IX. XILEMA: VARIACIONES EN LA ESTRUCTURA DE LA MADERA

Las maderas se clasifican generalmente en dos grupos principales, las maderas blandas y las duras. El término madera blanda se aplica a la madera de las gimnospermas, el de madera dura a la madera de las dicotiledóneas. Los dos tipos de madera muestran diferencias estructurales básicas, pero no son necesariamente diferentes en el grado de la densidad y la dureza. La madera de las gimnospermas es de estructura homogénea —con predominio de elementos largos y rectos— y por lo tanto puede ser fácilmente trabajada. Es muy adecuada para la fabricación de papel. Muchas de las dicotiledóneas utilizadas comercialmente son en especial fuertes, densas y pesadas debido a la alta proporción de fibrotraqueidas y de fibras libriformes (*Quercus, Carya, Eucalyptus, Acacia*) pero algunas son livianas y blandas (la más liviana y blanda es la balsa, *Ochroma*). Las fuentes principales de maderas comerciales son las coníferas entre las gimnospermas y las dicotiledóneas entre las angiospermas. Las monocotiledóneas con crecimiento secundario no producen un cuerpo de xilema secundario homogéneo comercialmente importante.

MADERA DE LAS CONIFERAS

El xilema secundario de las coníferas es de estructura relativamente simple [17] (figs. 9.1 y 9.2), más simple que el de la mayoría de las dicotiledóneas. Una de sus características sobresalientes es la falta de vasos. Los elementos traqueales no están perforados y son principalmente traqueidas. Las fibrotraqueidas pueden aparecer en el leño tardío, pero no hay fibras libriformes. Las traqueidas son células alargadas y angostas de 2 a 5 milímetros de longitud (fig. 8.3, a). Sus extremos superpuestos pueden ser curvos y ramificados debido al crecimiento intrusivo. Básicamente, los extremos tienen forma de cuña, con el extremo aproximadamente truncado de la cuña expuesto a la sección radial (fig. 9.1).

Las traqueidas del leño temprano tienen puntuaciones circulares areoladas con aperturas internas circulares (fig. 8.5). Las traqueidas del leño tardío (o fibrotraqueidas) tienen aréolas reducidas con aperturas internas ovales. Esta diferencia en la estructura de la puntuación es concomitante con el aumento del espesor de la pared en las células de la madera tardía. Los pares de puntuaciones entre las traqueidas generalmente tienen toros. A través de la mayor parte de la capa de crecimiento, las puntuaciones están restringidas a las paredes radiales (fig. 9.1); las paredes tangenciales pueden llevar puntuaciones en la madera tardía. Los pares de puntuaciones son abundantes en los extremos superpuestos de las traqueidas. Las puntuaciones están típicamente en una fila. En las *Taxodiaceae* y *Pinaceae*, algunas traqueidas anchas de la madera temprana pueden tener dos o más filas de puntuaciones en disposición opuesta. Las traqueidas de las coníferas pueden tener

espesamientos helicoidales además de la pared secundaria con puntuaciones.

En la madera de las coníferas puede haber parénquima axial o no. En las *Podocarpaceae*, *Taxodiaceae* y *Cupressaceae* el parénquima es prominente en la madera (fig. 9.1). Está poco desarrollado o ausente en *Araucariaceae, Pinaceae* y *Taxaceae*. En algunos géneros, el parénquima axial está restringido al asociado con los canales resiníferos (*Pinus, Picea, Larix, Pseudotsuga*). Los canales resiníferos (figs. 9.2 y 9.3, *B*), aparecen como una característica constante de algunas maderas (*Pinaceae*), pero también se desarrollan como resultado de lesiones (canales resiníferos traumáticos [9]). En los sistemas radiales y axiales aparecen canales resiníferos.

Los radios de las coníferas son en su mayor parte de una célula de ancho (figs. 9.1 y 9.2), ocasionalmente biseriados y de una a veinte o aún a cincuenta células de altura. La presencia de canales resiníferos hace que los radios normalmente uniseriados aparezcan como multise-

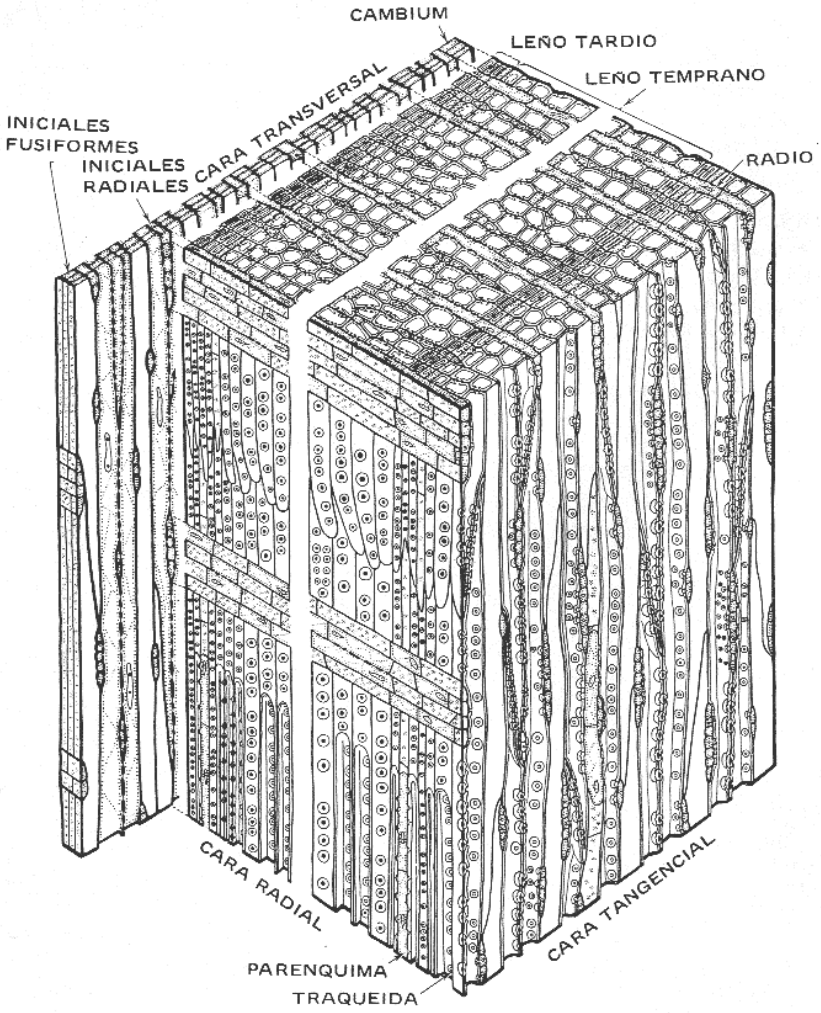

Figura 9.1. Diagrama de un bloque de cámbium vascular y madera de *Thuja occidentalis* (tuya), una conífera. El sistema axial consiste de traqueidas y algunas células parenquimáticas. Los radios contienen sólo células parenquimáticas. (De Esau, *Plant Anatomy*, 2° ed., John Wiley & Sons, 1965).

riados (fig. 9.2, c). Los radios consisten de células parenquimáticas o pueden contener también traqueidas de los radios. Estas traqueidas se parecen a las células parenquimáticas en su forma pero están desprovistas de protoplastos en la madurez y tienen paredes secundarias con puntuaciones areoladas (fig. 9.3, A). Las traqueidas de los radios están normalmente presentes en la mayoría de las *Pinaceae*, a veces en *Sequoia* y en las *Cupressaceae*. Las traqueidas de los radios aparecen generalmente a lo largo de los márgenes de éstos, con una profundidad de una o más células.

Cada traqueida radial está en contacto con uno o más radios (fig. 9.1). Los pares de puntuaciones entre traqueidas axiales y las células parenquimáticas de los radios son semiareoladas, con la aréola situada del lado de la traqueida (cap. IV); aquéllas ubicadas entre las traqueidas radiales y axiales son completamente

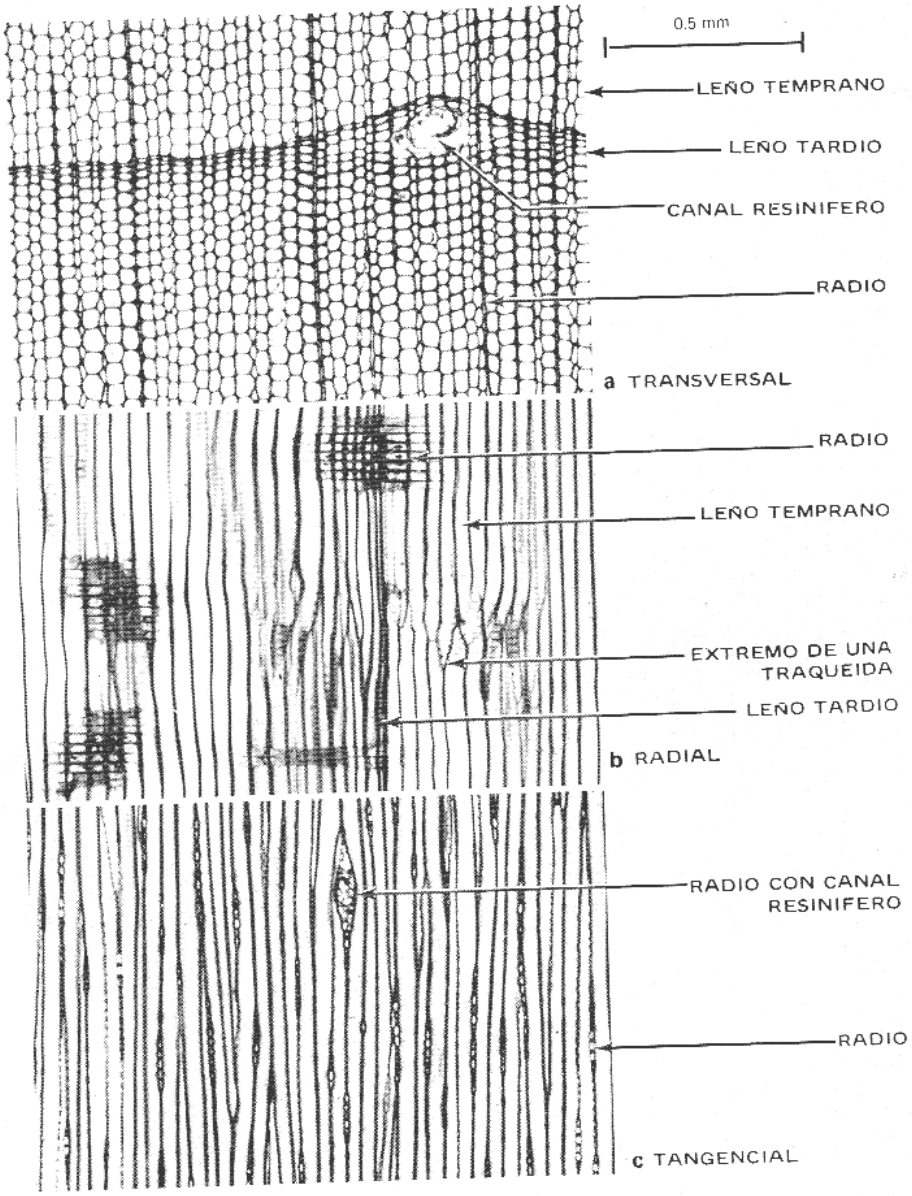

Figura 9.2. Madera de pino (*Pinus strobus*), una conífera, en tres tipos de cortes.

areoladas. Las puntuaciones entre las células parenquimáticas de los radios y las traqueidas axiales forman diseños tan característicos en los cortes radiales que el campo de cruzamiento, es decir el rectángulo formado por la pared radial de una célula del radio contra una traqueida axial (fig. 9.3, *A*), se utiliza en la clasificación y en los estudios taxonómicos de la madera de las coníferas.

MADERA DE LAS DICOTILEDONEAS

La madera de las dicotiledóneas es más variada que las de las gimnospermas. La madera de las dicotiledóneas primitivas desprovistas de vasos es relativamente simple, pero la de las especies que contienen vasos es generalmente compleja. La madera de estas últimas especies puede tener tanto vasos como traqueidas, una o más categorías de fibras (cap. VIII), parénquima axial, y radios de uno o más tipos (figs. 9.4 y 9.6).

Madera estratificada y no estratificada

En cortes transversales el xilema secundario forma una seriación ordenada más o menos radial de las células —resultado del origen de las células a partir de células cambiales que se dividen tangencialmente. En la madera homogénea de las coníferas esta seriación es pronunciada (fig. 9.2); en las dicotiledóneas que contienen vasos puede estar algo enmascarada por el agrandamiento ontogenético de los miembros de vasos y el consiguiente corrimiento de las células adyacentes (figs. 9.5 y 9.6). Los cortes radiales muestran también la seriación radial e indican que las series radiales del sistema axial se sobreponen una sobre otra en capas horizontales o hileras (fig. 9.6). El aspecto de los cortes tangenciales varía en las diversas maderas. En algunas, las células de una hilera se superponen de modo desparejo con las de otra hilera; en otras, las capas horizontales se ven claramente en los cortes tangenciales. Así algunas maderas

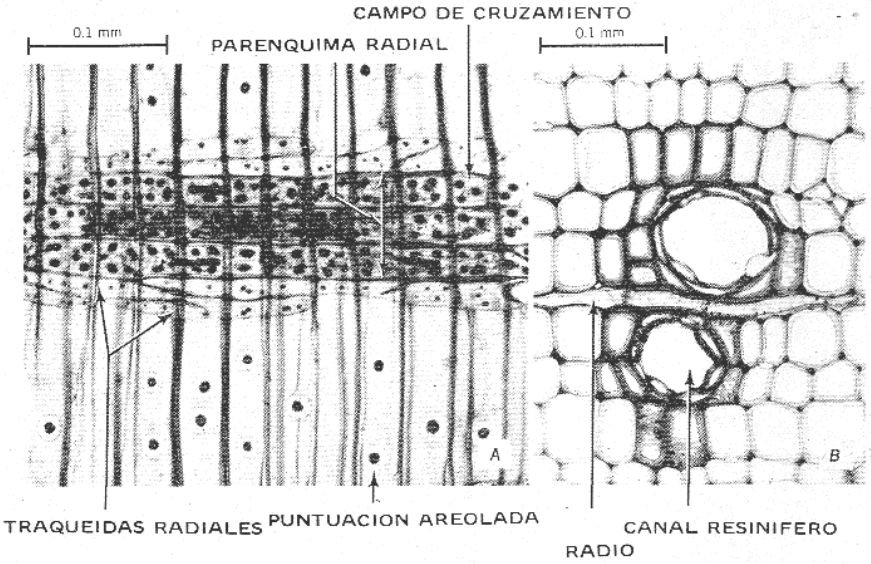

Figura 9.3. Detalles de la madera de conífera. *A*, corte radial de la madera de *Larix laricina* mostrando partes de las traqueidas axiales con puntuaciones areoladas y de un radio que consiste de células parenquimáticas en el medio y de traqueidas radiales en los márgenes. Las células del parénquima radial muestran acumulaciones de citoplasma coloreado en las puntuaciones de los campos de cruzamiento. Las traqueidas de los radios tienen puntuaciones areoladas y no poseen citoplasma. *B*, corte transversal de la madera de *Pseudotsuga taxifolia* que muestra dos canales resiníferos con células epiteliales de pared gruesa.

no son estratificadas en los cortes tangenciales (fig. 9.7, *A*; *Castanea, Fraxinus, Juglans, Quercus*); otras son estratificadas (fig. 9.7, b; *Aesculus, Cryptocarya, Ficus, Tilia* y numerosas *Fabales*). La condición estratificada es especialmente pronunciada cuando la altura del radio es igual a la de la capa horizontal del sistema axial. Desde el punto de vista evolutivo las maderas estratificadas son más especializadas que las no estratificadas. Derivan de un cámbium vascular con iniciales fusiformes cortas. Muchos diseños intermedios se encuentran entre las maderas estrictamente estratificadas y las estrictamente no estratificadas derivadas de un cámbium con iniciales fusiformes largas.

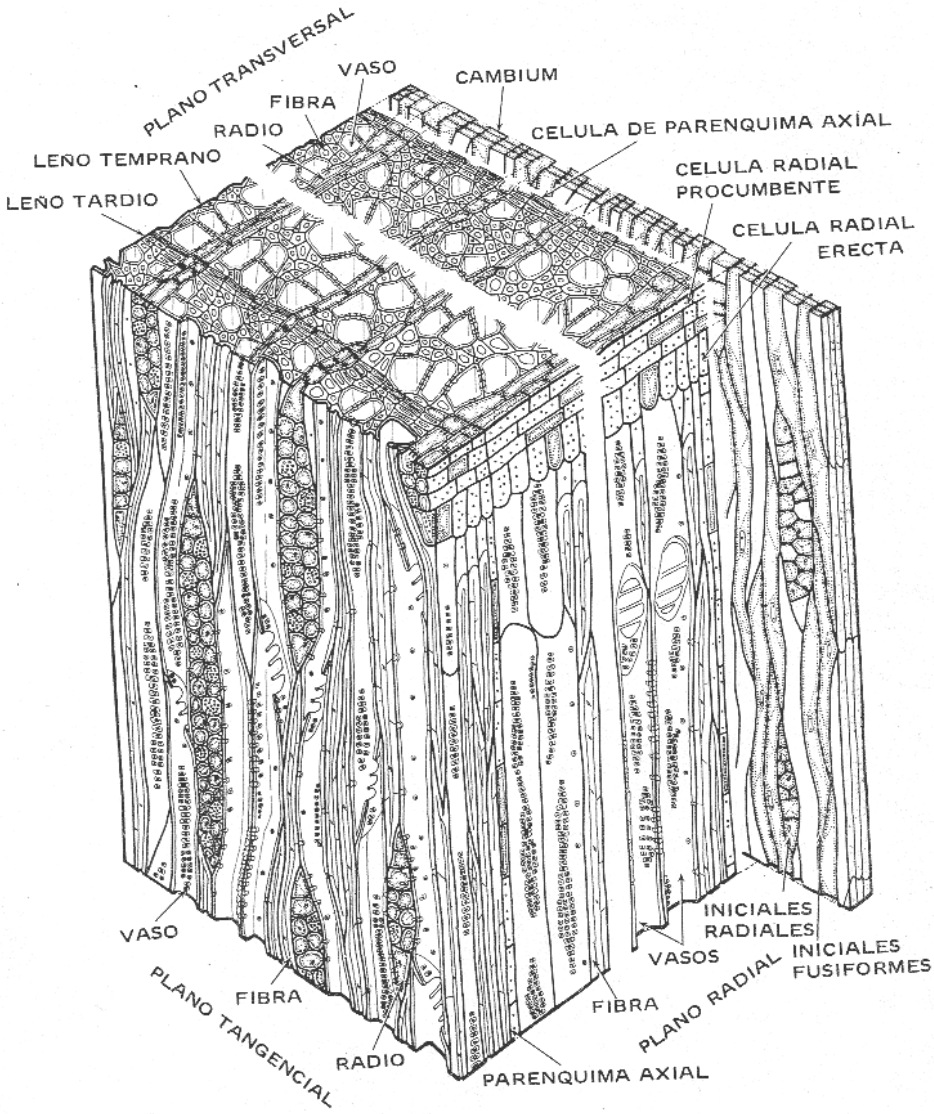

Figura 9.4. Diagrama de un bloque de cámbium vascular y madera de *Liriodendron tulipifera* (tulipanero), una dicotiledónea. El sistema axial consiste de miembros de vaso con placas de perforación escalariformes, fibrotraqueidas y cordones parenquimáticos del xilema axial en posición terminal. (De Esau, *Plant Anatomy*, 2º ed. John Wiley & Sons, 1965.)

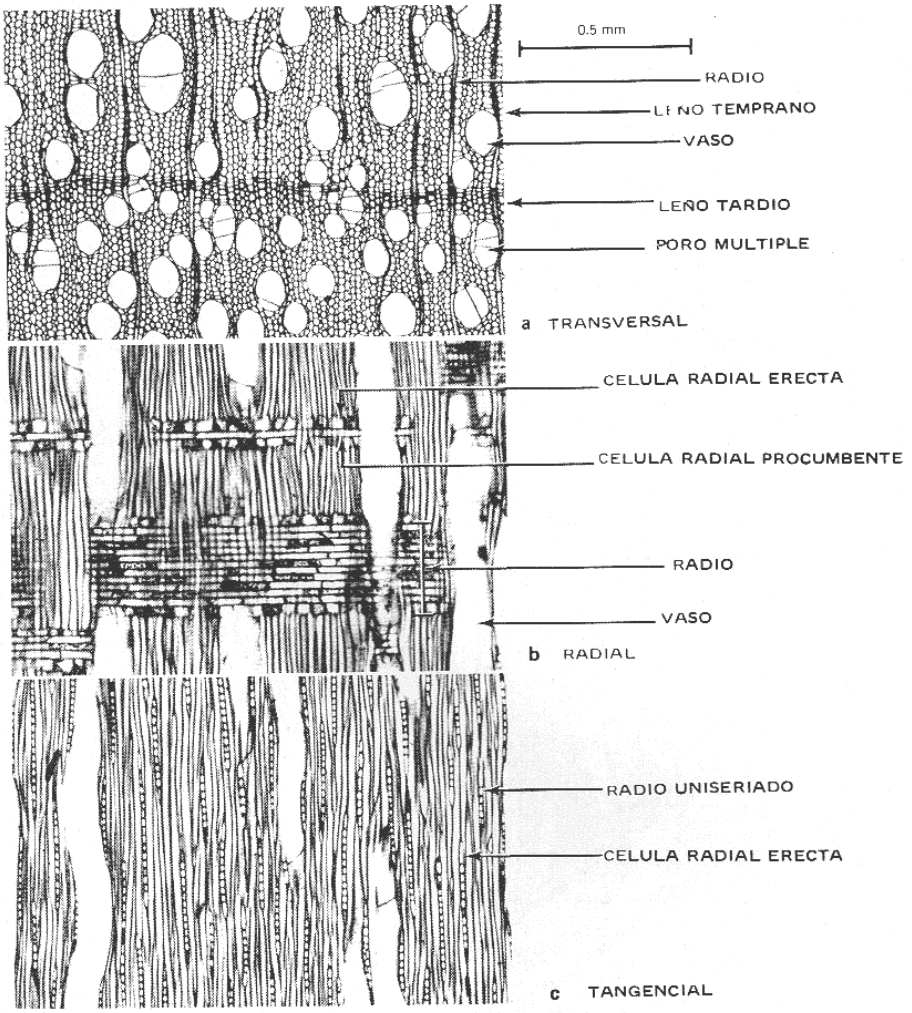

Figura 9.5. Madera de sauce (*Salix nigra*), una dicotiledónea, en tres tipos de corte. Leño no estratificado con porosidad difusa y radios uniseriados heterocelulares.

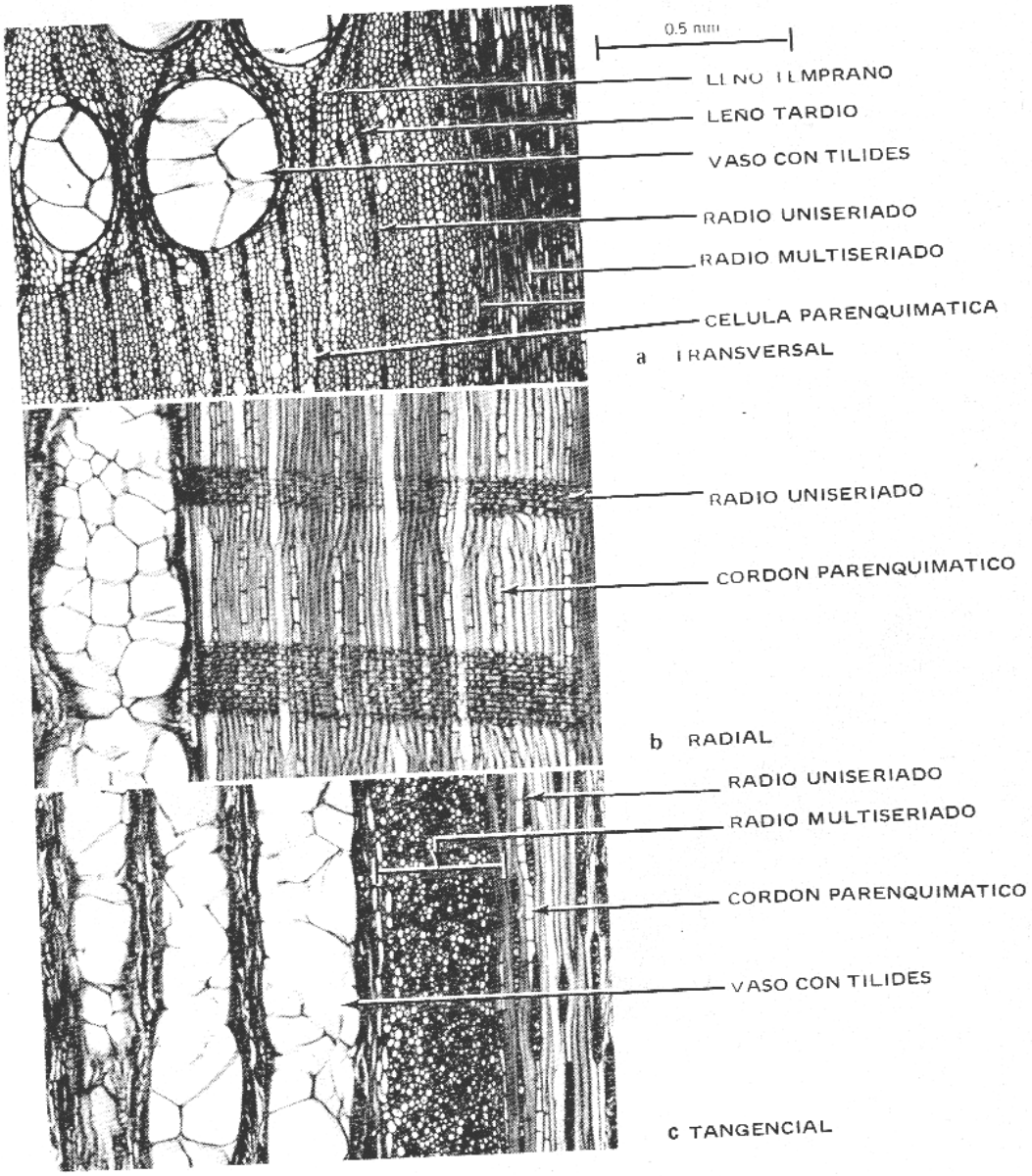

Figura 9.6. Madera de roble (*Quercus alba*), una dicotiledónea, en tres tipos de cortes. Leño no estratificado con porosidad anular y radios altos multiseriados y bajos uniseriados. Los grandes vasos están ocluidos por tílides.

Distribución de los vasos

El anatomista de maderas llama poro a un vaso en corte transversal. Se reconocen dos tipos principales de maderas según sea la distribución de los poros en la capa de crecimiento: 1) madera de porosidad difusa, con poros más bien uniformes en tamaño y distribución a través de un anillo de crecimiento (figs. 9.5 y 9.8, *A, B;* especies de *Acer, Betula, Carpinus, Fagus, Juglans, Liriodendron, Platanus, Populus, Pyrus*); 2) madera de porosidad anular, con poros notoriamente más grandes en el leño temprano que en el leño tardío (figs. 8.1, 9.6 y 9.8, *D*; especies de *Castanea, Catalpa, Celtis, Fraxinus, Gleditsia, Morus, Quercus, Robinia, Ulmus*). Hay diseños intermedios entre los dos tipos. El tener porosidad anular parece ser un índice de especialización evolutiva y aparece en comparativamente pocas especies, casi todas características de la zona templada norte. Una madera con porosidad anular conduce el agua casi exclusivamente en el incremento del crecimiento externo, a una velocidad alrededor de diez veces mayor que la registrada para las maderas con porosidad difusa.

Dentro de las configuraciones principales de distribución de los vasos aparecen pequeñas variaciones en la relación espacial de los poros entre sí. Se dice que un poro es solitario cuando el vaso está totalmente rodeado por otros tipos de células (figs. 9.6 y 9.8, *C*). Un grupo de dos o más poros que aparecen juntos forman un poro múltiple (fig. 9.5, a). Este puede ser un poro radial múltiple con poros en una fila radial o un grupo de poros, con un agrupamiento irregular de los mismos. Aunque los vasos o grupos de vasos puedan aparecer aislados en un corte transversal de la madera, en el espacio tridimensional están interconectados en diversos planos. En algunas especies los vasos están interconectados sólo dentro de incrementos individuales de crecimiento; en otros hay conexiones a través de los límites de los incrementos de crecimiento. [1]

Distribución del parénquima axial

La distribución del parénquima xilemático axial muestra tipos intermedios. La relación espacial de los vasos; como se ve en cortes transversales, sirve para la división en dos tipos principales: 1) *apotraqueal*, parénquima no asociado con los vasos (fig. 9.9, a, b); 2) *paratraqueal*, parénquima sistemáticamente asociado con los vasos (fig. 9.9, c, d). El parénquima apotraqueal está además subdividido en *difuso*, células parenquimáticas aisladas o cordones de parénquima dispersos entre las fibras (fig. 9.6); apotraqueal en *bandas* (figs. 9.8, *C* y 9.9, b); parénquima de límite [12] o *marginal* [2], con células aisladas o una banda al final (terminal) o al comienzo (inicial) de una capa de crecimiento (figs. 9.8, *B, D* y 9.9, a). El parénquima apotraqueal difuso puede ser escaso (fig. 9.8, A). El

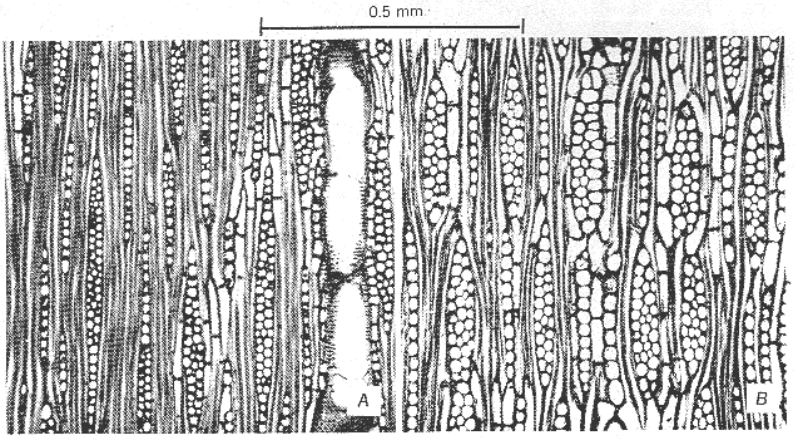

Figura 9.7. *A*, leño no estratificado de pecan (*Carya pecan*). *B*, leño estratificado de *Diospyros virginiana*. Ambos son cortes tangenciales.

parénquima paratraqueal aparece en las siguientes formas: *vasicéntrico escaso*, formando vainas completas alrededor de los vasos, *aliforme* vasicéntrico con extensiones tangenciales como alas (fig. 9.9, c); y *confluente*, aliforme coalescente formando bandas diagonales o tangenciales irregulares (fig. 9.9, d). Si en el xilema aparecen fibras septadas en vez de parénquima axial, tienen diseños de distribución similares a los adoptados por el parénquima xilemático axial. Desde el punto de vista evolutivo las disposiciones apotraqueal y difusa son primitivas. [14]

El parénquima paratraqueal muestra diferencias fisiológicas con el parénquima disperso entre las fibras. [1,5] 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 paratraqueales muestran también una intensa actividad de fosfatasa. Las células paratraqueales liberan azúcar hacia los vasos que es transportada rápidamente hacia las yemas y parece contribuir a volver a llenar con agua aquellos vasos que han acumulado gases durante la latencia. Las células parenquimáticas que tienen una clara relación fisiológica con los vasos han sido llamadas *células de contacto.* [18] Son análogas a las células acompañantes que intervienen en el intercambio de azúcar con los elementos cribosos del floema (cap. XI).

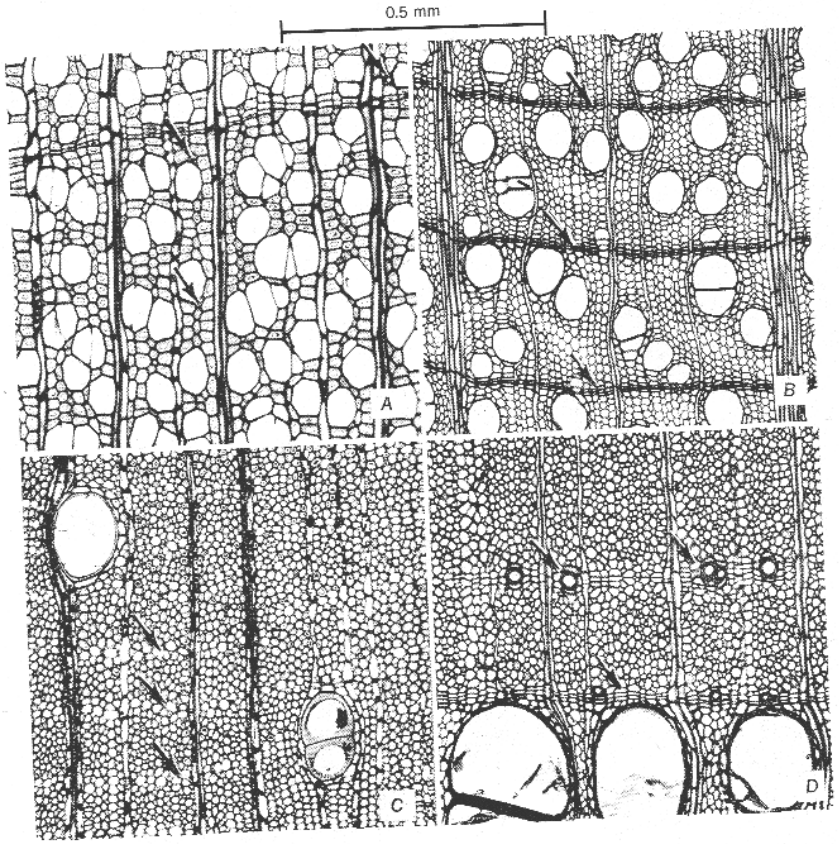

Figura 9.8. Distribución del parénquima axial (flechas) en la madera. *A, Liquidambar styraciflua*, parénquima muy escaso. *B, Acer saccharum*, parénquima marginal. *C, Carya pecan*, parénquima apotraqueal en bandas. *D, Fraxinus* sp., parénquima paratraqueal y marginal. Todos los cortes son transversales.

Estructura de los radios

En contraste con los radios de las coníferas predominantemente uniseriados, los de las dicotiledóneas pueden constar de una a muchas células de ancho, es decir que pueden ser uniseriados (fig. 9.5) o multiseriados (figs. 9.4, 9.6 y 9.7), y su altura varía de una a muchas células (desde unos pocos mm a tres cm o más). Los radios multseriados tienen frecuentemente márgenes uniseriados (fig. 9.7, *A*). Los radios pequeños pueden agruparse y constituir un único radio grande. Dichos grupos se llaman radios agregados (*Carpinus*).

El aspecto de los radios en cortes radiales y tangenciales puede ser utilizado como base para su clasificación. Los radios individuales pueden ser homocelulares, es decir compuestos de células de única forma (figs. 8.6, c, d y 9.6), ya sea procumbente o erecto, o heterocelular, es decir con dos tipos morfológicos celulares, procumbente y erecto (figs. 8.6, a, b, 9.4 y 9.5). Todo el sistema radial de una madera puede consistir ya sea de radios homocelulares o heterocelulares, o de combinación de estos dos tipos de radios. Sobre esta base el sistema tisular de los radios se clasifica como homogéneo, radios todos homocelulares (células exclusivamente procumbentes), o heterogéneo, radios exclusivamente heterocelulares o combinaciones de homocelulares y heterocelulares. [12] De las combinaciones de los radios uniseriados y multiseriados o de la carencia de estos últimos resultan más variaciones entre los tejidos radiales homogéneos y heterogéneos.

Las diferentes combinaciones de radios tienen un significado filogenético. El tejido radial primitivo puede ejemplificarse por el de las *Winteraceae* (*Drymis*). Los radios son de dos tipos: uno homocelular-uniseriado compuesto de células erectas; el otro heterocelular-multiseriado compuesto de células casi isodiamétricas radialmente alargadas en la parte multiseriada y células erectas en las partes marginales uniseriadas. Ambos tipos de radios tienen muchas células de altura. A partir de estas estructuras primitivas de radios han derivado otros sistemas más especializados. Por ejemplo, los radios multiseriados pueden ser eliminados (*Aesculus hippocastanum*) o aumentar en tamaño (*Quercus*), o tanto los radios multiseriados como los uniseriados pueden disminuir de tamaño (*Fraxinus*).

La evolución de los radios en forma notable ilustra lo más que los cambios filogenéticos pueden depender de ontogenias sucesivamente modificadas. En una madera dada la estructura especializada puede aparecer gradualmente. Las capas de crecimiento temprano pueden tener una estructura de los radios más primitiva que la tardía debido a que el cámbium vascular generalmente pasa por cambios sucesivos antes de empezar a producir un tipo de radio más especializado. Las células del radio comparten algunas funciones con las células del parénquima

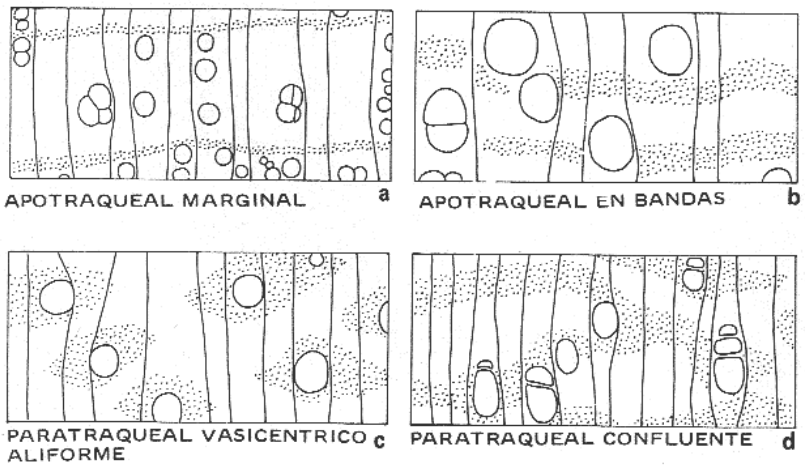

Figura 9.9. Distribución del parénquima axial (punteado) en el leño de a, *Michelia*; b, *Saccopetalum;* c, una especie de leguminosa; d, *Terminalia.* (Dibujado de fotografías de S. J. Record. *Timbers of North America*, John Wiley & Sons, 1934.)

axial y están también vinculadas al transporte radial de los productos asimilados.[1] Las células de los radios que están conectadas a través de puntuaciones con los elementos traqueales (ilustrado por la madera de una conífera en la fig. 9.3, a) funcionan como células de contacto en el pasaje de los carbohidratos a los vasos.[18] Ellos movilizan su almidón almacenado precozmente en la primavera, muestran una actividad periódica de la fosfatasa y un aumento periódico del tamaño de los nucléolos; tiene además contenido alto en grasas. Las células radiales de contacto pueden ser erectas o procumbentes, pero muestran siempre conexiones con los vasos por medio de puntuaciones prominentes. Las células de los radios que no contactan con los vasos —células que son particularmente numerosas en los radios multiseriados— depositan almidón en la primera parte del verano y lo movilizan a principios de la primavera. Las células son fundamentalmente procumbentes y muestran una actividad polarizada de fosfatasa en la primavera; en una célula dada la actividad se concentra cerca de la pared periclinal que enfrenta al cámbium. Las células parecen intervenir con el transporte radial del carbohidrato movilizado hacia el cámbium reactivado.

Tílides

En muchas especies, las células del parénquima axial y radial localizadas junto a los vasos forman excrecencias a través de las cavidades de las puntuaciones hacia el lumen de los vasos cuando estos últimos se tornan inactivos (fig. 9.6). Estas excrecencias se denominan tílides. Las membranas de las puntuaciones a partir de las cuales se originan las tílides se modifican por el depósito de la llamada capa protectora del lado de la célula parenquimática.[13] Esta capa tiene una estructura fibrilar laxa y consta de polisacáridos y pectinas. El depósito se produce hacia el final de la diferenciación del tejido y separa la célula parenquimática del elemento de vaso en la madurez. La pared adicional se deposita no sólo sobre las membranas de la puntuación sino sobre toda la pared que enfrenta a un miembro de vaso[10] (fig. 9.10) y puede aparecer como una capa delgada sobre las paredes entre células parenquimáticas contiguas. La membrana de la puntuación se degrada enzimáticamente mientras que la capa protectora no lignificada crece en superficie y forma un globo como una tílide hacia adentro del lumen del vaso. El núcleo y parte del citoplasma de la célula parenquimática generalmente migran hacia la tílide. Las tílides almacenan sustancias ergásticas y pueden desarrollar paredes secundarias, o aún diferenciarse dando esclereidas. Parece que el desarrollo de las tílides es posible sólo si la apertura de la puntuación del lado del vaso tiene por lo menos diez micras de ancho.[4] *Quercus* (algunas especies de robles), *Robinia, Vitis, Morus, Catalpa, Juglans nigra, Maclura*, son ejemplos de maderas con abundante desarrollo de tílides. Estas también se producen en el xilema primario y, como se ha observado en los coleóptilos de avena y en las hojas de porotos, se originan a partir de paredes enriquecidas con poliurónidos ácidos.[16]

Las tílides bloquean el lumen de los vasos y reducen la permeabilidad de las maderas. Técnicamente este fenómeno es importante en el tratamiento de la madera con preservativos y en su selección para la fabricación de toneles. Con relación a la conducción en el xilema, el significado de las tílides no se ha aclarado suficientemente. Se sabe que bloquean los vasos durante

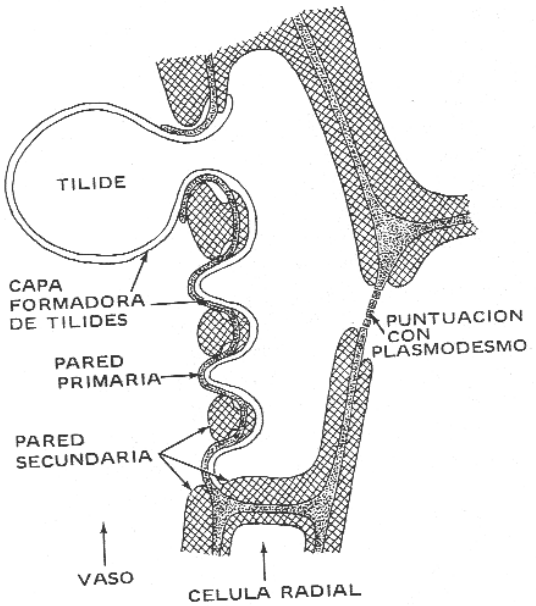

Figura 9.10. Diagrama de una célula radial que ha formado una tílide que protruye a través de una puntuación hacia la luz de un vaso. La capa formadora de la tílide se llama también capa protectora. (Construido a partir de datos de Foster[10] y de Meyer y Côté.[13])

la formación del duramen, y en la albura, en respuesta a lesiones y a infección por enfermedades.

Canales y cavidades intercelulares

En la madera de las dicotiledóneas aparecen canales intercelulares parecidos a los canales resiníferos de las gimnospermas. A menudo se llaman canales con goma aunque pueden contener resinas. Aparecen tanto en los sistemas axial como radial y pueden ser normales o traumáticos. Los canales intercelulares varían en extensión y algunos son mejor llamados cavidades intercelulares. Los canales y las cavidades intercelulares pueden ser esquizógenas pero la gomosis de las células que los rodean también puede aparecer. Los canales asociados con la gomosis son bien conocidos en géneros tales como *Amygdalus* y *Prunus.*

ALGUNOS FACTORES EN EL DESARROLLO DEL XILEMA SECUNDARIO

El xilema secundario es producido por el cámbium vascular (cap. X); por lo tanto su desarrollo resulta muy influido por los factores que controlan la actividad cambial. El funcionamiento intermitente del cámbium que es esencialmente estacional en las regiones templadas, se refleja en la producción de incrementos de crecimiento en la madera. Los incrementos o anillos en los cortes transversales están delimitados unos de otros por diferencias anatómicas entre el leño temprano y el tardío (cap. VIII). Las causas de estas diferencias no se conocen cabalmente y la mayoría de los estudios pertinentes fueron llevados a cabo en plántulas de coníferas. [2]

De acuerdo con el concepto general la auxina alcanza altos niveles cuando se dan condiciones que promueven el crecimiento del vástago y el desarrollo continuado de la hoja. Las células producidas en el xilema en este momento son anchas y por lo tanto del tipo del leño temprano. A la inversa, las condiciones que afectan adversamente el crecimiento del vástago, rebajan el nivel de auxina difusible e inducen la formación de células angostas y achatadas del tipo de leño tardío. Se debe recalcar, sin embargo, que la auxina que interviene en el crecimiento secundario deriva sólo parcialmente de los vástagos en crecimiento. Los tejidos vasculares en diferenciación, y específicamente el xilema, parecen ser importantes fuentes de auxina que mantienen la actividad cambial después de su reactivación inicial bajo la influencia de las yemas en expansión. [20] El aumento del espesor de la pared celular en las células del leño tardío, que no está causalmente relacionado con el diámetro de la célula, se suele explicar, a causa de una asimilación estacional que promueve la síntesis del material de la pared celular.

Este breve resumen no hace justicia a la complejidad del fenómeno del crecimiento anual, pues, sin duda, varios tipos de sustancias promotoras del crecimiento y algunos inhibidores naturales intervienen en el desarrollo secundario, y la actividad de las sustancias se modifica por las condiciones nutricionales y la disponibilidad de agua. Muchas variaciones en el ancho de los anillos de la madera pueden ser atribuidos a cambios en el suministro de alimentos. Los factores nutricionales a su vez están afectados por el clima. El reconocimiento de estas relaciones ha llevado al desarrollo de la dendrocronología, es decir, al estudio de las normas de crecimiento anual en los árboles y a la utilización de esta información para evaluar fluctuaciones pasadas en el clima y fechar los hechos del pasado. [11]

A veces pueden relacionarse factores individuales con los aspectos específicos de la diferenciación del xilema. En experiencias de decapitación de plántulas de *Xanthium* la actividad cambial continuó pero las fibras no se diferencian en el xilema secundario. [21] La diferenciación de las fibras puede ser inducida aplicando ácido naftalenácetico a las plantas decapitadas, resultado que sugiere que la auxina afecta directamente la diferenciación de las células del xilema [22] más bien que, indirectamente, induciendo la división celular (cap. VIII). Se han cultivado trozos de tallos de *Fraxinus* en un medio en que se controlaba el potencial de agua por adición de glicol polietilénico y se variaba la concentración de las sustancias de crecimiento. Resultó que en el espesor del tejido nuevo que se producía influyó más el potencial del agua que la concentración de los ácidos indolacético y giberélico. [8] Las relaciones de crecimiento en el callo de la lesión formada en los trozos de los tallos de *Fraxinus* mostraron también que, además de una cierta concentración de auxina, la diferenciación del xilema requiere presión físi-

ca.[8] La importancia de la presión mecánica en el desarrollo de los tejidos secundarios fue demostrada también al manipular tiras longitudinales de "corteza" parcialmente separadas a lo largo del xilema de diferenciación de los tallos de *Populus* y *Pinus*.[25] Una tira de "corteza" unida al tronco por encima pero que se deja suspendida por debajo forma un callo en su cara interna; luego se desarrolla un cámbium en el callo, en continuidad con el cámbium existente en la tira, convirtiendo a esta última en una estructura similar a un tallo. Tres semanas después aproximadamente de que la tira se aisló ya había una formación ordenada de xilema y floema. En una tira de "corteza" que no se dejó suspendida sino colocada hacia atrás contra la madera del tronco (con una lámina de plástico separando a las dos) y bajo cierta presión, la formación de callo fue muy restringida, pero la producción normal de xilema y floema se restableció en muy poco tiempo.

La diferenciación de los tipos celulares específicos del xilema y su distribución en el tejido podría prestarse también para análisis en términos de factores identificables. Los experimentos previamente mencionados con *Fraxinus*[8] indican que el desarrollo de los vasos es particularmente sensible al suministro de ácido indolacético. Un aumento de este suministro provoca la formación de vasos más anchos, pero el efecto disminuye cuando el potencial de agua se reduce. Los autores sugieren que la distribución no uniforme de los vasos puede deberse a la distribución diferencial de los factores necesarios para el crecimiento entre las células madres del xilema. Posiblemente las células individuales o los grupos de células forman depósitos metabólicos y al apoderarse de los factores de crecimiento aumentan la concentración de soluto e incorporan agua, preferentemente en competencia con las células vecinas. Las células que compiten con éxito se expanden rápidamente y se diferencian, dando miembros de vaso.

Los efectos del desarrollo de los vasos sobre las células contiguas a nivel histológico indican claramente la presencia de un factor competitivo en los ajustes celulares durante la diferenciación de los vasos. Cuando un futuro elemento de vaso comienza a expandirse en la zona de la célula madre cambial la producción de células cesa en una o más filas adyacentes a la fila que contiene las células en expansión. Las divisiones se reinician en estas filas una vez que los vasos se han expandido y el cámbium ha sido desplazado hacia afuera. Si el espacio así dejado no es suficiente para acomodar el vaso en expansión, estos últimos fuerzan a las células adyacentes a separarse. Las células que se separan adoptan a menudo formas irregulares, y en la madurez, se llaman *células parenquimáticas disyuntivas* o *traqueidas disyuntivas*, según sea su diferenciación final.

El reconocimiento de las relaciones específicas entre la disponibilidad de auxinas y de agua y la diferenciación de los vasos no es más que un comienzo del análisis de los factores que originan profundas diferencias entre las células derivadas de precursores cambiales aparentemente idénticas. El alargamiento intrusivo de las fibras (cap. VI), el comportamiento ideoblástico de las células que acumulan sustancias ergásticas específicas o que se diferencian dando esclereidas, las especializaciones fisiológicas de los miembros parenquimáticos del xilema son algunos ejemplos de los desarrollos programados que esperan interpretación con referencia a los factores que los controlan.

Madera de reacción

El tipo de madera de reacción se forma en las caras inferiores de las ramas y los tallos apoyados o torcidos de los árboles de las coníferas, y en las caras superiores de las estructuras similares de los árboles de las dicotiledóneas. Esta madera se llama madera de reacción (madera de compresión en las coníferas y madera de tensión en las dicotiledóneas) porque se supone que su desarrollo es consecuencia de la tendencia de la rama o del tallo a contrarrestar la fuerza que la hace inclinarse.[23] La madera de reacción aparece también en las raíces.[24]

La investigación sobre las modificaciones experimentales en la posición de los ejes de las plantas ha evidenciado que el estímulo de la gravedad y la distribución de las sustancias endógenas de crecimiento son factores importantes en provocar el desarrollo de la madera de reacción.[3,24] Los experimentos con auxinas y antiauxinas indican que la madera de tensión de las dicotiledóneas se forma donde la concentración de la auxina es baja.[15] En contraste, la madera de compresión de las gimnospermas se forma en regiones con alta concentración de auxina.[24] En cuanto a la fuerza que contrarresta la posición inclinada se piensa que reside en la re-

gión donde las células de la madera de reacción que se está diferenciando se lignifica lo que hace engrosar las paredes celulares. [19]

La madera de reacción difiere de la normal en su estructura anatómica y química. [7] La madera de compresión de las coníferas es típicamente más densa y más oscura que el tejido circundante y sus traqueidas son más cortas que las normales de la madera. Las paredes de las células parecen redondeadas en los cortes transversales y contienen capas más o menos lignificadas. Generalmente de las tres capas de la pared secundaria falta la capa más interna. En la madera de tensión de las dicotiledóneas los vasos están reducidos en ancho y número, y las fibras tienen una capa interna gruesa muy refringente, llamada capa gelatinosa, la cual consta fundamentalmente de celulosa. Las paredes de estas fibras pueden tener de dos a cuatro capas; la capa gelatinosa es generalmente la más interna (cap. VIII).

IDENTIFICACION DE LA MADERA

La utilización de la madera con fines de identificación requiere un conocimiento muy sólido de la estructura de la madera y de los factores que la modifican. La búsqueda de características de diagnóstico se basan en el examen de las colecciones de más de un árbol de la misma especie, esto con la adecuada atención en cuanto al lugar que ocupaba la muestra en el árbol. La madera adquiere su carácter de madurez no en el comienzo de la actividad cámbial sino en los posteriores incrementos de crecimiento. Así la madera de una pequeña rama sería de una edad ontogénicamente diferente de la del tronco del mismo árbol. Es más, en ciertos lugares, la madera tiene propiedades de madera de reacción que se desvían más o menos de las características consideradas como típicas del taxón en cuestión. Las condiciones ambientales adversas o inusuales y los métodos inadecuados de preparación de la muestra para microscopia pueden dificultar también las características diagnósticas.

Algo que también complica la identificación de las maderas es que las características anatómicas de éstas están a menudo menos diferenciadas que las características externas del taxa Aunque las maderas de los grandes taxa difieren considerablemente entre sí, dentro de grupos de taxa estrechamente relacionados, tales como especies y aun géneros, la madera puede ser tan uniforme que no se detectan diferencias valederas. En tales circunstancias es imperioso utilizar conjuntamente caracteres macroscópicos y microscópicos de la madera así como tener en cuenta el olor y el sabor.

Caracteres utilizados en la identificación de las maderas

Los dos grandes taxa que producen madera comercial y de los que es bien conocida la anatomía de la madera, son las coníferas (maderas blandas) y las dicotiledóneas (maderas duras). En las claves para la identificación estos dos taxa se separan invariablemente por la ausencia o la presencia de vasos: madera no porosa (ausencia de vasos), coníferas; madera porosa (presencia de vasos), dicotiledóneas. Las dicotiledóneas inferiores que excepcionalmente carecen de vasos (*Drimys, Zygonium*, etc.) pueden identificarse por la estructura de sus radios, que es más variada que en las coníferas. En lo que sigue se resumen las características importantes para el diagnóstico de las maderas blandas y de las maderas duras con referencia a los ejemplos de los géneros y de las especies que muestran estas características.

CONIFERAS

Varios géneros (*Pinus, Picea, Larix* y *Pseudotsuga*) tienen canales resiníferos normales en los sistemas axiales y radiales, aunque en *Picea* los canales son a menudo menos abundantes que en los otros tres géneros. Otras coníferas (*Abies, Sequoia, Taxodium*) pueden tener canales resiníferos traumáticamente inducidos, pero éstos se reconocen en el sistema axial por su alineación en grupos o filas tangenciales. Las células epiteliales de los canales resiníferos tienen paredes delgadas en *Pinus*, paredes gruesas en *Picea, Larix* y *Pseudotsuga*. Las células de paredes delgadas pueden colapsarse en la madera cortada, particularmente en el sistema axial; su identificación es más segura en los radios.

Hay traqueidas radiales en *Pinus, Picea, Larix, Pseudotsuga, Cedrus, Tsuga, Chamaecyparis nootkatensis* y, esporádicamente, en *Abies balsamea*. Las traqueidas radiales tienen paredes con ornamentaciones dentadas en algunos pinos (*Pinus strobus*, pino blanco, *P. lambertiana*), pa-

redes lisas en otros (*P. ponderosa*).

Las células parenquimáticas de los radios también tienen características útiles para el diagnóstico. Sus paredes tangenciales (terminales) como se ven en los cortes radiales, pueden ser lisas (*Thuja plicata, Chamaecyparis lawsoniana, Araucaria, Podocarpus chilinus, Sequoia sempervirens, Taxodium distichum, Taxus baccata*) o pueden aparecer como un rosario a causa de la presencia de puntuaciones profundas (especies de *Cedrus, Tsuga, Abies pectinata, Pseudotsuga, Picea, Larix*). Las puntuaciones de las paredes radiales de las células parenquimáticas de los radios visibles dentro de los confines de un campo de cruzamiento varían en tamaño, número, disposición y grado de desarrollo de la aréola de las traqueidas axiales contiguas. Los pinos tienen una o dos puntuaciones grandes en un campo de cruzamiento (*Pinus lambertiana*), o varias más pequeñas (*P. ponderosa*), todas sin aréolas o con aréolas casi imperceptibles en las traqueidas adyacentes. La mayor parte de las otras tienen una o más puntuaciones con aréola en las traqueidas axiales adyacentes (pares de puntuaciones semiareoladas). Las puntuaciones en un campo de cruzamiento pueden estar en una o dos filas en disposición más bien irregular.

En las traqueidas axiales de *Pseudotsuga* se hallan normalmente espesamientos helicoidales depositados sobre las paredes secundarias; están principalmente bien desarrollados en el leño temprano. Ocasionalmente se les halla también en las traqueidas del leño tardío de *Larix* y en algunas especies de *Picea*, pero no en *Pinus*. *Taxus* tiene hélices en todas las traqueidas axiales pero difiere de *Pseudotsuga* en que no tiene canales resiníferos normales ni traqueidas radiales. *Agathis* y *Araucaria* difieren de las otras coníferas en que tienen disposición alterna de las puntuaciones en las traqueidas axiales si las puntuaciones están en dos o más filas. Una característica notable de las traqueidas axiales de *Cedrus* es el borde crenulado en el toro de la puntuación areolada.

El tamaño y la forma de los radios, vistos en cortes tangenciales, pueden ser útiles para identificar la madera de las coníferas. En *Pinus, Picea* y *Larix* la región del canal resinífero, en el radio fusiforme (radio que contiene un canal resinífero en corte tangencial) se comba sobresaliendo abruptamente y a menudo tiene extensiones uniseriadas por encima y por debajo. En *Pseudotsuga*, el contorno del radio es por lo común más regularmente fusiforme. Los radios en *Sequoia sempervirens* tienen células algo grandes y son parcialmente biseriados. En *Taxodium distichum*, estrechamente relacionado con el anterior, los radios tienen células más pequeñas y rara vez contienen porciones biseriadas. Los radios en un taxón pueden ser marcadamente más altos que en otro. *Cedrus*, por ejemplo, tiene radios más altos (a veces más de 40 células) que *Taxus* y *Chamaecyparis nootkatensis*; los cuales por otra parte tienen una madera bastante similar a la de *Cedrus*. La presencia de un parénquima axial, como en *Sequoia* y *Taxodium* puede ser una característica digna de confianza para el diagnóstico.

DICOTILEDONEAS

Las maderas duras están generalmente subdivididas en dos grandes grupos según la presencia o ausencia de anillos o poros (vasos del leño temprano) en los cortes transversales: porosidad en anillo, vasos del leño temprano mucho más grandes que los del leño tardío; en la porosidad difusa los vasos del leño temprano no más grandes o apenas más grandes que los del leño tardío. La porosidad anular es visible con una lente de mano sobre la superficie limpia de un trozo de madera. La elección entre las dos alternativas al identificar una madera puede ser dificultosa por las siguientes condiciones: 1) los vasos del leño temprano son mucho más grandes que otros pero hay un pasaje gradual hacia el leño tardío (*Carya*); 2) los vasos del leño temprano son sólo apenas más grandes que los vasos del leño tardío y se entremezclan con aquéllos; esta condición es a veces clasificada como porosidad semianular o porosidad semidifusa, y la misma especie puede incluirse en la porosidad anular o en una de las categorías intermedias (*Carya, Catalpa, Robinia*); 3) los vasos predominan en el leño temprano pero no son apreciablemente más grandes que los del leño tardío; esta condición se clasifica como porosidad difusa (*Juglans, Tilia*).

Las maderas con porosidad anular se distinguen unas de otras por el grado de expresión de la porosidad en anillo y por otros caracteres. En *Fraxinus, Quercus* y *Ulmus* el cambio desde el leño temprano al leño tardío es abrupto, en *Castanea* y *Paulownia* es gradual. En *Ulmus* y *Celtis*, los vasos del leño tardío, las traqueidas

vasculares y el parénquima paratraqueal se agrupan en bandas tangenciales ondulantes como se ven en los cortes transversales. Los robles de hoja caduca (deciduos) pueden distinguirse de otras maderas con porosidad anular por la combinación de radios altos y muy anchos, visibles a simple vista y con radios angostos, en su mayoría uniseriados y bajos. Estos robles se clasifican en dos grupos: 1) los robles rojos (*Quercus borealis, Q. palustris, Q. volutina*) en los cuales los vasos del leño temprano generalmente no tienen tílides en el duramen, los vasos del leño tardío son redondeados en los cortes transversales y tiene paredes gruesas y los radios grandes tienen en promedio de 6 a 12 mm de altura; 2) los robles blancos (*Q. alba, Q. bicolor, Q. macrocarpa*) en los cuales las tílides llegan a ocluir los vasos del leño temprano, los vasos del leño temprano no son redondeados en cortes transversales y tienen paredes delgadas, y los radios grandes promedian de 12 a 32 mm de altura. Las tílides son también comunes en *Carya, Maclura, Morus* y *Robinia.*

Un cierto número de maderas con porosidad anular tienen espesamientos helicoidales en los vasos angostos del leño tardío, por ejemplo *Catalpa, Celtis* y *Gymnocladus. Sassafras* tiene ocasionalmente placas de perforación escalariformes en los vasos del leño tardío, fibras de paredes delgadas y células con aceites en los radios 1-4 seriados. Los representantes de las *Fabales, Cercis, Gleditsia, Gymnocladus* y *Robinia* tienen puntuaciones con aréolas revestidas (ver glosario).

La distribución del parénquima axial y el carácter de los radios pueden ser útiles combinados con otros caracteres. Los radios rara vez son uniformemente homocelulares o heterocelulares. Radios uniseriados homocelulares aparecen en *Castanea*, y radios multicelulares, esencialmente homocelulares, se encuentran en *Fraxinus, Gymnocladus, Paulownia* y *Ulmus. Fraxinus* tiene parénquima vasicéntrico conspicuo. El parénquima apotraqueal forma bandas tangenciales 1-4 seriadas en cortes transversales de madera de *Carya.*

Entre los taxa con madera de porosidad semianular, *Diospyros* se distingue por una madera esencialmente estratificada. Tiene también diminutas puntuaciones entre los vasos y éstos tienen gruesas paredes. *Prunus* muestra hélices en los vasos y tiene parénquima axial muy disperso. *Salix* tiene radios heterocelulares uniseriados, *Populus* radios homocelulares y uniseriados. *Quercus virginiana* y *Lithocarpus* se parecen a los robles de hoja caduca por tener radios

Cuadro 9.1. EJEMPLOS DE MADERAS CON DIFERENTE DISTRIBUCION DE LOS VASOS

Porosidad anular
Carya pecan
Castanea dentata
Catalpa speciosa
Celtis occidentalis
Fraxinus americana
Gleditsia triacanthos
Gymnocladus dioicus
Maclura pomifera
Morus rubra
Paulownia tomentosa
Quercus spp. (robles de hoja caduca)
Robinia pseudoacacia
Sassafras albidum
Ulmus americana

Porosidad semianular o semidifusa
Diospyros virginiana
Juglans cinerea
Juglans nigra
Lithocarpus densiflora
Populus deltoides
Prunus serotina
Quercus virginiana
Salix nigra

Porosidad difusa
Acer saccharinum
Acer saccharum
Aesculus glabra
Aesculus hippocastanum
Alnus rubra
Betula nigra
Carpinus caroliniana
Cornus florida
Fagus grandifolia
Ilex opaca
Liquidambar styraciflua
Liriodendron tulipifera
Magnolia grandiflora
Nyssa sylvatica
Platanus occidentalis
Tilia americana
Umbellularia californica

de dos tamaños, numerosos radios uniseriados bajos y radios multiseriados anchos y altos. Estos últimos pueden ser simples o agrupados. La agrupación es más visible en *Lithocarpus*. En ambos géneros las traqueidas vasicéntricas y el parénquima paratraqueal disperso forma vainas alrededor de los vasos.

En los taxa con madera de porosidad difusa, cierto número de géneros tienen típicamente placas de perforación escalariformes: *Alnus, Betula, Cornus, Ilex, Liriodendron, Liquidambar, Nyssa*; generalmente escalariforme, algunas simples: *Magnolia*; simple, ocasionalmente escalariforme: *Carpinus, Fagus, Platanus*. La puntuación entre vasos puede ser una característica de diagnóstico útil. Es generalmente escalariforme en *Cornus* y *Magnolia*, opuesta en *Liriodendron* y *Nyssa*, opuesta o lineal en *Liquidambar*. La puntuación es diminuta en *Betula*, muy agrupada en *Carpinus* y *Fagus*, no agrupada en *Alnus* y *Platanus*. Los espesamientos helicoidales son típicos en *Ilex, Magnolia* y *Tilia*; pueden estar presentes a veces sólo en los extremos gradualmente afinados de los miembros de vasos, en *Aesculus, Liriodendron* y *Nyssa*.

Algunas estructuras características de los radios son: radios homocelulares, 1-3 seriados en *Betula*; radios simples y angostos y radios agregados anchos en *Alnus* y *Carpinus*; radios homocelulares, 3-14 seriados, hasta 3 mm de alto en *Platanus*. En *Fagus* hay radios de dos tamaños visiblemente diferentes; radios angostos (en su mayoría bajos y uniseriados) y radios altos, anchos y multiseriados, combinación similar a la de los robles. En *Acer* también se encuentran dos tamaños de radios (con paso gradual de unos a otros en algunas especies) y *Tilia*. En *Cornus* e *Ilex*, los radios uniseriados están compuestos enteramente o en gran parte por células erectas, los radios multiseriados contienen células procumbentes en las porciones medianas y células erectas en los márgenes uniseriados. *Liquidambar* tiene un sistema de radios similar, excepto que la proporción de las células erectas es relativamente pequeña. *Liquidambar* puede tener canales con goma de tipo traumático. *Umbellularia* tiene células con aceite en los radios.

REFERENCIAS

1. Braun, H. J. Funktionelle Histologie der sekundären Sprossachse. I. Das Holz. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Band 9. Teil 1. 1970.
2. Carlquist, S. *Comparative plant anatomy*. New York, Holt, Rinehart and Winston. 1961.
3. Casperson, G, Zur Kambiumphysiologie von *Aesculus hippocastanum* L. *Flora* 155:515–543. 1965.
4. Chattaway, M. M. The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation. *Aust. J. Sci. Res. B, Biol. Sci.* 2:227–240. 1949.
5. Czaninski, Y. Étude du parenchyme ligneux du Robinier (parenchyme à réserves et cellules associées aux vaisseaux) au cours du cycle annuel. *J. Microscopie* 7:145–164. 1968.
6. Czaninski, Y. Observations sur une nouvelle couche pariétale dans les cellules associées aux vaisseaux du Robinier et du Sycomore. *Protoplasma* 77:211–219. 1973.
7. Dadswell, H. E., A. B. Wardrop, and A. J. Watson. The morphology, chemistry and pulp characteristics of reaction wood. In: *Fundamentals of papermaking fibres*, pp. 187–219. British Paper and Board Makers' Association. 1958.
8. Doley, D., and L. Leyton. Effects of growth regulating substances and water potential on the development of secondary xylem in *Fraxinus*. *New Phytol.* 67:579–594. 1968. Effects of growth regulating substances and water potential on the development of callus in *Fraxinus*. *New Phytol.* 69:87–102. 1970.
9. Fahn, A., and E. Zamski. The influence of pressure, wind, wounding and growth substances on the rate of resin duct for-

mation in *Pinus halepensis* wood. *Israel J. Bot.* 19:429–446. 1970.
10. Foster, R. C. Fine structure of tyloses in three species of the Myrtaceae. *Aust. J. Bot.* 15:25–34. 1967.
11. Fritts, H. C. Growth rings of trees: their correlation with climate. *Science* 154: 973–979. 1966.
12. Jane, F. W. *The structure of wood.* 2nd ed. Revised by K. Wilson and D. J. B. White. London, Adam & Charles Black. 1970.
13. Meyer, R. W., and W. A. Côté, Jr. Formation of the protective layer and its role in tylosis development. *Wood Sci. Tech.* 2:84–94. 1968.
14 Money, L. L., I. W. Bailey, and B. G. L. Swamy. The morphology and relationships of the Monimiaceae. *J. Arnold Arb.* 31:372–404. 1950.
15. Morey, P. R., and J. Cronshaw. Developmental changes in the secondary xylem of *Acer rubrum* induced by gibberellic acid, various auxins and 2,3,5-tri-iodobenzoic acid. *Protoplasma* 65:315–326. 1968.
16 O'Brien, T. P. Primary vascular tissues. In: *Dynamic aspects of plant ultrstructure.* A. W. Robards, ed. Chapter 12, pp. 414–440. London, McGraw-Hill Book Company (UK) Limited. 1974.
17. Panshin A. J., and C. de Zeeuw. *Textbook of wood technology.* Vol 1. *Structure, identification, uses, and properti of the commercial woods of the Unite States and Canada.* New York, McGra Hill Book Company. 1970.
18. Sauter, J. J., W. Iten, and M. H. Zimme mann. Studies on the release of sug into the vessels of sugar maple (*Ac saccharum*). *Can. J. Bot.* 51:1–8. 197
19. Scurfield, G. Reaction wood: its stru ture and function. *Science* 179:647–65 1973.
20. Sheldrake, A. R. Auxin in the cambiu and its differentiating derivatives. *J. Ex Bot.* 22:735–740. 1971.
21. Shininger, T. L. The production and d ferentiation of secondary xylem *Xanthium pennsylvanicum. Amer. J. B* 57:769–781. 1970.
22. Shininger, T. L. The regulation of ca bial division and secondary xylem d ferentiation in *Xanthium* by auxins a gibberellin. *Plant Physiol.* 47:417–42 1971.
23. Sinnott, E. W. Reaction wood and t regulation of tree form. *Amer J. B* 39:69–78. 1952.
24. Westing, A. H. Formation and function compression wood in gymnosperm *Bot. Rev.* 31:381–480. 1965; 34:51–7 1968.
25 Zimmermann, M. H., and C. L. Brow *Trees. Structure and function.* New Yo Springer Verlag. 1971.