

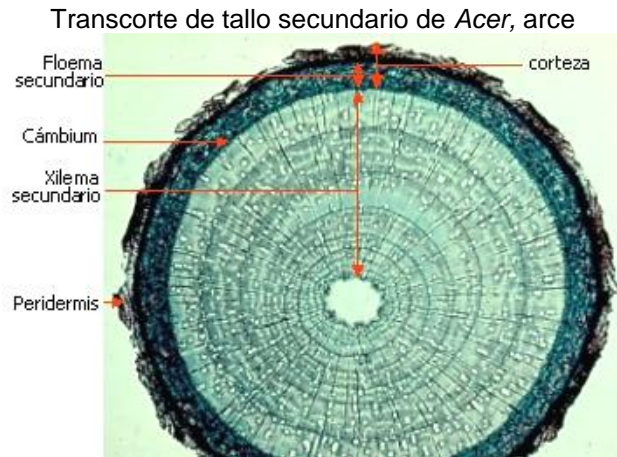
Morfología de Plantas Vasculares

Tema19: ESTRUCTURA SECUNDARIA DE TALLO II

19.1. Floema secundario

En el tallo secundario, los tejidos localizados por fuera del cámbium vascular, reciben colectivamente el nombre de **corteza**. Esta región incluye el floema secundario (corteza interna), y la peridermis o corteza externa (conjunto de tejidos de protección formados por el felógeno).

La cantidad de floema secundario producida por el cámbium es usualmente menor que la cantidad de xilema secundario. El floema funcional es el que participa en la conducción, y el no funcional, cesa de conducir pero cumple funciones de almacenamiento y protección. El floema viejo colapsa, y las porciones externas pasan a formar parte de la corteza externa.



El floema secundario se origina a partir del cámbium, y al igual que el xilema secundario, está compuesto de un sistema axial o vertical, y uno radial.

El sistema vertical es producido por las células iniciales fusiformes.

El sistema radial, constituido por los radios floemáticos, es originado por las células iniciales radiales.

Sector de transcorte de tallo secundario de *Tilia*

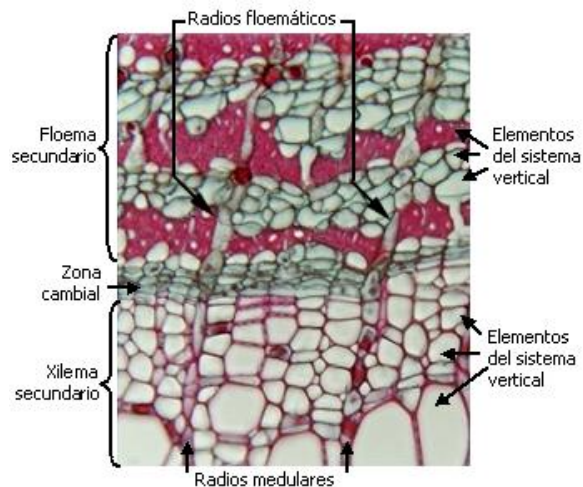


Imagen de Mauseth weblab

FLOEMA DE CONÍFERAS

El grupo de Gimnospermas que tiene crecimiento secundario bien marcado es el de las Coníferas. El floema secundario de estas plantas generalmente es más simple y menos variable entre especies que el de Eudicotiledóneas.

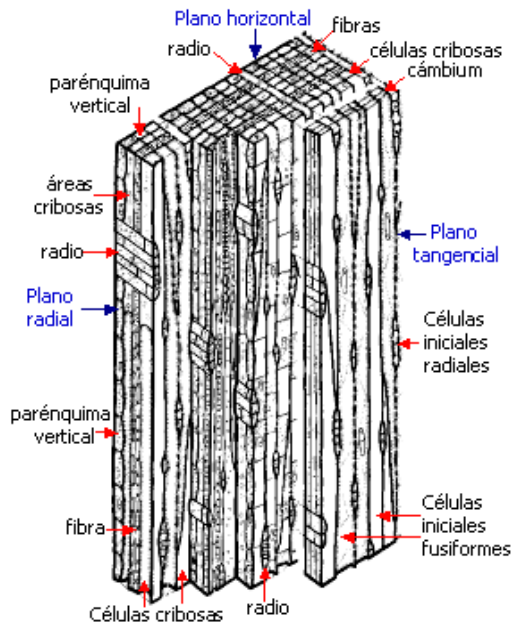
El sistema vertical o axial contiene:

- 1) células cribosas con áreas cribosas notorias en las caras radiales;
- 2) células parenquimáticas aisladas o en filas, algunas de ellas pueden estar diferenciadas en células albuminosas.
- 3) Las fibras y/o esclereidas pueden estar presentes o no. Las fibras son llamativas en Taxaceae, Taxodiaceae y Cupressaceae, donde forman bandas tangenciales uniseriadas que alternan con bandas similares de células cribosas y células parenquimáticas. Están ausentes en *Pinus*.

El sistema radial u horizontal está formado por radios uniseriados, que tienen células parenquimáticas y a veces células albuminosas. Estas últimas generalmente se ubican en los extremos de los radios.

Cuando hay conductos resiníferos están presentes en ambos sistemas.

Thuja occidentalis (Gimnosperma) bloque esquemático de floema secundario y cámbium



Esquema de Esau 1977

Sequoia, floema en corte tangencial



Pinus, floema en corte radial

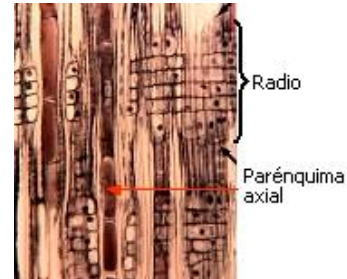


Foto de Mauseth weblab

El floema funcional dura una o dos estaciones. En el floema no funcional las células cribosas y las albuminosas colapsan, las células parenquimáticas se agrandan y los radios se vuelven sinuosos.

Pinus: floema secundario en transcorte

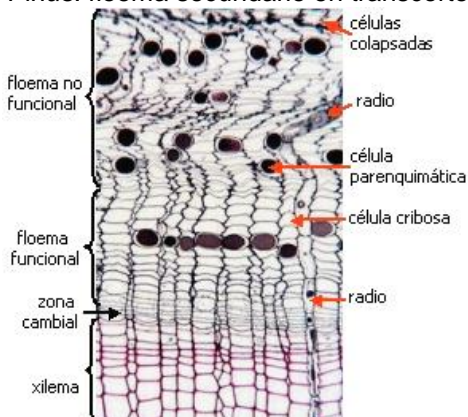
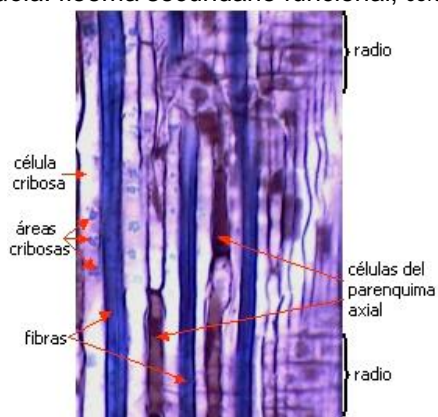


Foto de Mauseth weblab

Sequoia: floema secundario funcional, corte radial



19.2. Floema de Eudicotiledóneas

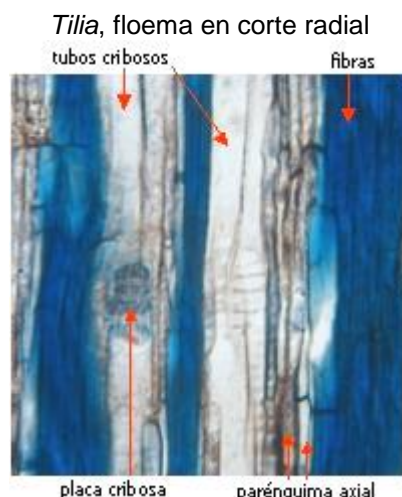
El floema secundario de eudicotiledóneas varía en composición, disposición y tamaño de las células, así como en las características del floema no funcional.

El sistema axial o vertical siempre presenta tubos cribosos, células acompañantes y células parenquimáticas.

El **sistema radial u horizontal** es la continuación del sistema radial del xilema. Está formado por los radios floemáticos.

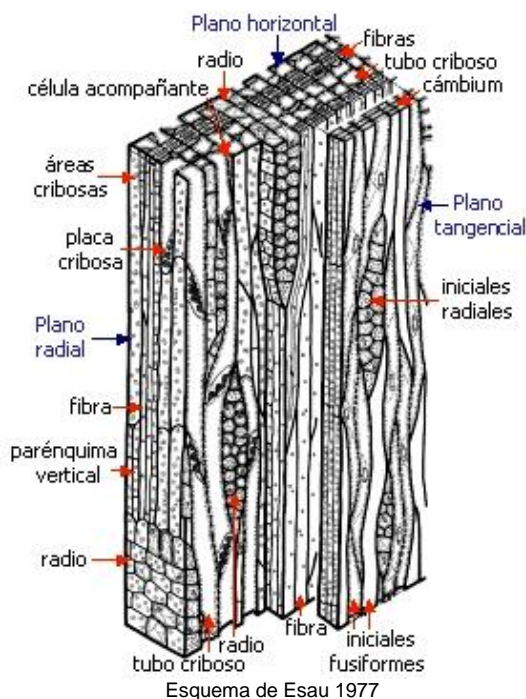
Pueden ser uniseriados o multiseriados, altos o bajos, pueden haber distintos tipos de radios en la misma planta (ej: *Tilia*).

Están compuestos por parénquima, y a veces esclereidas o células con cristales.

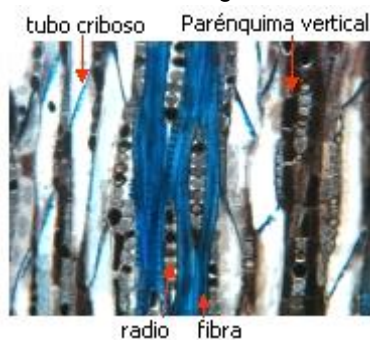


En ambos sistemas pueden haber laticíferos, cavidades secretoras, idioblastos cristalíferos.

Liriodendron tulipifera (Eudicotiledónea): bloque esquemático de floema secundario y cámbium



Salix, floema secundario en corte tangencial



Tilia, floema - corte tangencial



Las fibras pueden estar en bandas tangenciales paralelas (*Liriodendron*, *Vitis*, *Tilia*, *Fraxinus*, *Populus*), o dispersas (*Campsis*, *Tecoma*), o faltan (*Aristolochia*); a veces son tan abundantes que los otros elementos forman apenas pequeños grupos (*Carya pecan*). En *Vitis* hay fibras septadas que almacenan almidón.

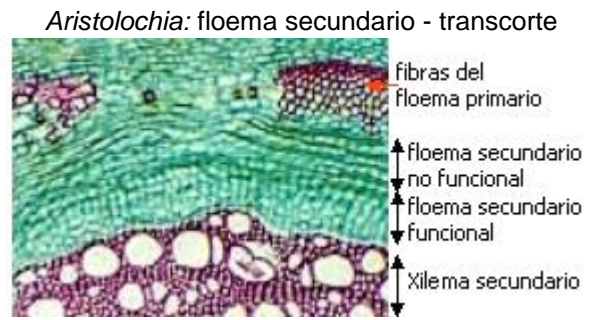
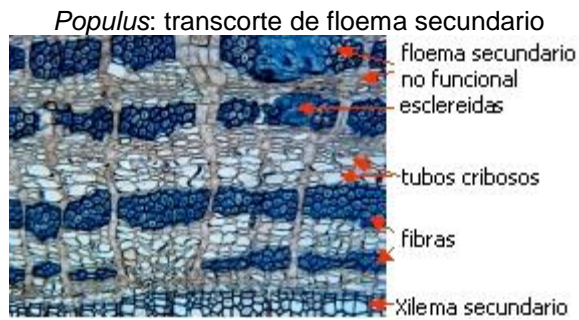


Foto de <http://www.dipbot.unict.it/tavole/index.html>

El floema secundario puede ser: 1) **No estratificado** (por ejemplo en *Liriodendron*, *Vitis*, *Quercus*, *Populus*, *Salix*, *Tilia*), en el cual las paredes terminales de los tubos cribosos son muy inclinadas, con placas cribosas compuestas. 2) **Estratificado** como en *Robinia*, las paredes terminales son poco inclinadas o casi transversales, con placas cribosas simples.

Robinia: floema estratificado en corte tangencial

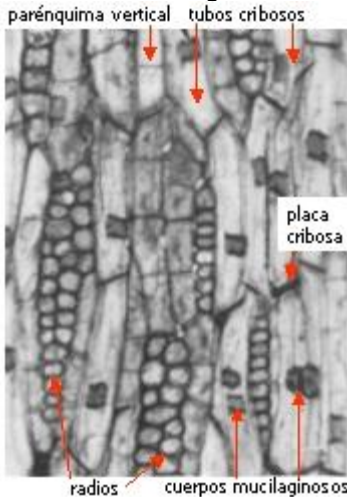
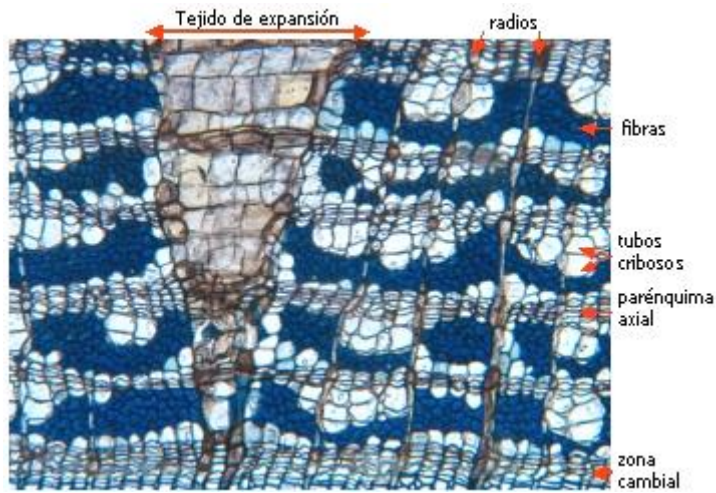


Foto de Esau 1972

Tilia: floema funcional en transcorte - tejido de expansión



El floema funcional tiene escaso espesor, desde unas décimas de mm a pocos mm. En el floema no funcional los tubos cribosos presentan calosa definitiva, se aplastan o esclerifican, el recorrido de los radios puede ser sinuoso (*Prunus*). Las células parenquimáticas permanecen vivas y almacenan almidón hasta que son separadas del eje por la peridermis. En algunas especies se diferencian esclereidas o fibroesclereidas (*Populus*).

La porción periférica del floema debe aumentar su circunferencia con cada incremento producido por el cámbium. Esta dilatación se logra de dos maneras:

1) **Tejido proliferativo**, cuando las células del parénquima axial se dividen anticlinalmente, o

2) **Tejido de expansión**, cuando las células radiales sufren divisiones anticlinales y luego se expanden tangencialmente. Este último es mucho más notable, como se ve en *Aristolochia*, *Gossypium* o *Tilia*.

La duración del floema varía, en eudicotiledóneas de hoja caduca cada incremento funciona una estación; en las hojas persistentes duran dos estaciones; en algunas plantas como *Tilia*, *Vitis* dura varios años.

19.3. Peridermis

La peridermis es el tejido de protección secundario que reemplaza a la epidermis en tallos y raíces que tienen crecimiento secundario. Ocurre también en eudicotiledóneas herbáceas, en las partes más viejas de tallos y raíces. Es la corteza externa.

La excepción son algunas especies de *Acacia*, *Acer*, *Citrus*, *Eucalyptus* e *Ilex*, en las cuales la epidermis y el córtex duran toda la vida, no se forma peridermis (Mauseth, 1989).

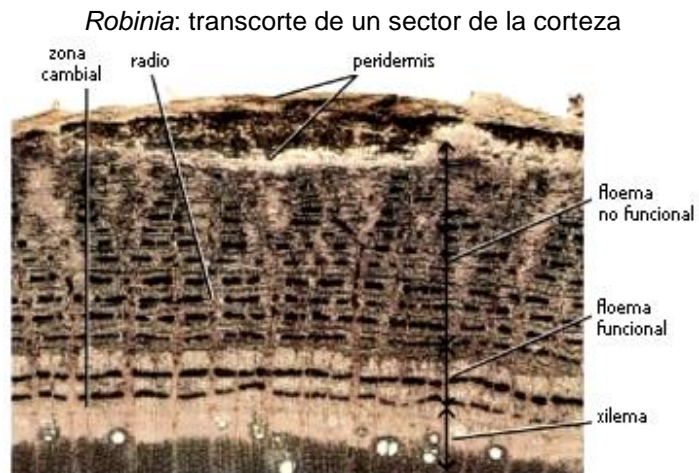
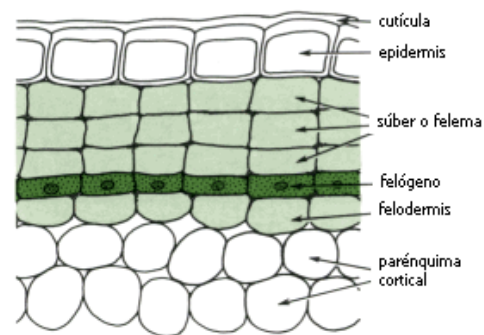


Foto de Raven 2003

La peridermis es el conjunto de:

- 1) el **felógeno**, el meristema secundario también llamado cámbium suberógeno,
- 2) el **súber** o corcho o **felema**, tejido protector formado por el felógeno hacia afuera, con células muertas a su madurez,
- 3) la **felodermis**, tejido parenquimático vivo formado por el felógeno hacia adentro.

Esquema de la primera peridermis en transcorte



Esquema de Rost

Las hojas usualmente no tienen peridermis, salvo las pérulas. En algunos frutos como la manzana, y en tubérculos como los de la papa, se forma una peridermis muy delgada con lenticelas. Existe en algunas Monocotiledóneas, pero otras tienen tejidos de protección diferentes.

FELÓGENO

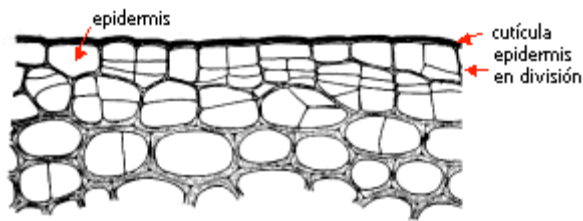
Su nombre viene del griego *phellos*, corcho y *genos*, engendrar. Es uno de los meristemas laterales o secundarios.

Origen: generalmente es más tardío que el cámbium, se forman totalmente por dediferenciación (re-embrionalización) de células. Las divisiones pueden iniciarse en células con cloroplastos, con almidón, taninos e incluso con paredes primarias gruesas. Luego los cloroplastos se transforman en leucoplastos y el almidón, los taninos y las paredes gruesas desaparecen.

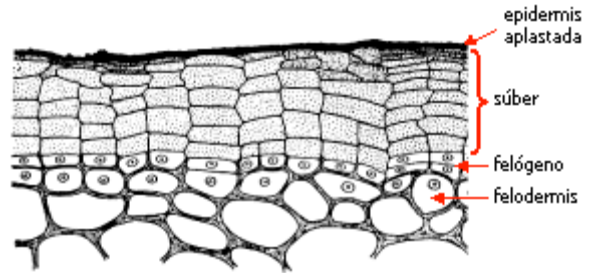
Lugar. El primer felógeno puede originarse en:

- 1) la **epidermis**, como sucede en *Pyrus communis*, *Nerium oleander*, *Quercus suber* y en los cactus.

Pyrus communis: origen del felógeno en la epidermis y capa subyacente



Pyrus communis: primera peridermis

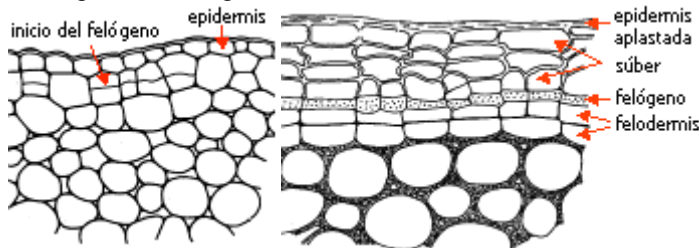


Dibujos de Esau 1972

2) **La capa subepidérmica** (colénquima o parénquima), como ocurre en *Pelargonium*, *Populus*, *Prunus*, *Ulmus*, *Juglans*, *Solanum tuberosum*.

3) **La 2ª o 3ª capa cortical**, como se observa en *Aristolochia*, *Robinia*, *Pinus*.

Pelargonium, felógeno subepidérmico y primera peridermis



Dibujos de Esau 1972

Pinus, primera peridermis en córtex



4) **En el floema primario**, como sucede en *Thuja*, *Ribes*, *Clematis*, *Vitis*, *Punica*. En ese caso, todos los tejidos del córtex quedarán separados por el súber y mueren

5) **En las células vivas del xilema secundario**, como se ha comprobado en el tallo de *Achillea*, una plantas del desierto, cuando el córtex y el cámbium han muerto.

Clematis: felógeno iniciado en el floema primario

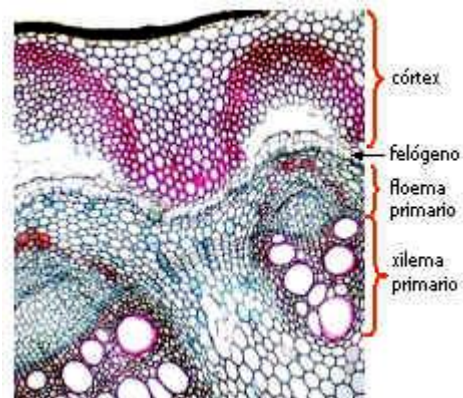


Imagen de Crang & Vassilyev

Los felógenos subsiguientes se originan cada vez más profundamente, primero en el córtex y luego en el floema secundario.

Constitución: está integrado por un sólo tipo de células, en sección transversal y longitudinal radial, rectangulares, y en sección tangencial rectangulares o poligonales, a veces irregulares. No dejan espacios intercelulares entre sí. Pueden presentar cloroplastos, la cantidad de vacuolas es variable, pueden contener taninos.

Tilia: peridermis en corte longitudinal radial

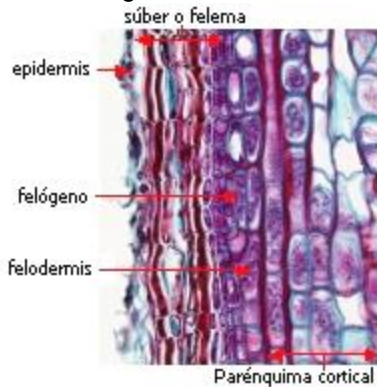
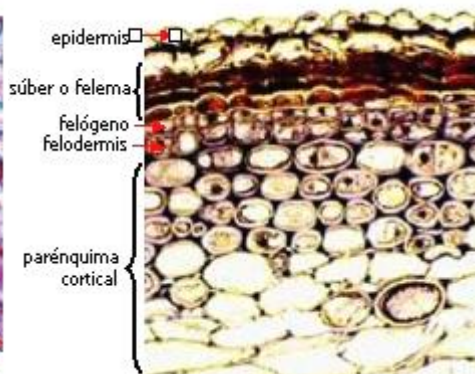


Imagen de Schulte Atlas

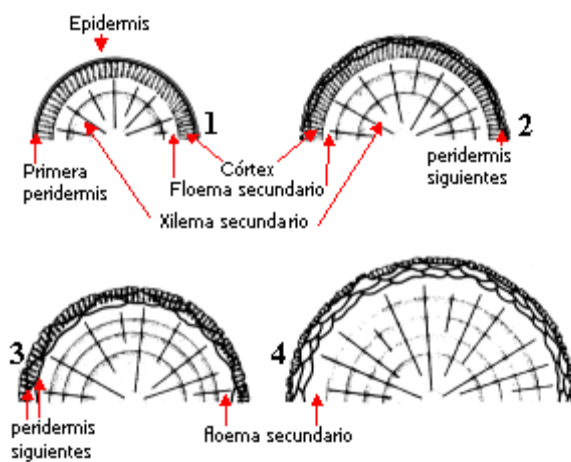
Tilia: peridermis en transcorte



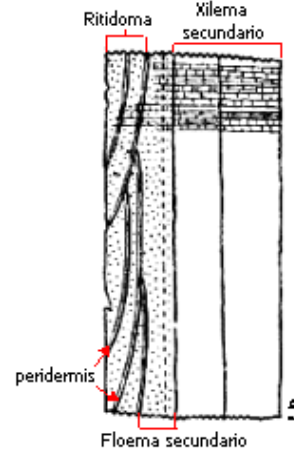
<http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/crang/>

Forma general del meristema: El primer felógeno puede iniciarse uniformemente alrededor del tallo, o en áreas localizadas en forma de escamas o bandas, y volverse continuo por expansión lateral de la actividad meristemática hasta formar un cilindro de varios metros altura. Cuando el primer felógeno se forma superficialmente (como sucede en *Pinus*), usualmente los siguientes tienen forma de escamas o parches de forma y tamaño diverso, discontinuas pero solapadas, con la concavidad orientada hacia afuera. En la figura 1 se muestra la posición de la primera peridermis, subepidérmica y de forma cilíndrica; las figuras 2-4 muestran la posición de las siguientes peridermis, y cómo los tejidos externos - con respecto a las que primero se formaron - se van separando del tallo. La figura 5 es un esquema de un corte longitudinal radial de la parte externa de un tallo, mostrando la ubicación de las sucesivas peridermis.

Peridermis en transcortes de tallo secundario



En corte longitudinal radial



Esquemas de Fahn 1990

Esquema de Esau 1972

Ritidoma de *Vitis* en transcorte



Imagen de <http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/crang/>

Quando el primer felógeno se forma profundamente, como sucede en *Clematis* o *Vitis*, usualmente los siguientes son cilíndricos. Se forman a partir de las células del floema secundario.

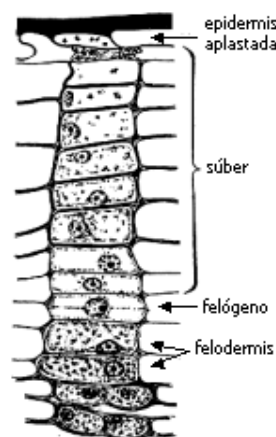
División. Las células del felógeno se dividen periclinalmente. Las células derivadas se disponen en filas radiales, ordenadas como pilas de monedas. Como resultado de la primera división se forma una célula del súber o felema; como resultado de la segunda, una de la felodermis (si existe); el producto de la tercera es nuevamente una célula del súber o felema.

Ocasionalmente hay divisiones anticlinales en el felógeno para aumentar el número de células iniciales.

Actividad del felógeno: generalmente es unifacial, o sea que da sólo súber hacia afuera. Si es bifacial, forma también 1-4 capas de felodermis hacia adentro.

El espesor del súber es muy variable, desde unas pocas capas hasta varios centímetros en el alcornoque, *Quercus suber*.

Primera peridermis de *Prunus*



Dibujo de Esau 1972

Funcionamiento: Generalmente el felógeno es activo sólo una vez, pero a veces presenta actividad estacional como el cámbium (*Quercus suber*, *Q. itaburensis*, *Q. infectoria* y *Phytolacca dioica*). En otros casos como en *Robinia*, tiene 2 períodos de actividad por año.

Duración. Hay dos alternativas:

1) Felógeno no persistente. Puede ser

1A) Anual, reemplazado por nuevos felógenos cada año, que se forman cada vez más profundamente.

1B) Longevo: A veces los felógenos subsiguientes tardan muchos años en iniciarse, como ocurre en especies de *Abies*, *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus*; demora 20 años en *Pyrus malus*, 20-30 años en *Populus*, *Prunus*, *Punica*, 40 años en *Ceratonia*.

2) Felógeno persistente, dura toda la vida de la planta, como sucede en los cactus, y en los géneros *Fagus*, *Anabasis*, *Haloxylon* y *Pachycormus*

19.4. Peridermis: Súber y Felodermis

Recordemos que la peridermis es el conjunto de:

- **felógeno**, el meristema secundario
- el **súber** o corcho o **felema**, tejido protector formado por el felógeno *hacia afuera*, con células muertas a su madurez,
- la **felodermis**, tejido parenquimático vivo formado por el felógeno *hacia adentro*.

Veremos ahora los dos tejidos derivados del Felógeno:

FELODERMIS

La felodermis está formada por células vivas, parenquimáticas, que se distinguen del parénquima cortical por su posición en las mismas filas radiales en las que se encuentran las células del súber.

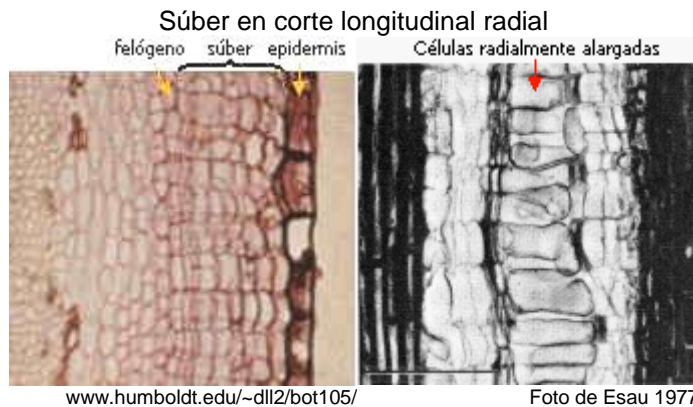
En general es una capa de células (*Tilia*) o unas pocas (dos en *Pelargonium* y *Prunus*), pero en algunas Cucurbitaceae está integrada por muchas capas de células.

Casos excepcionales: en *Pachycormus* la felodermis está formada por clorénquima; en *Pinus palustris* almacena almidón, en *Libocedrus* está constituida por esclerénquima.

SÚBER o FELEMA

El súber o corcho o felema es un tejido elástico, comprimible, impermeable al agua, resistente a la acción de enzimas, liviano y buen aislante térmico. Las células del súber mueren a la madurez, pero pueden tener contenidos fluidos o sólidos, incoloros o pigmentados.

Forma de las células: prismáticas, irregulares en corte tangencial, pueden ser alargadas en sentido radial. No dejan espacios intercelulares entre sí.



Súber en corte tangencial

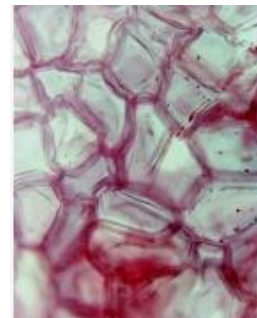


Foto de Mauseth weblab

Disposición: en corte transversal y en corte longitudinal radial las células del súber se ordenan en filas radiales, como consecuencia de las divisiones periclinales del felógeno. Cuando el felógeno es persistente y muestra funcionamiento estacional, su actividad se refleja en la alternación de capas de células anchas y angostas

Las capas de crecimiento se observan claramente en los cortes radial y transversal. En el corcho comercial se pueden observar a simple vista.

Rhus typina: súber (corte radial) con cinco capas de crecimiento

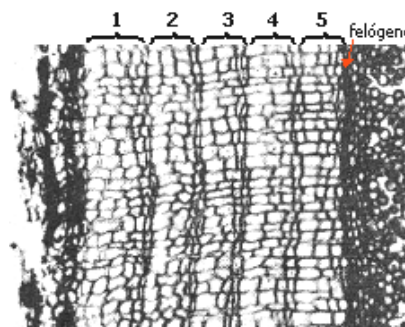
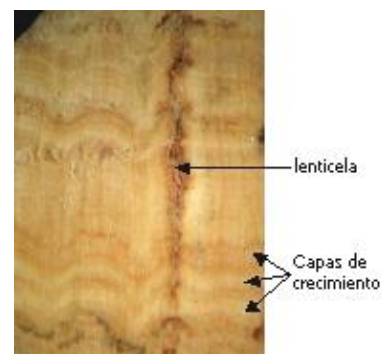


Foto de Esau 1977

Corcho comercial, transcorte

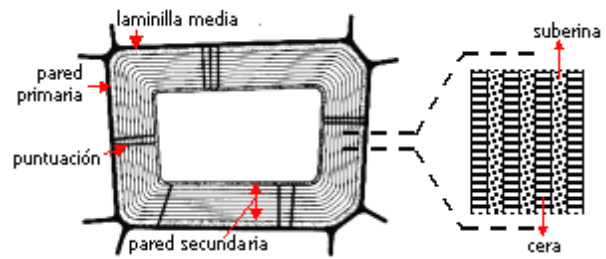


Tipos: En algunas especies el súber o felema está constituido solamente por células suberizadas, pero en otras, presenta también células no suberizadas denominadas feloides.

I) Células suberizadas. Las paredes

Célula del súber esquematizada

celulares secundarias presentan suberina, depositada por adcrustación por dentro de la pared primaria celulósica, que puede estar lignificada. El RE juega un papel importante en el depósito de suberina, dispuesta en laminillas que alternan con capas de cera.

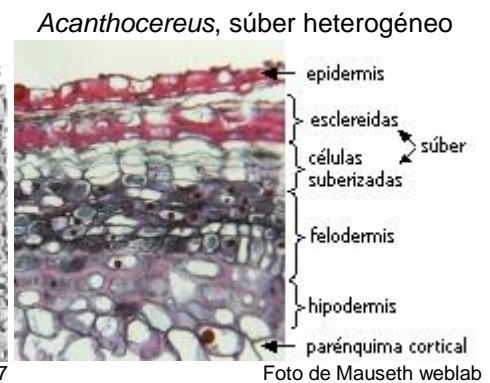
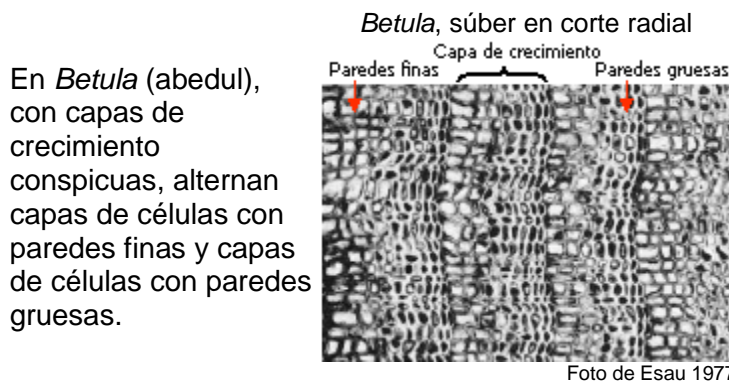


Dibujo modificado de Nultsch 1966

Las células suberizadas son heterogéneas, algunas tienen paredes finas, son huecas a la madurez, y en corte radial se ven dilatadas; otras presentan paredes gruesas, el lumen está lleno de compuestos tánicos y resinosos coloreados, amarillos o marrones, y se muestran comprimidas en sentido radial.

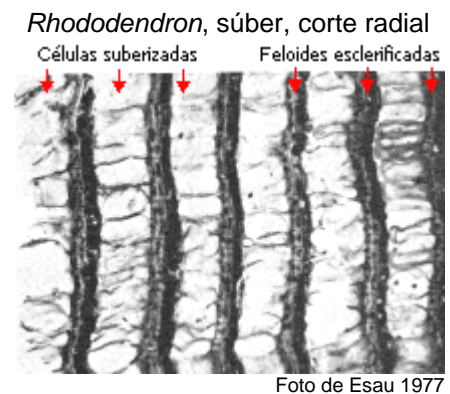
En las células con paredes gruesas, por dentro de la suberina se deposita una capa de celulosa y ésta puede lignificarse como en los géneros *Haloxylon* y *Anabasis* (Fahn, 1990).

Al final de la diferenciación mueren, el protoplasto desaparece y se llenan de aire o quedan cargadas de sustancias oscuras taníferas o resiníferas.



II) Células feloides: sus paredes no están suberizadas, son delgadas o gruesas, celulósicas, pécticas o esclerificadas, pueden contener cristales.

En *Rhododendron* y en *Abies* alternan capas de células suberizadas con paredes delgadas y capas de feloides esclerificadas.

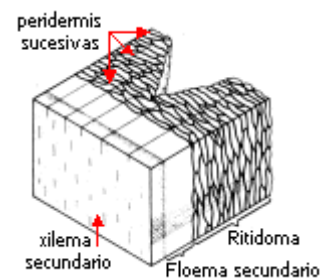


19.5. Ritidoma

A medida que un árbol crece, se van formando nuevas peridermis más adentro, que se originan a partir del floema secundario. Cuando el felógeno produce el súber, los tejidos que quedan por fuera del mismo mueren, por la inserción de una capa de células muertas, impermeables, entre dichos tejidos y los tejidos vivos del eje caular.

El conjunto de tejidos muertos por fuera del súber más interno es Ritidoma: diagrama

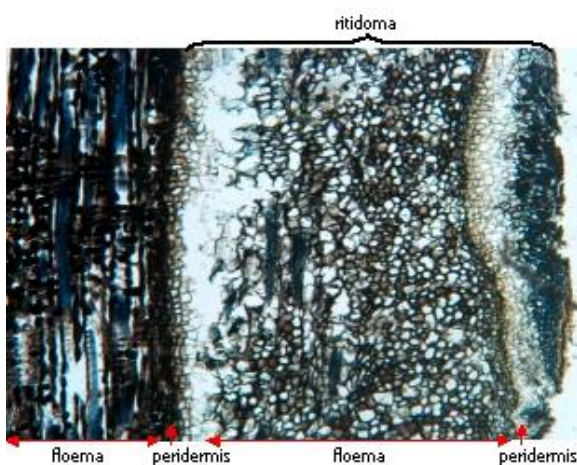
el **ritidoma**. Constituye la parte externa de la corteza, muy bien desarrollada en los tallos y raíces más viejos de los árboles. La figura es un diagrama tridimensional de una porción externa de un tallo de varios años, mostrando una porción del leño o xilema secundario y la corteza, que incluye una angosta banda de floema secundario, y un grueso ritidoma, con surcos profundos.



Dibujo de Fahn 1990

En las siguientes figuras vemos una porción de tallo de *Salix*, sauce, con un ritidoma compuesto de dos peridermis, y una sección de un tallo de *Cephalanthus occidentalis* de 11 años de edad, mostrando un ritidoma con 9 peridermis sucesivas discontinuas y solapadas; el espesor real del ritidoma de *Cephalanthus* era de 4,5 mm.

Salix, ritidoma en corte longitudinal radial



Cephalanthus: ritidoma en transcorte con 9 peridermis sucesivas

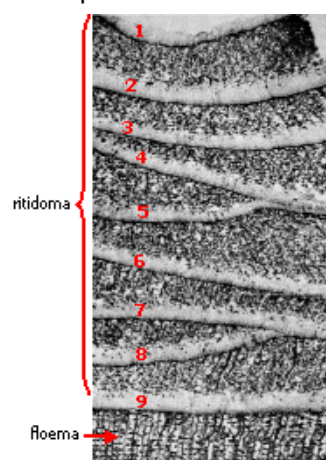


Foto de Esau 1977

El aspecto externo de la corteza varía según que el felógeno sea persistente o no, según la forma en que crecen las peridermis, la estructura del súber y la cantidad y naturaleza de los tejidos que la peridermis separa del tejido vivo. Su naturaleza varía en distintas partes de la planta, y además el aspecto de la corteza puede ser dramáticamente diferente en tallos jóvenes y en troncos viejos de la misma especie.

1) En *Lonicera tartarica*, *Vitis*, *Clematis*, *Aloysia* la corteza es anular: hay varias peridermis sucesivas aproximadamente concéntricas que alternan con capas delgadas de floema secundario con grupos densos de fibras. El ritidoma se desprende en franjas longitudinales que corresponden a los sectores fibrosos del floema secundario, la separación ocurre al nivel de las células parenquimáticas.

2) En *Betula*, el abedul, el felógeno es continuo y el floema uniforme, sin fibras; el ritidoma se desprende en láminas; en *Ceiba* las láminas son tan delgadas y suaves que los mayas y aztecas las usaban como papel.

Lonicera tartarica: transcorte

Aloysia: corteza

Betula papyrifera:ritidoma

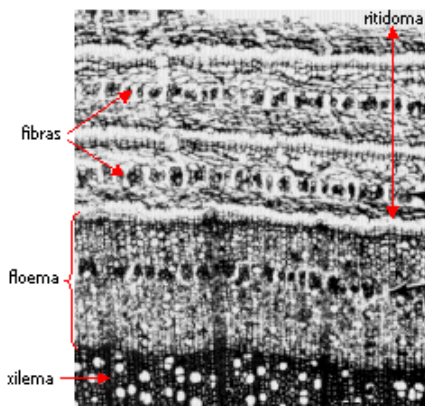


Foto de Esau 1977



Foto <http://www.mntca.org/>

3) En *Phytolacca dioica*, el ombú, el súber es grueso y agrietado en la superficie.

4) *Euonymus alatus* presenta súber alado, debido a la actividad inicialmente localizada del felógeno; *Ulmus alata*, también presenta súber alado, en este caso por rajaduras simétricas longitudinales del ritidoma en relación con la expansión despareja de sectores del tallo. En el súber alado de *Aristolochia* se notan las capas de crecimiento, debido al felógeno persistente.

5) En *Fraxinus* (fresno), *Tilia*(tilo) y *Bumelia*, la corteza es fibrosa, el floema secundario es muy esclerificado. Se forma un ritidoma fuerte que no se desprende fácilmente, y como el tronco crece en diámetro, se fisura longitudinalmente en un esquema reticulado. La superficie se desgasta gradualmente.

Aspecto externo de la corteza

Phytolacca dioica, ombú

Aristolochia

Fraxinus americana, fresno



6) Los géneros *Pinus* y *Pyrus* presentan corteza escamosa, debido a que las peridermis se desarrollan en pequeños parches y al floema secundario con pocas fibras; como consecuencia el ritidoma se desprende en pequeñas escamas. El urunday, *Astronium balansae* y el tatané, *Pithecellobium escalare*, presentan escamas gruesas y grandes.

7) En *Eucalyptus* las peridermis se forman en parches grandes; el ritidoma se desprende en porciones amplias o tiras largas, a la altura de las células parenquimáticas del floema.

8) En algunos árboles como el álamo (*Populus*), la superficie del tronco es lisa. En este caso el súber es delgado. Estos árboles tienen menor protección contra cambios bruscos de temperatura que los de súber grueso, y por eso la corteza es de colores claros, que reflejan las ondas infrarrojas. La ventaja que presentan es que durante las tormentas, el agua corre libremente sobre la superficie, se mojan menos, y tienen menor probabilidad de ser alcanzados por rayos.

Aspecto externo de la corteza

Pinus

Astronium

Eucalyptus

Populus



La naturaleza química de la corteza determina la carga de epífitas que tiene un árbol: en el género *Citrus*, el naranjo tiene epífitas, mientras el limonero no. Sobre *Quercus castanea* crecen orquídeas, bromeliáceas, musgos y líquenes; sobre *Quercus scytophylla* no crecen orquídeas, aunque sí otras epífitas; sobre *Q. magnoliaefolia* cuya corteza contiene ácidos gálico y elágico sólo crecen algunos líquenes. También pueden contener compuestos que ahuyentan o detienen a los insectos que se alimentan de la madera (Ingrouille, 1992).

19.6. Corcho comercial

El corcho comercial se obtiene de la corteza de un árbol nativo de España, Portugal y Marruecos, el alcornoque (*Quercus suber*).

El primer felógeno de este árbol es persistente, produce capas anuales de súber duro, llamado corcho bornizo o virgen. Este súber se arranca en el primer descorche, se desprende a la altura del felógeno, aproximadamente a los 35 años de vida del árbol, cuando el tronco tiene unos 60 cm de circunferencia, medida a 1,30 m del suelo.

El árbol forma un segundo felógeno más profundamente; éste origina el corcho segundo que se extrae en el segundo descorche, a los 9 o 10 años del primero.

El corcho alcanza calidad máxima a partir del 3º o 4º descorche, unos **75** años después de implantado el árbol.

Como cada felógeno dura varios años, en el corcho comercial se observan capas anuales de crecimiento, obteniéndose capas de 3-6 cm de espesor. Los crecimientos de los primeros años son mayores que los de los últimos, pero la calidad de los últimos es mejor. Un árbol permanece en producción 150 años o más (Montero & Cañelas, 1999).

Quercus suber, alcornoque



www.planfor.fr

Corteza



gecko.gc.maricopa.edu

Descorche



www.brownmillerpr.com/

Corcho comercial



www.ecohaus.com

19.7. Lenticelas

El súber es un tejido impermeable que aísla los tejidos internos. Las lenticelas son estructuras que aseguran la entrada de oxígeno, el intercambio gaseoso entre los tejidos internos y el exterior.

Son porciones de la peridermis con ordenación celular floja y menor suberificación.

Superficialmente, su forma es lenticular, pueden ser longitudinales, como en *Ligustrum*, o transversales como en *Betula*, hasta de más de 1 cm de longitud.

Ubicación. Las lenticelas se encuentran en ramas jóvenes, en raíces pueden disponerse por pares, una a cada lado de las raíces laterales. También en algunos frutos como la manzana y la palta.

En las cortezas lisas como la de *Rapanea*, sobresalen como una masa de células sueltas que

aparecen por fisuras de la peridermis; en las de ritidoma escamoso se desarrollan en la superficie que queda descubierta a la caída de las escamas; en los ritidomas en surcos se encuentran en el fondo de las fisuras. En los tejidos suberosos masivos se continúan a través de todo el tejido. En el corcho comercial, las lenticelas se observan en corte transversal o corte radial como largos canales rellenos de polvo parduzco.

Lenticelas

Ligustrum, rama



Rapanea, canelón: corteza



Betula, abedul: corteza



Malus sylvestris, manzana: fruta y detalle



www.consult-eco.ndirect.co.uk

Foto de <http://res2.agr.ca>

Origen. En las peridermis iniciadas en capas subepidérmicas, las primeras lenticelas se forman con frecuencia debajo de los estomas. Las células parenquimáticas que rodean la cámara subestomática se dividen activamente y forman el felógeno de la lenticela, que produce felodermis hacia adentro y células de relleno hacia afuera. Estas últimas se acumulan en cantidad, rompen la epidermis y sobresalen hacia afuera.

Muchas veces las lenticelas se forman antes de que se inicie el desarrollo de la peridermis, como ocurre en los tallos de *Aristolochia* y *Menispermum*. Las manzanas presentan lenticelas, pero el fruto está protegido por epidermis, nunca forma una peridermis.

Sambucus: inicio de una lenticela

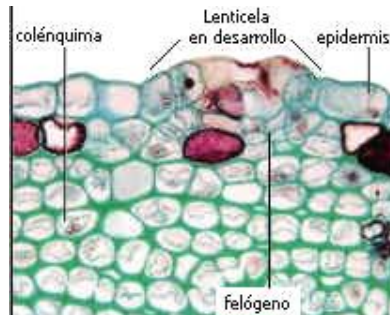


Foto de Raven 2003

Lenticela madura



<http://botit.botany.wisc.edu>

En otros casos las lenticelas son independientes de los estomas, igual que en las peridermis iniciadas en capas profundas del tallo; una porción del felógeno deja de producir súber, y forma tejido de relleno hacia afuera, como en *Hedera helix*

Menispermum canadensis, lenticela formada antes que la peridermis

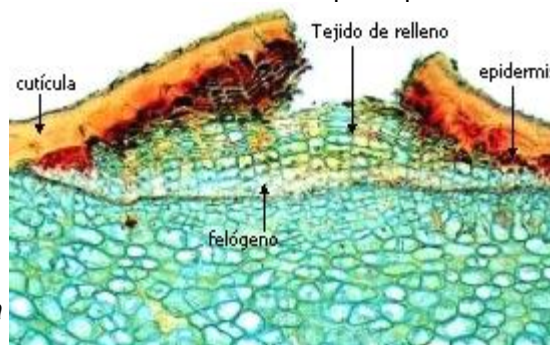


Foto <http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/crang/>

Hedera helix, hiedra: lenticela



Foto de Mauseth weblab

Gimnospermas. El tejido de relleno de las lenticelas es similar al súber, son células alargadas radialmente, con espacios intercelulares y paredes delgadas.

Eudicotiledóneas. Las lenticelas de las eudicotiledóneas pueden ser de tres tipos:

1) Sin capa de cierre, el tejido de relleno está formado por células suberizadas, bastante compactas, con espacios intercelulares. Pueden tener capas anuales de crecimiento. Ejemplos: *Persea*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Salix*.

2) Con una capa de cierre. Esta capa, suberizada, se forma al final de la estación; el tejido de relleno está formado por una masa laxa de células. Ejemplos: *Fraxinus*, *Quercus*, *Tilia*, *Sambucus*.



<http://botweb.uwsp.edu/Anatomy/images/>

3) Con varias capas de cierre. Dichas capas, producidas anualmente, son suberizadas, y alternan con tejido laxo no suberizado. Las capas de cierre pueden tener una a varias células de espesor, y sujetan el tejido de relleno, de varias células de espesor. Ejemplos: *Betula*, *Fagus*, *Prunus*, *Robinia*. Son las lenticelas más especializadas.

Prunus: lenticela con varias capas de cierre



Esquema de Fahn 1990

Tejido protector en Pteridofitas

Las Pteridofitas que viven varios años no desarrollan un tejido secundario de protección, pero la epidermis del tallo se esclerifica. Los helechos arborescentes presentan el tallo cubierto por las bases de las frondes persistentes, o por pelos o escamas densas; en las Cyatheaceae el tronco se encuentra cubierto por un denso manto de raíces adventicias, de las cuales sólo las inferiores llegan al suelo (Ingrouille, 1992).

19.8. Crecimiento secundario atípico

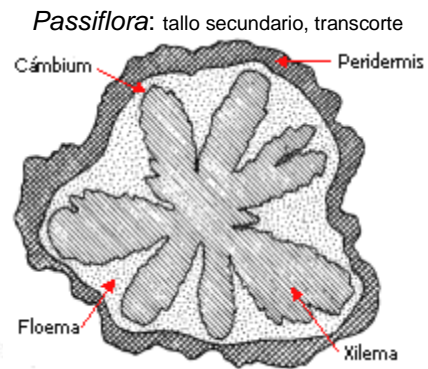
En muchas plantas la estructura del tallo es atípica, y la misma puede desarrollarse a partir del tipo común de cámbium vascular, o a partir de cámbiums nuevos

TIPOS DESARROLLADOS A PARTIR DEL TIPO COMÚN DE CAMBIUM

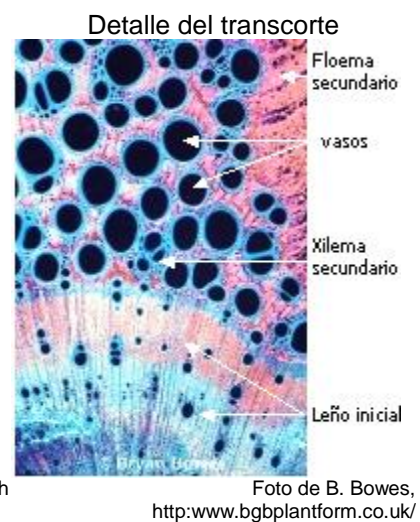
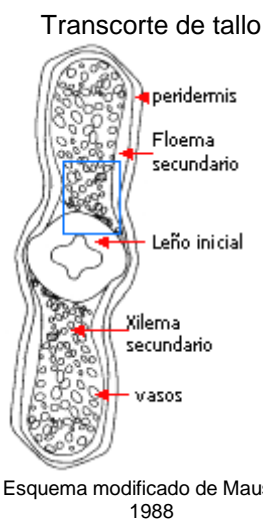
Hay varias alternativas:

Muerte de porciones de cámbium: ocurre en plantas del desierto, de suelos pobres y rocosos como por ejemplo *Artemisia* y *Fumana thymifolia*. Porciones del cilindro de cámbium mueren por falta de agua, y las restantes sobreviven y permanecen activas durante años formando arcos de tejidos secundarios. El resultado es un leño extremadamente irregular (Mauseth, 1988).

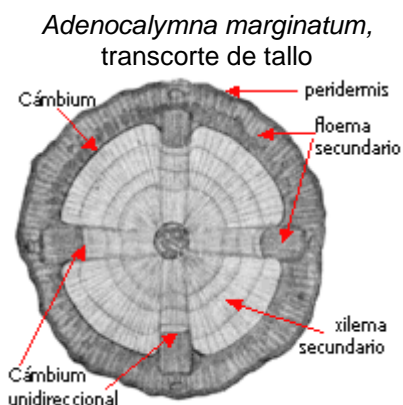
Funcionamiento desigual del cámbium: En *Passiflora* ciertas porciones del cámbium producen gran cantidad de xilema, y otras gran cantidad de floema; el resultado es un masa central de xilema muy irregular y el cámbium adquiere forma más o menos estrellada (Mauseth, 1988).



En lianas del género *Bauhinia*, la escalera de mono, inicialmente la actividad del cámbium es normal, pero muy pronto el meristema se vuelve menos activo en dos regiones opuestas, en las que forma células muy pequeñas. En cambio en las regiones alternas es muy activo y origina grandes vasos. El resultado es un vástago plano, acintado, con buena conductividad y muy flexible.



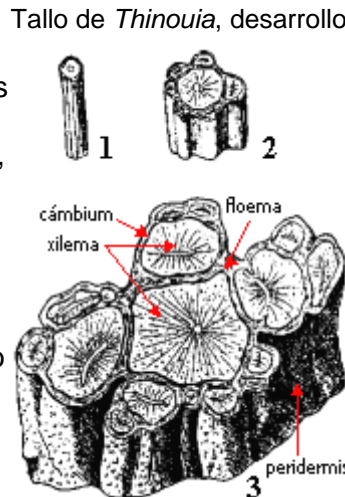
Porciones de cámbium unidireccional. En muchas lianas de la familia Bignoniaceae (*Adenocalymna*, *Clytostoma*, *Arrabidaea*, *Macfadyena*, *Pyrostegia*) el cámbium durante los primeros años de actividad funciona normalmente, y después, determinadas porciones se vuelven unidireccionales: cesan de producir xilema hacia adentro y forman solamente floema hacia afuera. Después de varios años, el cámbium queda fraccionado en varias bandas situadas a diferente nivel en el tallo. En el caso de *Adenocalymna* y *Macfadyena*, el xilema muestra cuatro lóbulos, y en concordancia, el floema secundario presenta cuatro cuñas de mayor profundidad. En el género *Clytostoma* se forman 8 cuñas de floema.



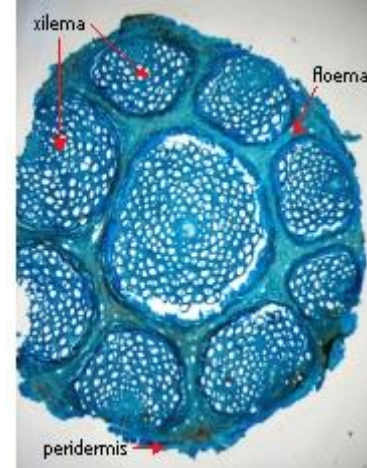
TIPOS QUE PRESENTAN CÁMBIUMS NUEVOS

Localización anormal del cámbium. Se presenta en diversas Sapindáceas trepadoras (*Paullinia*, *Serjania*, *Thinouia*).

Alrededor del primer anillo de tejidos vasculares formado (1), aparecen varios cámbiums supernumerarios, cada uno de los cuales formará un cordón de xilema bordeado de floema (2); alrededor de estos cordones también pueden aparecer otros cámbiums que repiten el proceso. El resultado es que el tallo parece un conjunto de tallos concrecentes (3), unidos entre sí por la corteza común.



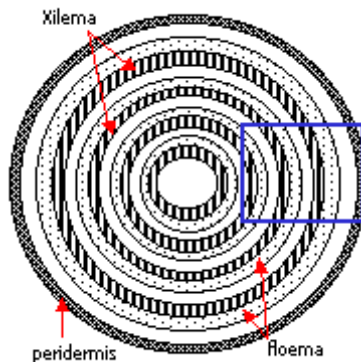
Serjania, transcorte de tallo



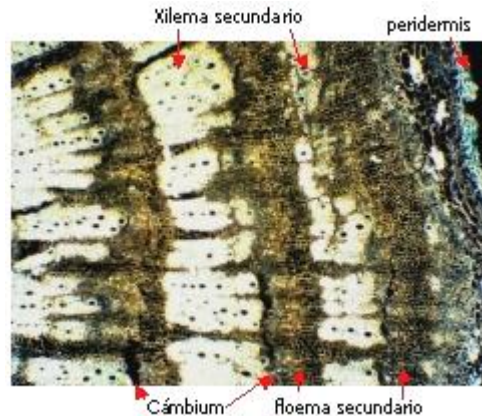
Dibujos de Radlkofer (Gola 1959)

Cámbiums sucesivos. En muchas familias (Verbenaceae, Convolvulaceae, Nyctaginaceae, Amaranthaceae, Loganiaceae, Chenopodiaceae) el cámbium tiene una vida limitada, produce xilema y floema y deja de funcionar. A partir de las células parenquimáticas que se encuentran por fuera del floema secundario se diferencia un nuevo cámbium, cilíndrico y bidireccional, que repite el proceso. De esta manera, en un corte de tallo de varios años, se encuentran varias capas concéntricas de xilema y floema.

Beta vulgaris, esquema de tallo



Beta vulgaris, detalle del transcorte

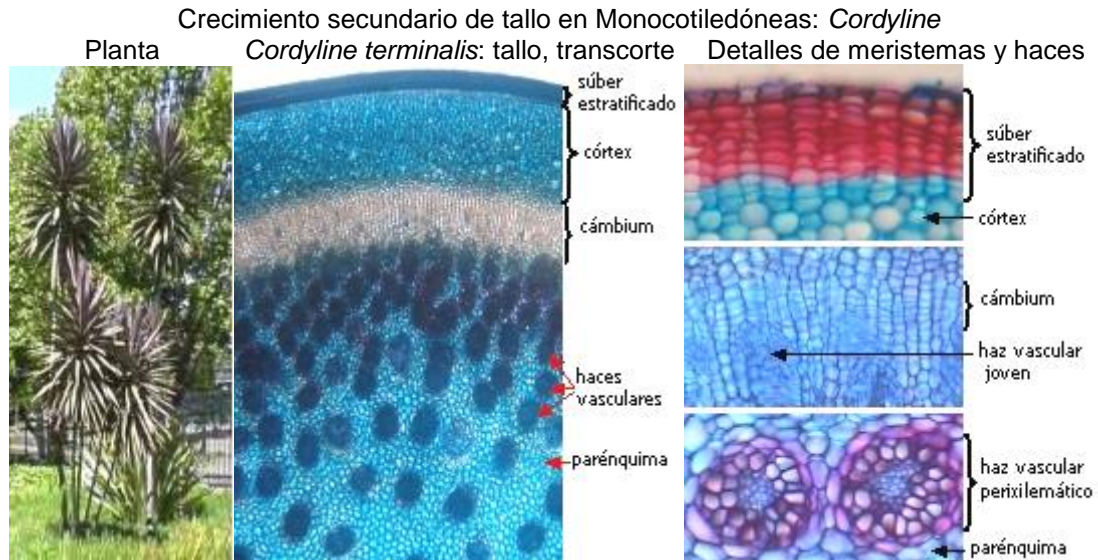


<http://www.dipbot.unict.it/tavole/index.html>

En *Bougainvillea spectabilis* los haces primarios son abiertos, pero el cámbium no se forma a partir del cámbium fascicular, se origina por fuera de los haces formando un cilindro continuo que produce haces vasculares y tejido conjuntivo. Esta planta presenta cámbiums sucesivos y bidireccionales, pero no cilíndricos, sino en bandas, razón por la cual los tejidos vasculares no forman anillos en el transcorte.

CRECIMIENTO SECUNDARIO EN MONOCOTILEDONEAS

En algunas Monocotiledóneas como *Agave*, *Aloe*, *Cordyline*, *Dracaena*, *Sansevieria*, *Yucca* existe un "cámbium" diferente al de Gimnospermas y Eudicotiledóneas. Está ubicado por debajo del meristema de engrosamiento primario, se forma a partir del parénquima cortical y por fuera de los haces vasculares primarios. Este "cámbium" hacia afuera produce parénquima secundario, hacia adentro hacecillos colaterales o concéntricos perixilemáticos y parénquima, que frecuentemente se diferencia en tejido conjuntivo con paredes gruesas, lignificadas o no.



En las Monocotiledóneas muy raramente se forma una peridermis igual a la de las Eudicotiledóneas: *Aloe*, *Cocos*, *Roystonea* (Esau, 1977). En muchas plantas herbáceas, como por ejemplo en especies de Gramineae, Juncaceae, Typhaceae, la epidermis es permanente, cuando ésta se rompe, las capas subyacentes se suberizan y esclerifican.

En especies perennes hay diversos tipos de tejidos protectores. En Palmae y otras Monocotiledóneas leñosas el parénquima fundamental se esclerifica, en algunas Gramineae se suberifica.

En algunos géneros como *Yucca*, *Cordyline* y *Dracaena*, se forma, por divisiones periclinales reiteradas de células parenquimáticas, un tejido protector cuyas células se suberizan. Se lo denomina **sùber estratificado**, nombre debido al aspecto que presenta en corte transversal. Se puede desprender en capas análogas al ritidoma de las Eudicotiledóneas.

Bibliografía

- Crang R. & Vassilyev A.** Plant Anatomy. <http://www.mhhe.com/biosci/pae/botany/crang/>
- Esau K.** 1972. Anatomía vegetal. Ed.Omega, S.A. Barcelona.
- Esau K.** 1977. Anatomy of seed plants. 2nd ed. John Wiley & sons, New York.
- Gola G., Negri G. & Cappelletti C.** 1959. Tratado de Botánica. Ed. Labor, Barcelona.
- Fahn A.** 1990. Plant Anatomy 4th ed. Pergamon Press.
- Ingrouille M.** 1992. Diversity and evolution of land plants. Chapman & Hall. Londres.
- Mauseth J.D.** Plant Anatomy Laboratory. Micrographs of plant cells and tissues, with explanatory text. <http://www.sbs.utexas.edu/mauseth/weblab/>
- Mauseth J.D.** 1988. Plant Anatomy. Benjamin/Cummings Co. Inc. Menlo Park, CA.
- Montero G. & Cañellas I.** 1999. Manual de reforestación y cultivo de alcornoque (*Quercus suber* L.). Instituto Nac.Invest.Tecnolog.Agraria y Alimentaria (INIA). Madrid. 103 págs.
- Raven P.H., Evert R.F. & Eichhorn S.E.** 2003. Biology of Plants. Sixth Ed. Freeman and Co. Worth Pub. New York.
- Rost T.L., Barbour M.G., Thornton R.M., Weier T.E., Stocking C.R.** 1979. Botany. A Brief Introduction To Plant Biology. John Wiley & Sons. New York.
- Schulte, P.** Atlas of Plant Anatomy.
<http://www.unlv.edu/Colleges/Sciences/Biology/Schulte/Anatomy/>