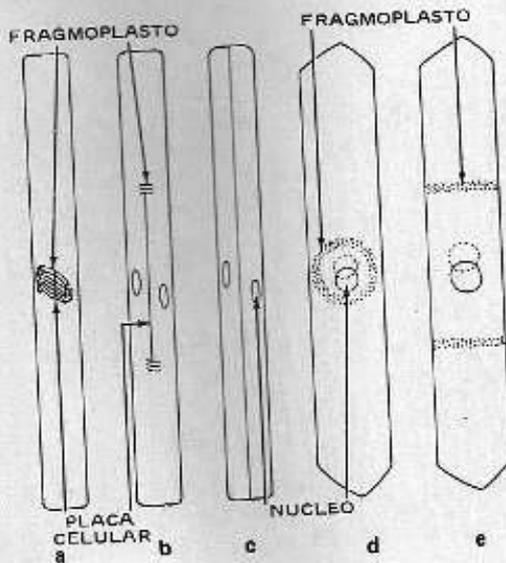


Figura 10.7. División celular en las iniciales fusiformes. a-c, tres etapas en la formación de la placa celular como se ve en los cortes radiales. d, e, dos etapas en la formación de la placa celular como se ve en cortes tangenciales. La placa celular se ha extendido a través de casi un tercio de la célula en b y e. Todas las vistas ilustran divisiones tangenciales.

máximo de divisiones aditivas se alcanza unas pocas semanas después que se reactiva el cámbium. Se produce una periodicidad en la actividad cambial en especies tanto deciduas como siempreverdes y no se limita solamente a las regiones templadas. En los trópicos, sin embargo, la periodicidad está menos claramente relacionada con los cambios estacionales de condiciones ambientales y puede manifestarse débilmente o no presentarse.

Las primeras adiciones de la capa inicial pueden realizarse sea hacia el xilema sea hacia el floema; la variación depende de la especie. Generalmente, sin embargo, se agregan más células al xilema que al floema. Esta disposición, bien conocida, de adición celular ha sido confirmada utilizando CO_2 marcado radiactivamente y el marcado resultante con C^{14} de las paredes del nuevo tejido secundario en un *Eucalyptus*.²³ La producción de células hacia el xilema fue cerca de cuatro veces la formación hacia el floema. Se observó una mayor diferencia en una conífera.¹ En una *Thuja occidentalis* en crecimiento vigoroso se formaron del lado del floema 12 a 16 células nuevas y 100 o más del lado del xilema.

La iniciación de la actividad cambial en la primavera está a menudo claramente relacionada con la reiniciación del crecimiento de la yema. La relación es algo variable, pero está bien expresada en las dicotiledóneas con madera de porosidad difusa. La actividad cambial, determinada por el desprendimiento de la "corteza", comienza debajo de los vástagos nuevos emergentes y continúa en dirección basípeta hacia el tronco y la raíz. Pueden pasar muchas semanas entre el momento de la reactivación cambial por debajo de las yemas y en las raíces.

La relación es menos clara en dicotiledóneas con madera de porosidad anular y en coníferas, pero los trabajos experimentales con remoción de yemas y hojas indican que el crecimiento primario en el vástago provee generalmente el estímulo para el comienzo del crecimiento secundario en el eje por debajo. Correspondientemente, el cese de la actividad cambial al final de la estación de crecimiento puede correlacionarse con el fin de la extensión del vástago.¹¹

La naturaleza hormonal del estímulo que induce la actividad cambial fue postulada por algunos de los primeros que estudiaron el crecimiento secundario. Una investigación intensiva subsiguiente ha asociado reiteradamente el estí-

mulo inicial de la actividad cambial con el movimiento hacia abajo de las sustancias de crecimiento a partir de las yemas en expansión.¹⁹ Este movimiento establece gradientes de hormonas con los cuales está claramente relacionado el despliegue de la actividad cambial.¹¹ A pesar de que las yemas en crecimiento proveen el estímulo hormonal inicial para la reanudación de la actividad cambial, el mantenimiento de dicha actividad parece ser independiente de la auxina de los vástagos. El crecimiento cambial continuo tiene una fuente local de auxinas, como se evidencia por los estudios sobre el crecimiento secundario en entrenudos extirpados.²¹ El análisis del contenido de auxinas en las tres capas de la región cambial, el xilema en diferenciación, el floema en diferenciación y el cámbium, indica que el xilema en diferenciación puede ser la fuente principal de esta auxina suministrada localmente. Se interpreta²⁰ que esta auxina sea liberada por las células traqueales que se autolizan a medida que maduran, dando células conductoras muertas.

La auxina parece ser una de las más importantes sustancias de crecimiento asociadas con el crecimiento cambial, pero otras sustancias, tales como las citocininas y el ácido giberélico, pueden interactuar con las auxinas activando al cámbium y afectando la pauta de diferenciación de las células derivadas. Por otra parte, las sustancias reguladoras del crecimiento actúan juntamente con otros factores de crecimiento, fundamentalmente, la disponibilidad de alimento (en especial azúcar)²² y agua, temperatura y fotoperíodo apropiado, y el ritmo de crecimiento determinado endógenamente, característico de una especie dada.

REFERENCIAS

1. Bannan, M. W. The vascular cambium and radial growth in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.* 33:113-138. 1955.
2. Bannan, M. W. Some aspects of the elongation of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.* 34:175-196. 1956.
3. Bannan, M. W. Anticlinal divisions and the organization of conifer cambium. *Bot. Gaz.* 129:107-113. 1968.