

1.1. Introducción

Las palinomorfias constituyen un grupo de plantas con estructura celular propia por poseer un epitelio secundario derivado de la corteza y de la médula. Con una vida limitada, desde minutos después de su liberación, hasta el desarrollo de la semilla en la primavera de su fructificación.

En este capítulo se describe la estructura microscópica de la madera de coníferas, para lo cual se han seleccionado algunos tipos de maderas.

CLASE 2ª CONIFEROPHYTES
Es la clase más importante desde el punto de vista económico. Comprende dos órdenes.

Capítulo 2

Estructura microscópica de la madera de coníferas

CLASE 1ª Gymnosperms
Comprende dos órdenes.

Orden 1º Pinalesales Todas las maderas incluidas en este orden pertenecen a la familia Pinaceae y al Distrito Superiores.

Orden 2º Coníferales Una sola familia, Pinaceae.

Orden 2º Cupressales Comprende dos familias, Cupressaceae y Podocarpaceae. Incluye maderas de 400 especies distribuidas en 20 géneros pertenecientes al Distrito del hemisferio Sur.

Orden 3º Ginkgoales Comprende una sola familia, Ginkgoaceae.

Orden 4º Taxodiales Orden de un solo género, Taxodium.

Orden 5º Rosales Orden de un solo género, Rosa. Incluye maderas de 100 especies distribuidas en 10 géneros pertenecientes al Distrito del hemisferio Norte.

Orden 6º Fagales Orden de un solo género, Fagus.

Orden 7º Guttiferales Comprende por una sola familia, Guttiferaceae y un solo género, Dipterocarpus.

Orden 8º Sapindales Orden de un solo género, Liquidambar.

Orden 9º Ebenales Orden de un solo género, Ebenus.

Orden 10º Burserales Orden de un solo género, Bursera.

Orden 11º Burserales Orden de un solo género, Bursera.

2.1. Introducción

Las gimnospermas constituyen un grupo de plantas caracterizado esencialmente por poseer un aparato reproductor desnudo (*gymnos* = desnudo, *sperma* = semilla). Con esta voz **Linneo** denominaba aquellas plantas que producen semillas al descubierto, es decir, sin la protección de un fruto.

Todas las especies vegetales que presentan esta característica se agrupan en la división XVI de **Engler** y a la vez, se subdividen en cuatro clases.

CLASE 1ª: CICADOPSIDOS. Comprende siete órdenes.

Orden 1º: Pteridospermas. Todas las plantas incluidas en este orden son fósiles, estando ya presentes en el Devónico Superior.

Orden 2º: Caitoniales. Una sola familia, también fósil, comprende este orden, la *Caitoniaceae*.

Orden 3º: Cicadales. Orden constituido por una sola familia, *Cicadaceae*, nueve géneros y noventa especies. Algunos de estos géneros se han encontrado en yacimientos del Triásico mientras que otros han desaparecido.

Orden 4º: Nilssoniales. Orden fósil poco conocido.

Orden 5º: Bennettiales. Orden fósil del que se conocen más de 1.000 formas. Alcanzó su máximo esplendor a finales del Jurásico, pero ya se encontraron las Bennettiales más antiguas en los yacimientos del **Keuper**. Desaparecieron totalmente al final del Cretácico Inferior.

Orden 6º: Pantoxilales. Orden fósil del Jurásico.

Orden 7º: Ginkgoales. Constituido por una sola familia, *Ginkgoaceae*, y un solo género *Ginkgo*. Existen yacimientos pérmicos donde el género

Ginkgo está localizado, es decir, hace unos 210 millones de años que aparecieron estas plantas, por lo que se les puede calificar como fósiles vivientes.

CLASE 2ª: CONIFEROPSIDOS. Es la clase más importante desde el punto de vista maderero. Comprende dos órdenes.

Orden 1º: Cordaitales. Orden fósil de grandes árboles que vivieron a partir del Devónico Superior alcanzando su auge en el Carbonífero, formando incluso masas boscosas, para desaparecer al final del Pérmico.

Orden 2º: Coniferales. Aporta las especies maderables más importantes. Incluye más de 400 especies vivientes que en su mayor parte se localizan sobre estaciones del hemisferio boreal. Comprende seis familias y los siguientes géneros.

Pinaceae: *Abies*, *Keteleeria*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Picea*, *Pseudolarix*, *Larix*, *Cedrus* y *Pinus*.

Taxodiaceae: *Sciadopitys*, *Metasequoia*, *Cunninghamia*, *Taiwania*, *Athrotaxis*, *Cryptomeria*, *Sequoiadendron*, *Sequoia*, *Taxodium* y *Glyptostrobus*.

Cupressaceae: *Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Fokienia*, *Thujopsis*, *Thuja*, *Microbiota*, *Calocedrus*, *Juniperus*, *Actinostrobus*, *Callitris*, *Fitzroya*, *Neocallitropsis*, *Widdringtonia*, *Diselma*, *Papuacedrus*, *Pilgerodendron*, *Austrocedrus*, *Libocedrus*, *Tetraclinis* y *Platycladus*.

Cephalotaxaceae: *Cephalotaxus*.

Araucariaceae: *Agathis*, *Araucaria* y *Wollenlia*.

Podocarpaceae: *Acmopyle*, *Afrocarpus*, *Dacrycarpus*, *Dacrydium*, *Falcatifolium*, *Halocarpus*, *Lagarostrobos*, *Lepidothamnus*, *Manoao*, *Microcachrys*, *Microstrobos*, *Nageia*, *Parasitaxus*, *Pherosphaera*, *Phyllocladus*, *Podocarpus*, *Prumnopitys*, *Retrophyllyllum*, *Saxegothaea* y *Sundacarpus*.



Figura 2.1.
Distribución geográfica
de coníferas

CLASE 3ª: TAXOPSIDOS. Esta clase sólo incluye un orden, *Taxales*, y una sola familia, la *Taxaceae* con los géneros *Taxus*, *Torreya*, *Amentotaxus*, *Austrotaxus* y *Pseudotaxus*.

CLASE 4ª: CLAMIDOSPERMAS. Como el resto de las gimnospermas, esta clase también está compuesta por plantas leñosas. Comprende tres familias: *Welwitschiaceae*, con un único género y especie (*Welwitschia mirabilis*); *Ephedraceae*, compuesta por unas cuarenta especies del género *Ephedra*, casi todas de porte retamoi-de y localizadas en las zonas áridas del hemisferio boreal; y por último *Gnetaceae*, también monogénica (*Gnetum*) y con unas cuarenta especies de porte bejucoso.

2.2. Distribución geográfica

Todas las coníferas son especies leñosas, normalmente de porte de gran talla, y más raramente arbustivo. Su tallo suele ser recto con ramificación monopódica.

Actualmente en el mapa vegetal tienen un papel muy importante (fig.2.1). Ocupan la mayor parte del hemisferio boreal, sobre todo algunos géneros de la familia de las *Pinaceae* (*Pinus*, *Abies*, *Picea* y *Larix*). Su presencia es tan elevada que conforman las grandes reservas forestales de Eurasia y América del Norte, así como las de las estaciones montañosas de las regiones templadas y de las zonas templadas con estación seca marcada. Por el contrario, la presencia de coníferas en el hemisferio sur no es tan importante, ocupando áreas dispersas.

Las regiones septentrionales de Eurasia están constituidas por un bosque de coníferas continuo que se extiende desde los países escandinavos hasta el litoral del Pacífico Norte. Las formaciones boscosas que configuran estas masas están constituidas por un pequeño número de especies. Mientras que en Europa son *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Picea obovata* y *Larix sibirica*, en Siberia son *Abies sibirica*, *Pinus cembra*, *Larix si-*

birica y *Larix gmelini* las especies que conforman el bosque de coníferas.

En las regiones templado-frías del hemisferio Norte, las coníferas son menos importantes en altitudes bajas, pero constituyen la flora esencial de las regiones montañosas. En Europa Central y Occidental, *Pinus sylvestris*, *Abies alba*, *Picea abies* y *Larix decidua* constituyen el mosaico vegetal de las coníferas, quedando reservado *Pinus cembra* y *Pinus montana* al piso subalpino. En el Cáucaso se encuentran *Abies nordmanniana* y *Picea orientalis*. En el Himalaya, en su piso de montaña, las coníferas están representadas por endemismos como *Pinus griffithii*, *Abies spectabilis*, *Larix griffithii*, *Tsuga dumosa* y *Cedrus deodara*.

Las regiones templado-cálidas del hemisferio Norte no albergan géneros como *Picea* y *Larix*. Sin embargo, aparecen especies del género *Cupressus*. En las montañas del cinturón mediterráneo se encuentran especies que configuran verdaderos endemismos de área restringida como *Abies pinsapo* en España, *Abies cephalonica* en los Balcanes y *Abies numidica* en el norte de África. Otras especies de estaciones montañosas áridas hacen su acto de aparición como *Juniperus thurifera* y *Juniperus phoenicia*. Incluso otras coníferas perfectamente adaptadas a estación seca marcada como *Pinus pinaster*, *Pinus halepensis* y *Pinus pinea* forman masas boscosas homogéneas. El *Cupressus sempervirens* está ampliamente distribuido por los países del Mediterráneo, mientras que el *Tetraclinis articulata* ocupa áreas muy específicas en España y norte de África. Por otro lado, Asia continental (China, Manchuria y Corea) y Japón presentan endemismos notables como *Chamaecyparis japonica*, *Fokienia spp.*, etc.

En América del Norte el bosque de coníferas se extiende de forma ininterrumpida desde la costa atlántica hasta el Pacífico. Las especies que integran este bosque son *Picea mariana*, *Picea glauca*, *Abies balsamea* y *Larix laricina*, pero es en la región oeste del Pacífico donde la presencia de coníferas alcanza su máxima representatividad. En la región septentrional del litoral del Pacífico las especies más importantes son *Picea sitchensis*, *Thuja plicata* y *Tsuga heterophylla*; al sur la *Pseudotsuga douglasii*, *Abies procera*, *Abies laviana*, *Sequoia sempervirens* y *Sequoiadendron giganteum*; en las montañas *Abies lasiocarpa*, *Larix occidentalis*, *Picea engelmannii* y *Abies concolor*; y en la región meridional, en las cadenas costeras y en las Montañas Rocosas de clima más cálido, *Pinus ponderosa*, *Pinus jeffreyi*, *Pinus radiata*, *Abies bracteata*, *Cupressus macrocarpa* y *Calocedrus decurrens*.

En el este, donde las coníferas no tienen tanta importancia, se encuentran *Pinus strobus*, *Tsuga canadensis*, *Picea rubens* y *Abies fraseri*. Por el contrario, en el sudeste de Estados Unidos, los pinos amarillos (*Pinus taeda*, *Pinus palustris*, *Pinus elliotii*, *Pinus echinata*), ocupan grandes superficies.

Aunque en las regiones intertropicales la presencia de coníferas no es muy importante, sin embargo existen especies peculiares como *Abies religiosa* y *Abies guatemalensis* en las montañas de México y Guatemala, *Pinus caribaea* en América Central y Caribe, y *Pinus merkusii* en el sudeste asiático, entre otros. Pero sobre todo *Araucaria*, *Agathis*, *Podocarpus* y *Dacrydium* son los géneros presentes en estas regiones.

En el hemisferio Sur el género *Pinus* desaparece, dando paso a especies de los géneros *Podocarpus* y *Widdringtonia*

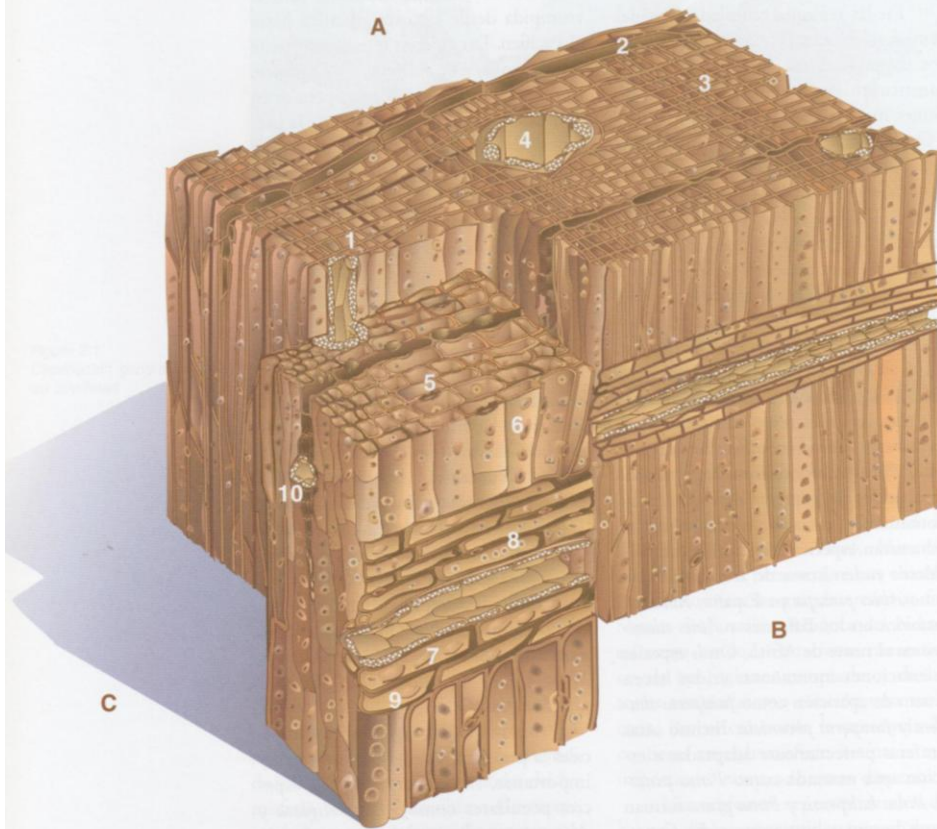


Figura 2.2.
Estructura microscópica de las maderas coníferas
Sección A. Transversal. 1. Canal resinífero longitudinal, 2. Radio leñoso, 3. Traqueidas longitudinales, 4. Células epiteliales resinógenas, 5. Sección de punteadura areolada
Sección B. Radial. 6. Punteaduras areoladas en traqueidas longitudinales, 7. Punteaduras tipo ventana en los campos de cruce.
Sección C. Tangencial. 8. Traqueidas radiales, 9. Células de parénquima radial
10. Canal resinífero transversal

en África austral. En Australia, aunque poco numerosas, las coníferas están presentes en los bosques de la costa este (*Araucaria cunninghamii*, *Araucaria bidwillii*, *Agathis robusta*). Tasmania tiene géneros endémicos tan heterogéneos como *Dacrydium*, *Phyllocladus* y *Athrotaxis*. En Nueva Zelanda los bosques de coníferas autóctonos están compuestos por especies como *Agathis australis*, *Agathis robusta*, *Podocarpus dacrydiodes*, *Podocarpus totara* y *Dacrydium cupressium*.

Por último, en Sudamérica los bosques de coníferas están constituidos por un corto número de especies, pero ocupando grandes extensiones como *Araucaria angustifolia*. Otras especies presentes en esta zona son *Araucaria araucana*, *Fitzroya patagonica*, *Austrocedrus chilensis*, *Pilgerodendron wuiferum*, *Saxegothaea conspicua* y *Podocarpus andinus*.

2.3. Anatomía de las maderas de coníferas

Tanto en la madera de coníferas como en la de frondosas, existen dos tipos de tejidos fundamentales:

Prosenquimatosos: también denominados conductores, son tejidos de prosénquina, es decir, tejidos formados por células alargadas, fusiformes o filiformes, firmemente unidas por sus cabos o extremos puntiagudos, de membranas engrosadas en mayor o menor grado, y sin contenido protoplásmico o con muy poco.

Parenquimatosos: están constituidos por células más o menos isodiamétricas de membranas sutiles, no lignificadas, y con protoplasma parietal.

El estudio al microscopio de estos dos tipos de tejidos permitirá, por un lado, definir en cuál de los dos grupos de

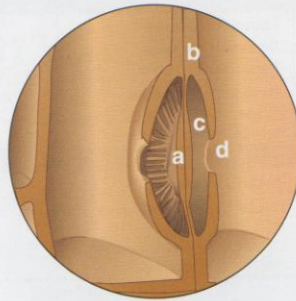


Figura 2.3.
Punteadura areolada
a. Toro
b. Laminilla media
c. Cámara o bóveda
d. Abertura.

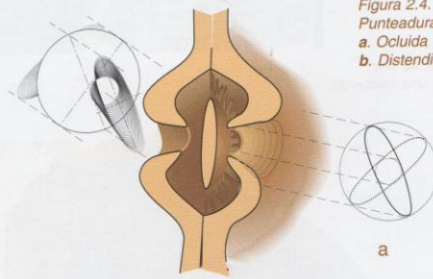
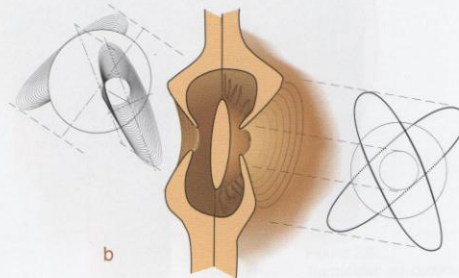


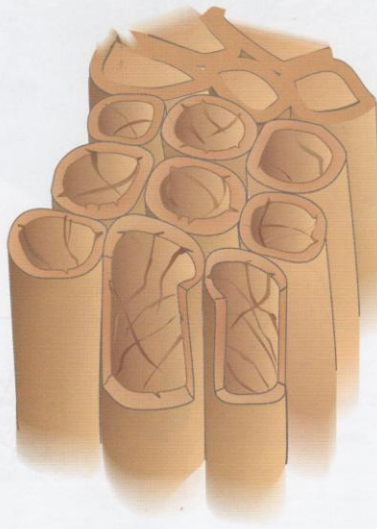
Figura 2.4.
Punteadura areolada
a. Ocluida
b. Distendida



ELEMENTOS LONGITUDINALES	
Prosenquimatosos	Traqueidas normales Traqueidas resinosas Traqueidas en cadena
Parenquimatosos	Parénquima longitudinal Células epiteliales de los canales resiníferos longitudinales
ELEMENTOS TRANSVERSALES	
Prosenquimatosos	Traqueidas radiales
Parenquimatosos	Células de parénquima de los radios leñosos Células epiteliales de los canales resiníferos transversales

Tabla 2.1.
Elementos anatómicos de las maderas de coníferas según H.P. Brown y A.J. Panshin

Figura 2.5.
Fisura en Cruz de San Andrés sobre una traqueida longitudinal



maderas nos encontramos, coníferas o frondosas, y por otro, profundizando en la individualidad de sus elementos podremos llegar a determinar a qué familia, género o especie pertenecen (fig.2.2).

Como un primer paso a dicho estudio, vamos a indicar los caracteres que pueden ser utilizados para la diferenciación de la madera de frondosas y coníferas, cuando disponemos de una observación microscópica:

a- Las frondosas tienen vasos, mientras que las coníferas carecen de ellos. No obstante, algunas frondosas pertenecientes a dicotiledóneas homoxiladas, incluidas en algunos géneros de *Magnoliaceae*, carecen de vasos.

b- Las maderas de coníferas poseen radios leñosos uniseriados, salvo en aquellas especies en las que la presencia de canales resiníferos transversales ensanchan el radio.

c- La estructura de las frondosas es mucho más compleja.

d- Las frondosas son más ricas en parénquima que las coníferas.

El estudio de estos tejidos los dividiremos de acuerdo con H.P. Brown y A.J. Panshin, según la tabla 2.1.

2.3.1. Elementos longitudinales

2.3.1.1. Prosenquimatosos

a. **Traqueidas normales.** Es un tejido fibroso lignificado, con punteaduras rebordadas y extremos no perforados. Este tipo de tejido, que se presenta también en las frondosas, tiene un aspecto y forma característicos en las coníferas, con punteaduras grandes y areoladas, generalmente uniseriadas, y una longitud entre 1.000 y 4.000 μm , llegando hasta las 10.000 μm en los géneros *Araucaria* y *Agathis*.

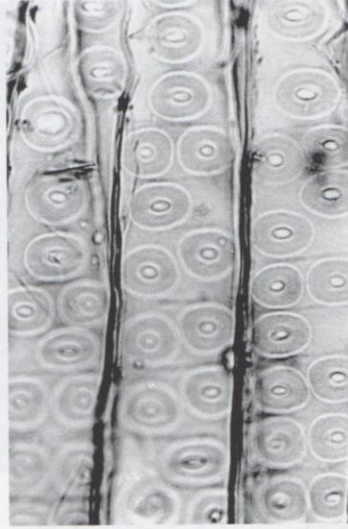
Las traqueidas constituyen el elemento más abundante en la madera de las coníferas, de la que forman el 90 % del volumen xilemático total. Su forma general es la de un prisma alargado, con sus dos extremidades truncadas oblicuamente por planos paralelos a una línea situada en la sección radial. Se unen longitudinalmente por medio de estos planos, formando en su conjunto alineaciones paralelas al eje del tronco. La luz transversal de las traqueidas, aunque varía entre sí con respecto a la posición de éstas en el árbol, es un factor constante en valor absoluto de conjunto, esto es, maderas con traqueidas de gran luz y maderas con traqueidas de pequeña luz.

Las punteaduras son, en general, canalículos cerrados, formados como consecuencia de un desigual engrosamiento de la pared secundaria de las células. Pueden ser simples y con reborde.

En las **punteaduras simples**, no existe engrosamiento de la pared secundaria, y el recubrimiento no existe o es escaso.

En las **punteaduras con reborde** la parte engrosada se ensancha, recubriendo en gran medida la parte sin engrosar. En este grupo encontramos la **punteadura areolada** (fig.2.3) que se presenta como un despegamiento o separación de parte de la pared secundaria de la célula, prolongándose sobre la parte no engrosada en forma de **bóveda**, la mayoría de las veces lisa, y en ocasiones estriada, perforada en su vértice, dejando un espacio llamado **cámara**. Al nivel de la perforación de la bóveda la **lámina media** posee un engrosamiento llamado **toro**.

El toro puede ser circular, más o menos hexagonal o estrellado. En todas las coníferas, excepto en el género *Cedrus*, que es hexagonal estrellado, el toro es de forma circular y en algunos, como



Punteaduras areoladas biseriadas opuestas en traqueidas longitudinales de Sequoiadendron giganteum

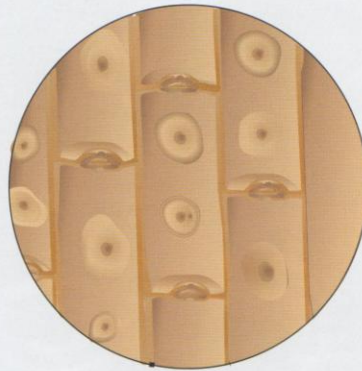
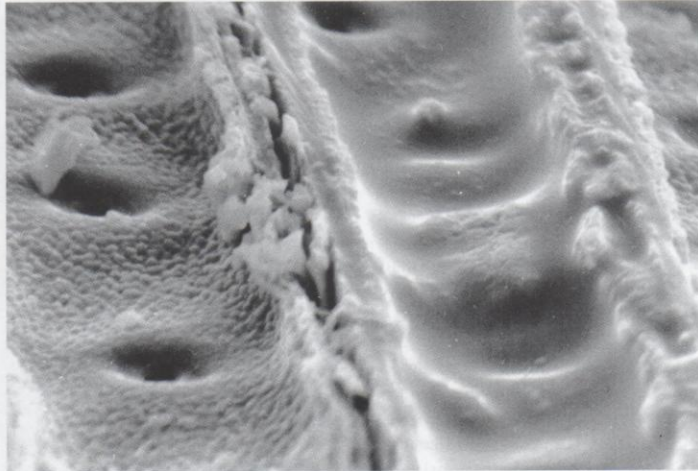
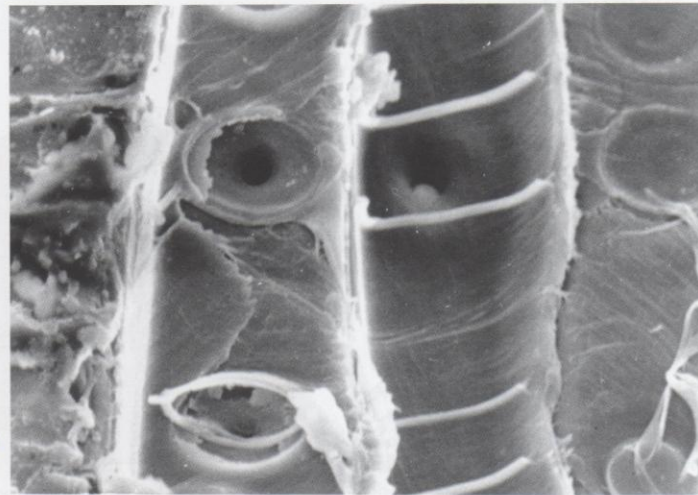


Figura 2.6. Traqueidas en cadena

Microfotografía electrónica.
Engrosamiento verrugoso
sobre la pared terciaria de las
traqueidas longitudinales de
Callitris columellaris



Microfotografía electrónica.
Engrosamientos helicoidales
sobre la pared secundaria de
las traqueidas longitudinales
de Taxus baccata



en el género *Juniperus*, algo ovalado. La abertura es generalmente circular, pero también puede ser **distendida** u **ocluída** (fig.2.4). En el primer caso supera en longitud al diámetro de la bóveda y en el segundo queda incluida en el interior de la misma.

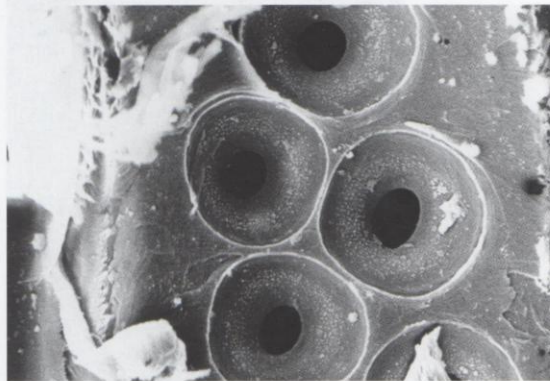
Las punteaduras de tipo areolar se presentan siempre de forma constante en las paredes radiales, y en algunas especies en las paredes tangenciales. Las situadas en las paredes radiales pueden presentarse agrupadas en una, dos o más líneas verticales. Cuando la presencia de punteaduras sobre las paredes radiales se realiza en más de una fila, su distribución dentro de la pared de la traqueida puede ser de dos tipos: en disposición **opuesta**, es decir siguiendo líneas horizontales paralelas, o en disposición **alterna** cuando las filas de punteaduras se escalonan.

Algunas especies presentan en las paredes de las traqueidas engrosamientos **verrugosos**. El **ciprés ramoso** (*Tetraclinis articulata*) presenta en las paredes de las traqueidas longitudinales este tipo de engrosamiento, pudiendo ser tomado con carácter analítico dada la localización restringida de esta especie en España, pero no debe ser utilizado a nivel general de identificación.

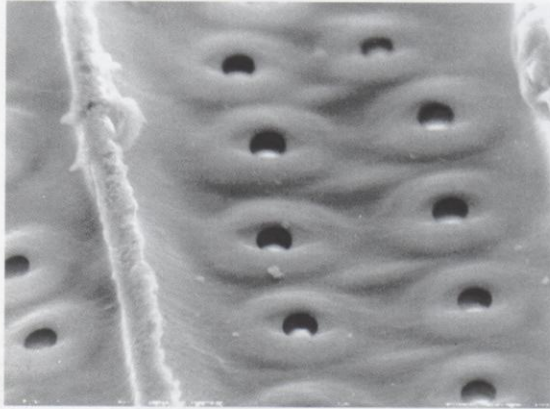
Un tipo de engrosamiento habitual es el **helicoidal**, situado en la pared secundaria de la pared celular, se encuentra presente en los géneros *Acropyle*, *Amentotaxus*, *Austrocedrus*, *Cathaya*, *Cephalotaxus*, *Dacrydium*, *Papuacedrus*, *Picea*, *Pinus*, *Nothotaxus*, *Pseudotsuga*, *Taxus* y *Torreya*. Salvo en el género *Pseudotsuga*, donde hay que recurrir a las traqueidas de verano para su observación, en el resto está presente de manera constante, pudiendo ser utilizado con carácter analítico.



Microfotografía electrónica.
Toro estrellado en traqueidas longitudinales de *Cedrus atlantica*



Microfotografía electrónica.
Punteaduras areoladas poligonales sobre traqueida longitudinal de *Araucaria angustifolia*



Microfotografía electrónica.
Barras de Sanio sobre la pared primaria de traqueidas longitudinales de *Taxodium distichum*



Engrosamiento callitroide sobre traqueidas longitudinales en *Callitris columellaris*

Otro tipo de engrosamiento que se presenta en las traqueidas longitudinales es el tipo **callitroide**. Es exclusivo del género *Callitris*, aunque también ha sido observado en otros géneros de forma esporádica, presentándose en la pared secundaria de las traqueidas longitudinales en forma de barras transversales que sobresalen de las punteaduras areoladas.

Mucho más extendido que el anterior entre todos los géneros de coníferas, con excepción de los géneros *Araucaria* y *Agathis*, es el **engrosamiento crasulae**, también denominado **Barras de Sanio** o **crásulas**. Está formada por un engrosamiento localizado de la laminilla media y pared primaria en el entorno de las punteaduras. Aunque suele ir asociado a punteaduras dispuestas de manera biseriada, también se presenta en formaciones uniseriadas. Es característico de algunas especies de los géneros *Keteleeria*, *Larix*, *Libocedrus*, *Metasequoia*, *Neocallitropsis*, *Phyllocladus*, *Pinus*, *Podocarpus*, *Sequoiadendrom*, *Taxodium*, *Thujopsis* y *Tsuga*.

A veces, en las traqueidas longitudinales de las maderas de coníferas aparecen unas fisuras que pueden confundirse con los engrosamientos verdaderos de algunos géneros de coníferas. Este tipo de fisura en **cruz de San Andrés**, se origina como consecuencia del secado anormal de la madera o por la aparición de madera de compresión (fig.2.5). Se diferencia sin dificultad de los engrosamientos helicoidales normales de la pared secundaria.

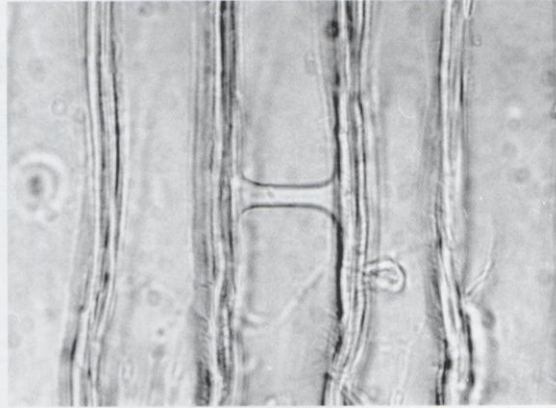
Esporádicamente se presenta en las traqueidas de algunas coníferas la **trabécula**. Es una barra cilíndrica que atraviesa la luz de la traqueida dentro de las paredes tangenciales de la misma.

El origen de esta particularidad no está completamente aclarado y, aunque raramente, se puede presentar en todas las coníferas. Su presencia no puede tomarse como dato analítico de diferenciación específica.

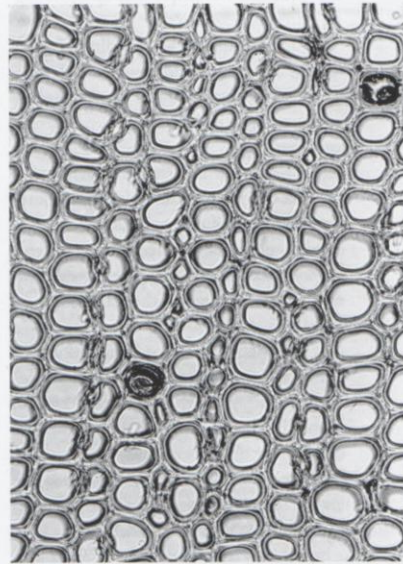
Entre las paredes longitudinales de las traqueidas, las líneas de unión de las mismas en algunas especies dejan espacios vacíos. Estos espacios intercelulares limitados por las paredes longitudinales de cada una de las traqueidas concurrentes en el mismo, reciben el nombre de **meatos**. Son muy marcados tanto en traqueidas de sección poligonal, género *Juniperus*, como en las traqueidas de sección circular del género *Araucaria*.

b. Traqueidas resinosas. Son traqueidas normales con inclusiones de resina que aparecen como consecuencia del proceso de duraminización. En las preparaciones aparecen rojizas o negras y amorfas en el corte transversal, y como bandas transversales o formando masas compactas en las secciones radiales. Esta clase de traqueidas son muy abundantes en el *Pinus canariensis* enteedo y en el *Pinus oocarpa*. También se presentan en algunas especies de los géneros *Agathis* y *Dacrydium*.

c. Traqueidas en cadena. Es un tejido prosenquimatoso, que pierde su protoplasma rápidamente. Se distingue fácilmente de las traqueidas normales, en que son mucho más cortas y en que además los tabiques transversales son normales a las paredes longitudinales. Tanto estos tabiques como las paredes longitudinales tienen punteaduras areoladas, de menor tamaño que las presentes en las traqueidas normales, pero de observación fácil. Se presentan habitualmente en el género *Larix* (fig.2.6).



Trabécula en traqueidas longitudinales de *Saxegothaea conspicua*



Traqueidas longitudinales resinosas en *Dacrydium colensoi*

Microfotografía electrónica.
Sección transversal de parénquima longitudinal de *Libocedrus papuanus*



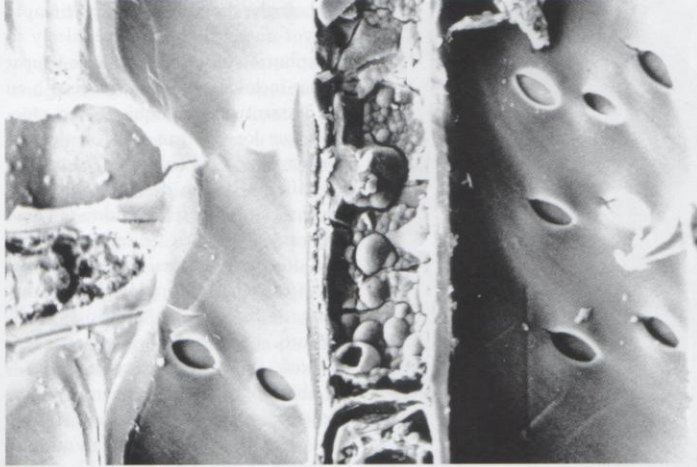
2.3.1.2. Parenquimatosos

a. **Parénquima longitudinal.** Las células parenquimatosas sirven en la albura, mientras están vivas, como elementos conductores y de almacenamiento, constituyendo, en su conjunto, un sistema parenquimatoso. Ahora bien, a medida que el cambium continúa su movimiento centrífugo, se aparta de dichas células, que van perdiendo su contenido y vitalidad para integrarse en el tejido que suministra al árbol su resistencia mecánica y de sostén.

El parénquima longitudinal de las coníferas se presenta en forma de columnas alargadas en el sentido del eje del árbol. En las secciones transversales las células son de sección más o menos rectangular, de paredes más delgadas que las de las traqueidas y con contenidos oscuros al teñirse la preparación.

La observación del parénquima longitudinal de las coníferas puede ser la-

boriosa, sobre todo en la sección longitudinal debido a su situación **dispersa, limítrofe o metatraqueal** y por estar formado, en general, por bandas de un corto número de células de espesor. No obstante, cuando puede observarse en las secciones tangencial o radial presenta el aspecto de células rectangulares de paredes delgadas con contenido celular, de pared inferior y superior horizontales **lisas o noduladas**, diferenciándose rápidamente de las traqueidas normales. Las paredes del parénquima longitudinal presentan punteaduras simples cuando éstas son de paso entre células contiguas de parénquima, o semirebordeadas cuando son de paso entre células de parénquima y de traqueidas normales, apareciendo el reborde, en este caso, en la pared de la traqueida. Las punteaduras de las paredes sin reborde las distinguen de las traqueidas en cadena, con las que podrían confundirse en algunos casos. Las paredes terminales (transversales) del



Microfotografía electrónica.
Sección longitudinal de parénquima longitudinal de *Libocedrus papuanus*

parénquima longitudinal pueden presentar nodulaciones características que implican un carácter analíticamente diferenciador en los géneros *Abies*, *Amentotaxus*, *Calocedrus*, *Cathaya*, *Cedrus*, *Cephalotaxus*, *Chamaecyparis*, *Cryptomeria*, *Cupressus*, *Fitzroya*, *Fokiënia*, *Glyptostrobus*, *Juniperus*, *Keteleeria*, *Larix*, *Libocedrus*, *Microbiota*, *Papuacedrus*, *Picea*, *Pilgerodendron*, *Sequoia*, *Taiwania*, *Taxodium*, *Tetraclinis* y *Tsuga*.

Tres tipos de parénquima se distinguen según su posición en el anillo de crecimiento (fig.2.7).

Parénquima limítrofe: cuando se presenta en el límite del anillo de crecimiento.

Parénquima metatraqueal: cuando se presenta en el interior del anillo formando bandas o fajas.

Parénquima difuso: células más o menos aisladas y distribuidas irregularmente.

El parénquima en las coníferas se presenta invariablemente, entre otros

géneros, en *Juniperus*, *Tetraclinis* y *Cupressus*, siendo muy escaso o ausente, entre otros en *Cedrus* y *Abies*.

b. Células epiteliales de los canales resiníferos. El canal resinífero, es un elemento anatómico constituido por un espacio hueco intercelular en el que vierten la resina las células que forman sus paredes, células resinógenas.

Las células resinógenas que revisitan los canales son de dos tipos: unas de **paredes gruesas** y resistentes al corte con el micrótopo, apareciendo con toda nitidez en las preparaciones; y otras, por el contrario, de **paredes delgadas**, que generalmente se desgarran cuando se realiza el corte. Al primer grupo pertenecen los géneros *Larix*, *Picea*, *Pseudotsuga*, *Cathaya* y *Keteleeria*, siendo del segundo grupo la mayor parte de las especies del género *Pinus*. Desde el punto de vista analítico se establece el umbral de 6 células para su inclusión en un grupo u otro de identificación. El diámetro de

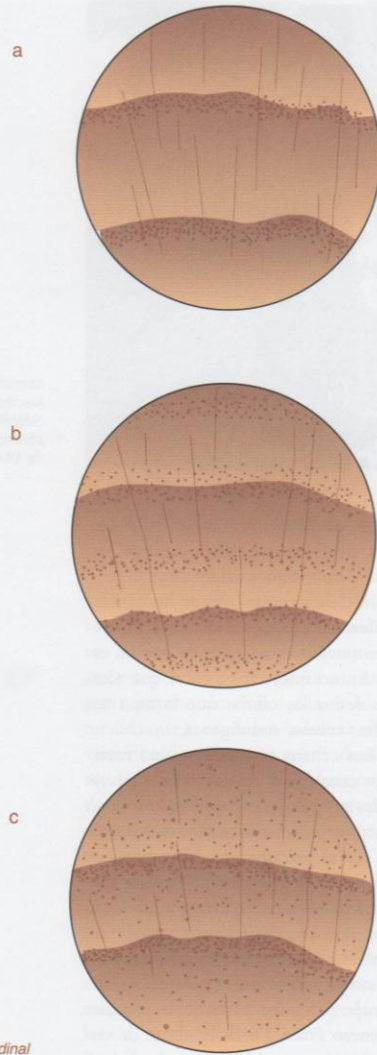


Figura 2.7.
Tipos de
parénquima longitudinal
a. Limitrofe
b. Metatraqueal
c. Difuso

los canales longitudinales es siempre mayor que el de los transversales y su distribución generalmente suele ocupar zonas incluidas en la madera final o en la de transición, aunque existen especies que los albergan en la madera de primavera. La situación de los canales resiníferos, dentro del anillo de crecimiento, no debe ser considerada como un carácter analítico diferenciador. El estudio de numerosas especies ha demostrado que la situación de los canales resiníferos en los anillos de crecimiento, si bien puede seguir ciertas tendencias, en la mayor parte de los casos la ubicación es diferente cuando la procedencia de la muestra es distinta, obedeciendo probablemente a razones de estación. Están presentes en los géneros, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Keteleeria*, *Cathaya*, *Picea* y *Larix*. En todos ellos aparecen de manera constante y sólo en el género *Keteleeria* no existen los horizontales. Estos últimos, siempre se disponen en el interior de los radios leñosos, que se engrosan en la zona contigua al canal, presentando en las secciones tangenciales de la madera un aspecto fusiforme. A pesar del carácter multiseriado de estos radios, raramente la parte más ancha supera las tres o cuatro unidades de células.

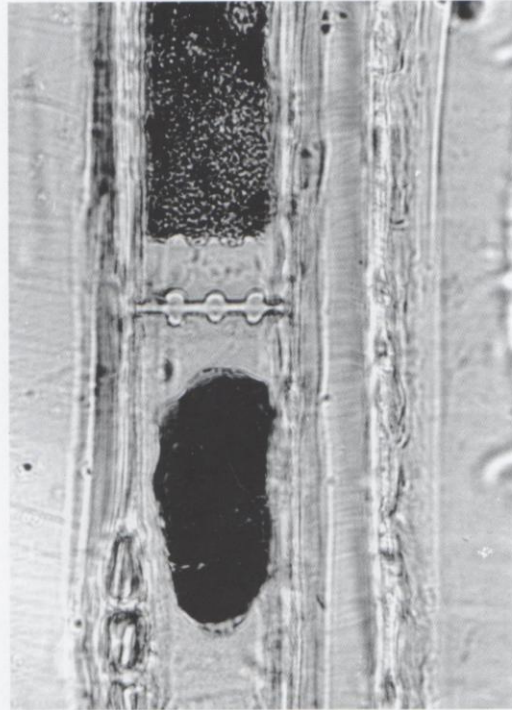
Por otra parte, los canales pueden ser **normales** o **fisiológicos**, es decir, los que naturalmente presenta la estructura de la madera, y **traumáticos** o **patológicos**, los producidos por heridas u otras causas. La diferencia entre ambos radica principalmente en la constancia de su presencia en los anillos de crecimiento. Mientras que los fisiológicos se presentan en todos los anillos de crecimiento, por el contrario, los traumáticos sólo intervienen a uno o varios anillos.

2.3.2. Elementos transversales

Los elementos transversales de la madera de coníferas están constituidos exclusivamente por los radios leñosos. En ocasiones el término radios leñosos es sustituido por radios medulares, siendo esta denominación incorrecta.

Efectivamente, la denominación de radio medular parece indicar que proceden de la médula. Sin embargo, tienen su nacimiento de una célula cambial, orientándose radialmente y partiendo excepcionalmente la médula en los primeros años. Únicamente puede hablarse de radios medulares en la estructura primaria, pero no en la madera. En este sentido, su nombre más apropiado es el de radios leñosos, tal como se refleja en la terminología inglesa *wood rays* = radios de madera o en la literatura forestal francesa, *rayons ligneux*. Por otra parte, su constitución anatómica es exactamente igual a la del tejido vertical, es decir formado por traqueidas radiales, parénquima y, en algunos casos, canales resiníferos. Estos radios hacen en la madera el mismo papel que las llaves o piezas a tizón efectúan en las obras de fábrica de sillería o mampostería. Un radio leñoso de las maderas de coníferas en su forma más complicada está constituido por traqueidas radiales, parénquima radial y células secretoras de canales resiníferos.

Cuando el radio está formado exclusivamente por parénquima, constituye lo que se llama un **radio homogéneo**. Cuando están formados por traqueidas y parénquima reciben el nombre de **heterogéneos** y si además incluyen un canal resinífero, reciben el nombre de **radios fusiformes**. Cuando están constituidos por una sola línea de células, se llaman **uniseriados**. Todos los radios de



las coníferas que no contienen canales resiníferos son uniseriados, y sólo excepcionalmente son biseriados parcialmente, no superando su anchura la de la zona uniseriada.

Parénquima longitudinal de pared transversal nodulada en Taxodium distichum

2.3.2.1. Prosenquimatosos

Traqueidas radiales. Las traqueidas radiales se diferencian de las restantes células de los radios leñosos por la presencia de punteaduras areoladas, es decir, las mismas punteaduras que se presentan en las traqueidas verticales. Son de la misma naturaleza que estas últi-

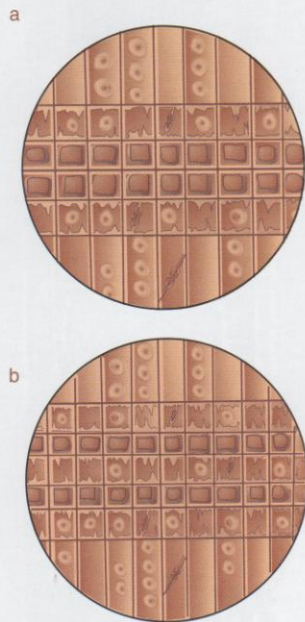


Figura 2.8.
Traqueidas radiales
a. Marginales
b. Diseminadas o alternas

mas, aunque difieren en parte por su morfología y por el tamaño de las punteaduras. Las traqueidas horizontales suelen ser de formas más irregulares, de paredes terminales menos ahusadas, sobre todo cuando ocupan posiciones marginales, y las punteaduras areoladas siempre son más pequeñas que las dispuestas en las paredes radiales de las traqueidas longitudinales.

Las paredes de las traqueidas radiales pueden ser lisas, dentadas y con engrosamientos más o menos marcados. Atendiendo a su morfología, los dientes se clasifican en:

Dientes obtusos: bien marcados y de punta ancha.

Dientes agudos: bien marcados y de punta afilada.

Dientes concrecentes: cuando se encuentran enlazados por engrosamientos que llegan a alcanzar a veces la misma altura que el diente.

De gran valor analítico por su presencia específica, es la longitud de los engrosamientos dentados en las traqueidas radiales, estableciéndose un umbral de $2,5 \mu\text{m}$ para dientes de pequeñas dimensiones. En algunas especies del género *Pinus*, su tamaño alcanza la totalidad del lumen, mientras que en otras, llega a la mitad de diámetro celular.

Por último, con respecto a la posición que las traqueidas ocupan en el radio, se pueden considerar **marginales** cuando aparecen únicamente en los bordes del radio y **diseminadas** cuando se disponen alternadas entre las filas de parénquima radial (fig.2.8).

La existencia de las traqueidas, la naturaleza de sus paredes, su localización en el radio, etc., son caracteres analíticos muy importantes.

2.3.2.2. Parenquimatosos

En este epígrafe sólo nos detendremos en las células de parénquima radial, ya que la naturaleza de las células epiteliales de los canales resiníferos horizontales es la misma que la de los canales resiníferos axiales.

Parénquima radial. Las células del parénquima radial aparecen perfectamente diferenciadas por la naturaleza de las punteaduras, la existencia de restos de protoplasma que se tiñe de oscuro, por sus paredes radiales lisas o punteadas y por las axiales lisas o noduladas.

Uno de los caracteres de mayor valor analítico para la diferenciación de las

especies de coníferas son las punteaduras de paso entre las células del parénquima radial y las traqueidas verticales. El estudio de estos caracteres requiere que se defina previamente lo que se llama **campo de cruce** (fig.2.9). Es la superficie de contacto limitada, en las secciones radiales, por las dos paredes de las traqueidas verticales y las dos paredes horizontales de las células del parénquima, ya que es en esta superficie donde se estudia la naturaleza de las punteaduras, su número y su disposición estratificada o no.

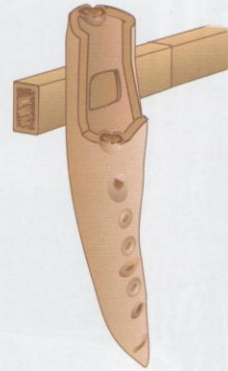
En ocasiones, las células de parénquima radial albergan en las proximidades de las paredes axiales, unas ligeras hendiduras situadas sobre las paredes horizontales de alto valor analítico, ya que su presencia es específica. Su observación requiere al menos x600 aumentos. Reciben el nombre de **hendiduras radiales** (fig.2.10), acepción derivada de la denominación inglesa **indenture**.

También es muy importante la observación de nódulos en la pared axial o terminal de las células de parénquima radial, ya que su presencia en las especies en que aparecen es constante, pudiendo ser utilizada como carácter analítico diferenciador.

Por último, también es importante por su carácter diferenciador, la naturaleza de las paredes horizontales de las células de parénquima radial, diferenciándose en lisas o punteadas, respondiendo a la ausencia o presencia, respectivamente, de punteaduras simples.

En cuanto a la naturaleza de las punteaduras, E.V.J. Phillipps distingue los siguientes tipos (fig.2.11):

I. Tipo de forma de ventana. Pínoide I de Beverluis. Las punteaduras, que ocupan la casi totalidad del campo



Células epiteliales de canal resinífero transversal en *Picea abies*

Figura 2.9.
Campo de cruce

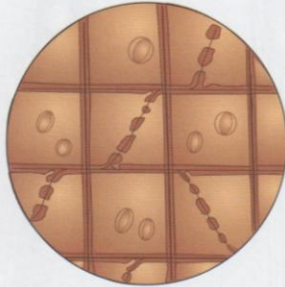


Figura 2.10.
Hendidura radial

de cruce, son de forma rectangular y su número es, en general, una o dos por campo. Carecen prácticamente de rebordes.

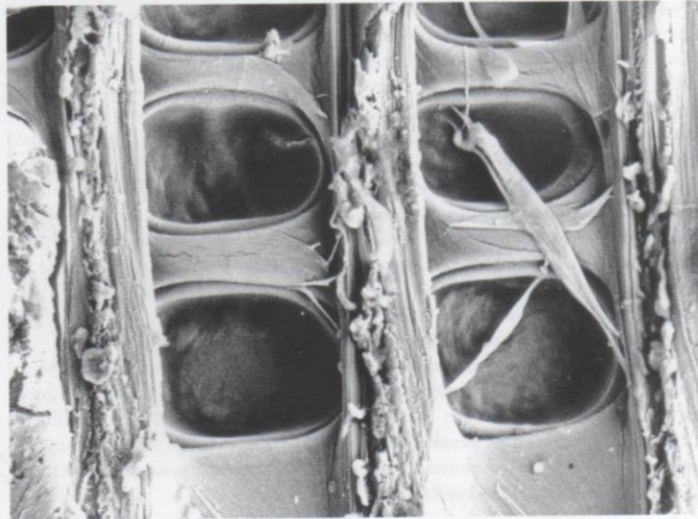
II. Tipo pinoide. Pinoide II de Beverluis. Lo mismo que en el caso anterior, las punteaduras no tienen reborde, su forma es redondeada y su número muy variable, llegando hasta cinco por cruce. Es necesario hacer constar que en estos dos tipos el canal de la puntea-

dura está limitado por un cilindro recto u obtuso o por un tronco de cono poco pronunciado.

III. Tipo piceoide. La punteadura posee rebordes y las aberturas son, en este caso, largas, estrechas y atravesadas de forma generalmente ovalada, sobresaliendo sus extremos. Su número por campo de cruce es muy variable. Algunos autores la subdividen en tres: Araucarioide, Abietoide y Piceoide, que se diferencian por el tamaño de la abertura y por su forma, según sea más o menos elíptica.

IV. Tipo cupresoide. La punteadura tiene reborde y las aberturas, de forma ovalada, están contenidas totalmente en el reborde de la misma.

V. Tipo taxodioide. La punteadura tiene reborde y las aberturas, con tendencia circular o elíptica, llegan a los bordes de aquella, de forma también circular u ovoide.



Microfotografía electrónica.
Punteadura del campo
de cruce de tipo ventana en
Pinus strobus

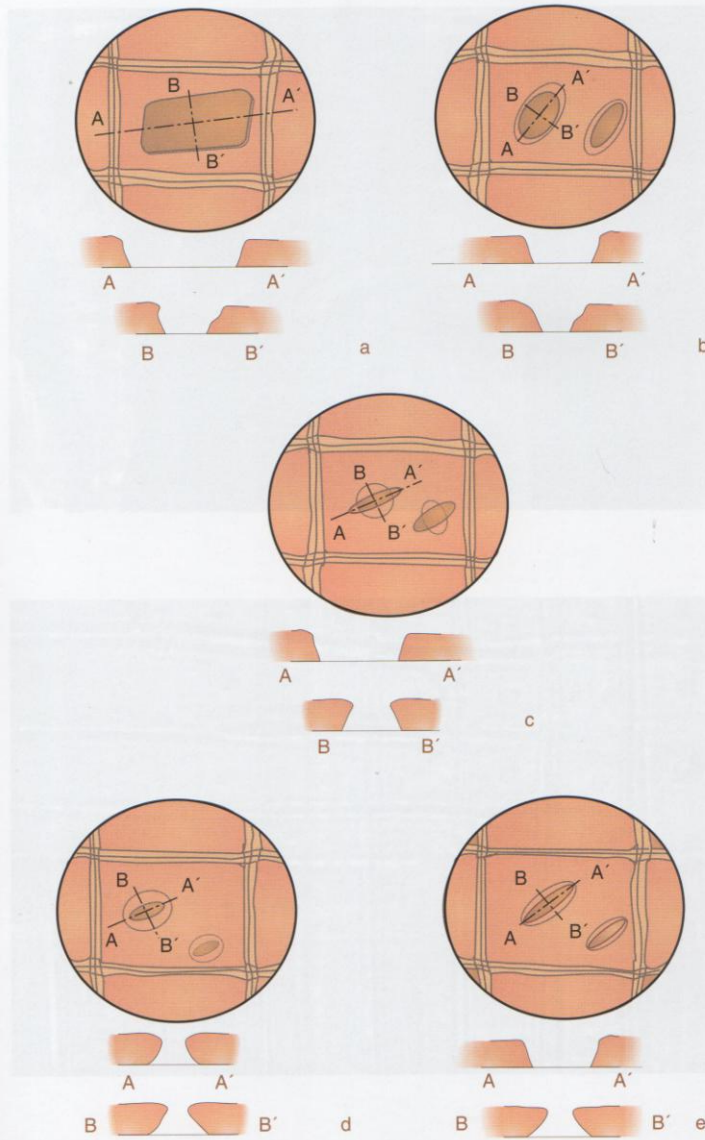
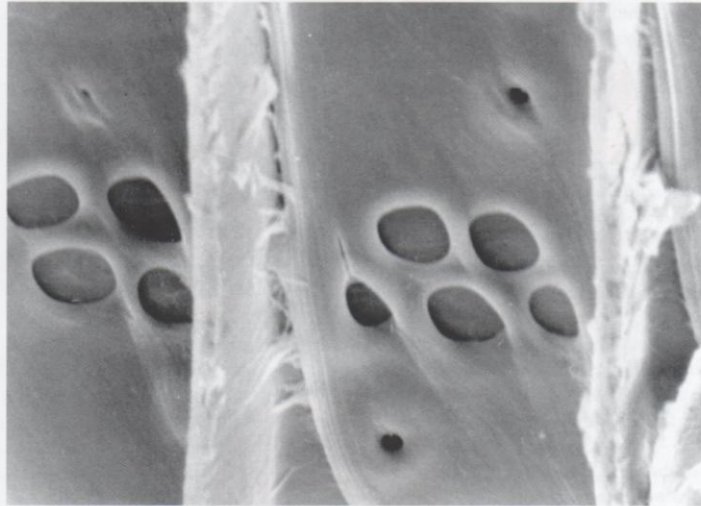
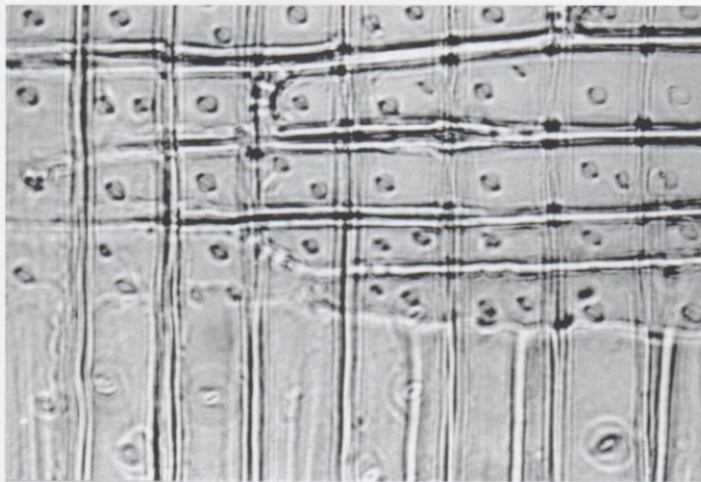


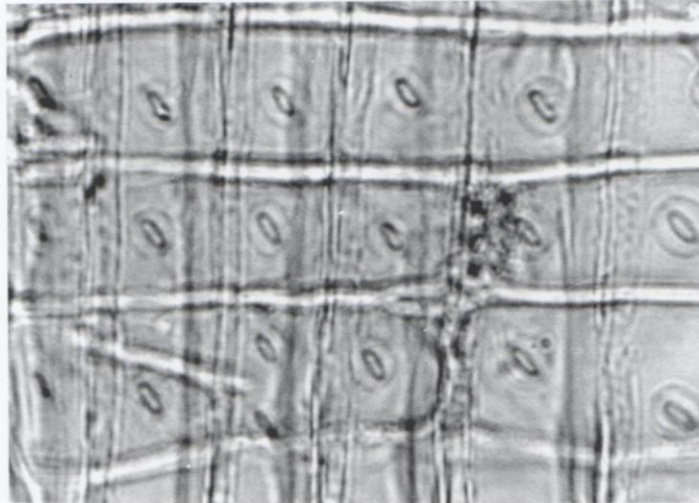
Figura 2.11.
Tipos de punteaduras
de los campos de cruce
a. Pinoide I, ventana o
fenestroides
b. Pinoide II
c. Piceoide
d. Cupresioide
e. Taxodioide



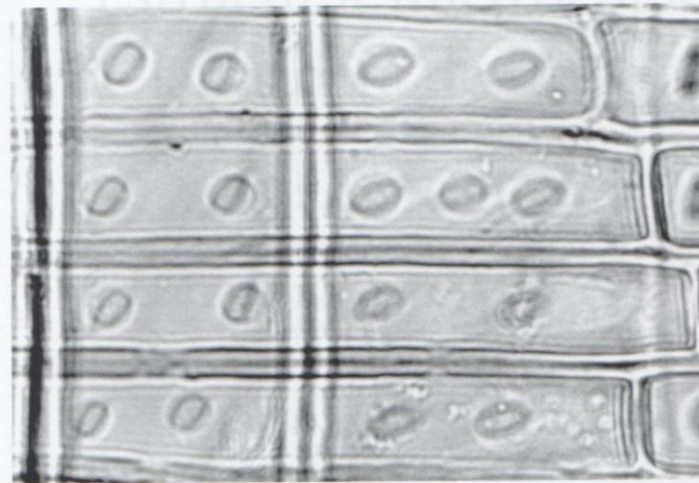
Punteadura del campo de cruce de tipo pinoide II en Pinus taeda



Punteadura del campo de cruce de tipo piceoide en Picea abies



Punteadura del campo de cruce de tipo cupresioide en Tetraclinis articulata



Punteadura del campo de cruce de tipo taxodioides en Metasequoia glyptostroboides