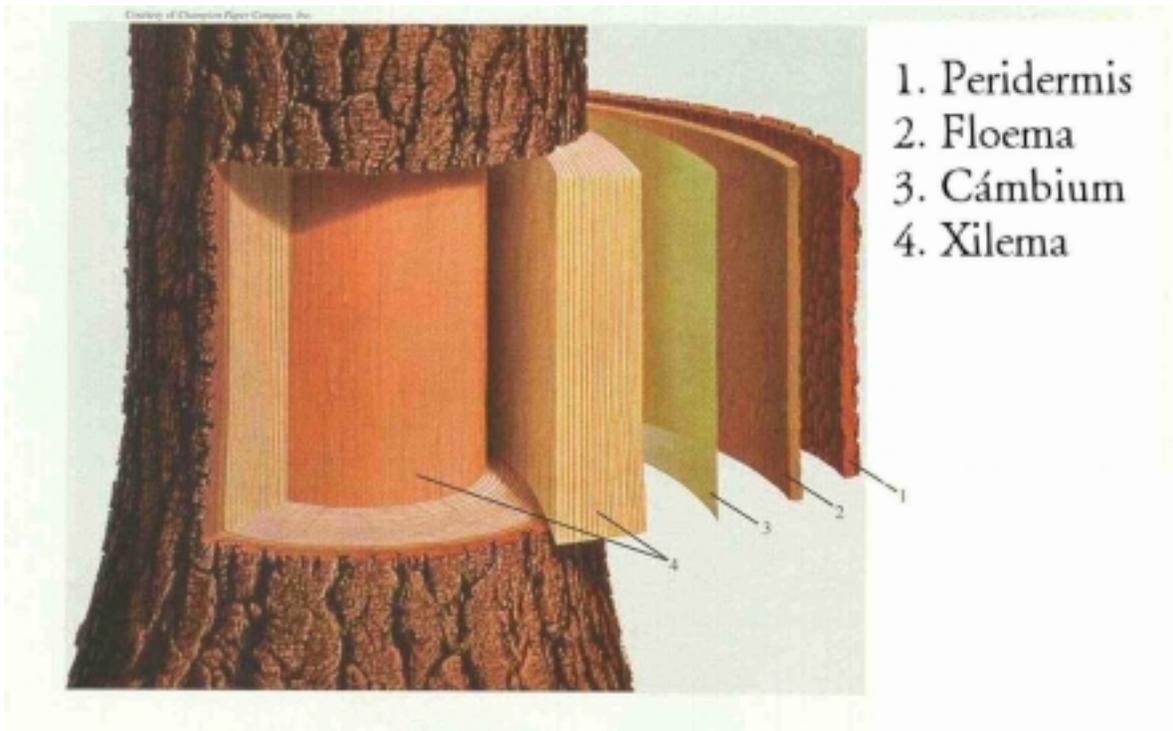


UNIVERSIDAD DE LOS ANDES
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y AMBIENTALES
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL
DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA
CÁTEDRA DE ANATOMÍA DE MADERAS

Crecimiento del Árbol. Tejidos del Tallo Adulto



Prof. Williams J. León H.

Mérida, Venezuela
2001

INDICE

Crecimiento del Árbol	1
Crecimiento Primario. Meristema Apical	2
Tejidos Permanentes Primarios	4
Epidermis	4
Cortex	5
Tejido Vascular: Floema y Xilema Primario	5
Crecimiento Secundario: Cambium Vascular y Cambium Cortical	6
Origen del Cambium Vascular	6
Estructura del Cambium Vascular	7
Divisiones de las Células Iniciales Cambiales	8
Actividad Estacional del Cambium Vascular	10
Cambium Cortical o Felógeno	10
Tejidos del Tallo Adulto	12
Médula	13
Xilema Secundario	13
Corteza	15
Corteza Viva	15
Corteza Muerta	16
Crecimiento Secundario en Monocotiledóneas	16
Bibliografía	17

-Crecimiento del árbol:

El árbol, al igual que todo organismo vivo, experimenta procesos de crecimiento los cuales permiten el incremento dimensional de los mismos. Este crecimiento se produce en zonas especializadas que reciben el nombre de meristemas. Wheeler (1999) define a los meristemas como regiones en donde se producen nuevas células, durante toda la vida de la planta, a través de procesos de división. Las células originadas por la división de las células meristemáticas sufrirán un proceso de diferenciación hasta transformarse en diferentes tipos de células. De este modo, los tejidos se diferencian como grupos de células organizadas estructural y funcionalmente (González, Aguirre y Raisman 2000). Todos aquellos tejidos constituidos por células que poseen capacidad de división reciben el nombre de *tejidos meristemáticos*, mientras que aquellos tejidos constituidos por células diferenciadas, que no tienen capacidad de división, son conocidos con el nombre de *tejidos permanentes*. El meristema apical, cambium vascular y felógeno son ejemplos de tejidos meristemáticos; mientras que el tejido de soporte, conducción y almacenamiento del tallo son ejemplos de tejidos permanentes.

En el árbol se pueden distinguir diferentes tipos de **tejidos meristemáticos** y éstos se pueden clasificar de acuerdo a varios criterios:

a)Según su posición:

- Meristema apical: se encuentra ubicado en el ápice de un órgano.
- Meristema lateral: se ubica en la periferia de un órgano.
- Meristema intercalar: meristemas localizados entre los tejidos que él mismo produce.

b)Según su origen:

- Meristema primario: proviene directamente de células que nunca han perdido su capacidad de división.
- Meristema secundario: se origina a partir de células diferenciadas que nuevamente adquieren su capacidad de división.

Histológicamente, el tejido meristemático se encuentra constituido por células de paredes primarias delgadas, con citoplasma denso y núcleo grande (González, Aguirre y Raisman 2000).

Los meristemas permiten que se produzca el crecimiento del árbol en sentido longitudinal y diametral. El *crecimiento longitudinal*, también llamado crecimiento primario, se produce por la acción del meristema apical; mientras que el *crecimiento diametral o en grosor*,

también denominado crecimiento secundario, se produce por divisiones que ocurren en el cambium vascular y, en menor proporción, en el cambium cortical.

Crecimiento Primario. Meristema Apical:

El crecimiento primario es un crecimiento de tipo longitudinal y se origina como consecuencia de la producción de nuevas células en la zona correspondiente al meristema apical (Wheeler 1999). Este meristema se encuentra en el ápice de tallo, ramas y raíces (Sengbusch 2000) y, a través de procesos de división celular, va a formar tejidos meristemáticos primarios (Figura 1, 2).

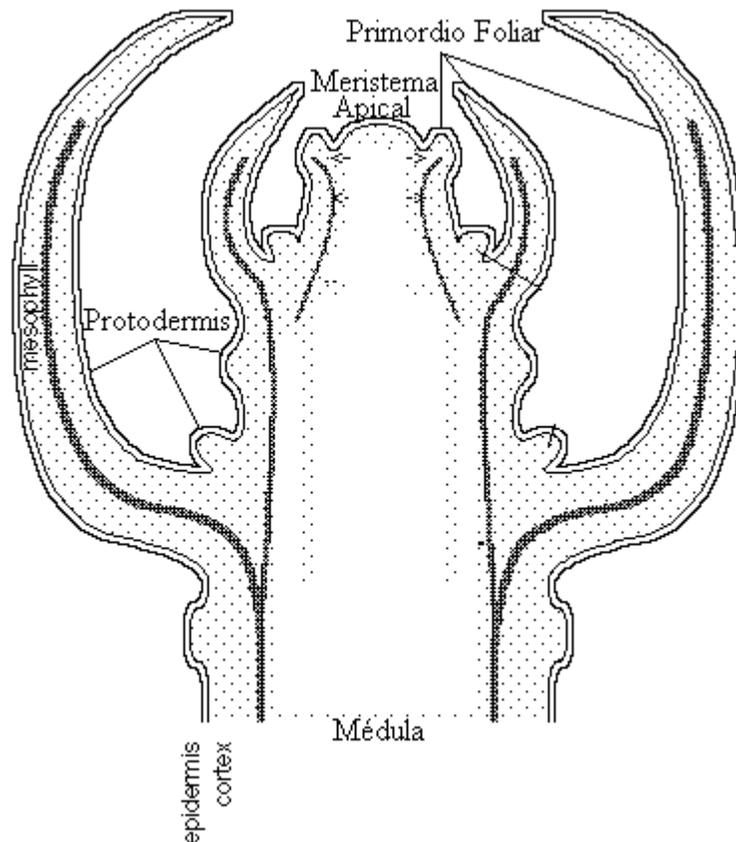


Figura 1: Representación esquemática del meristema apical (Koning 2000).

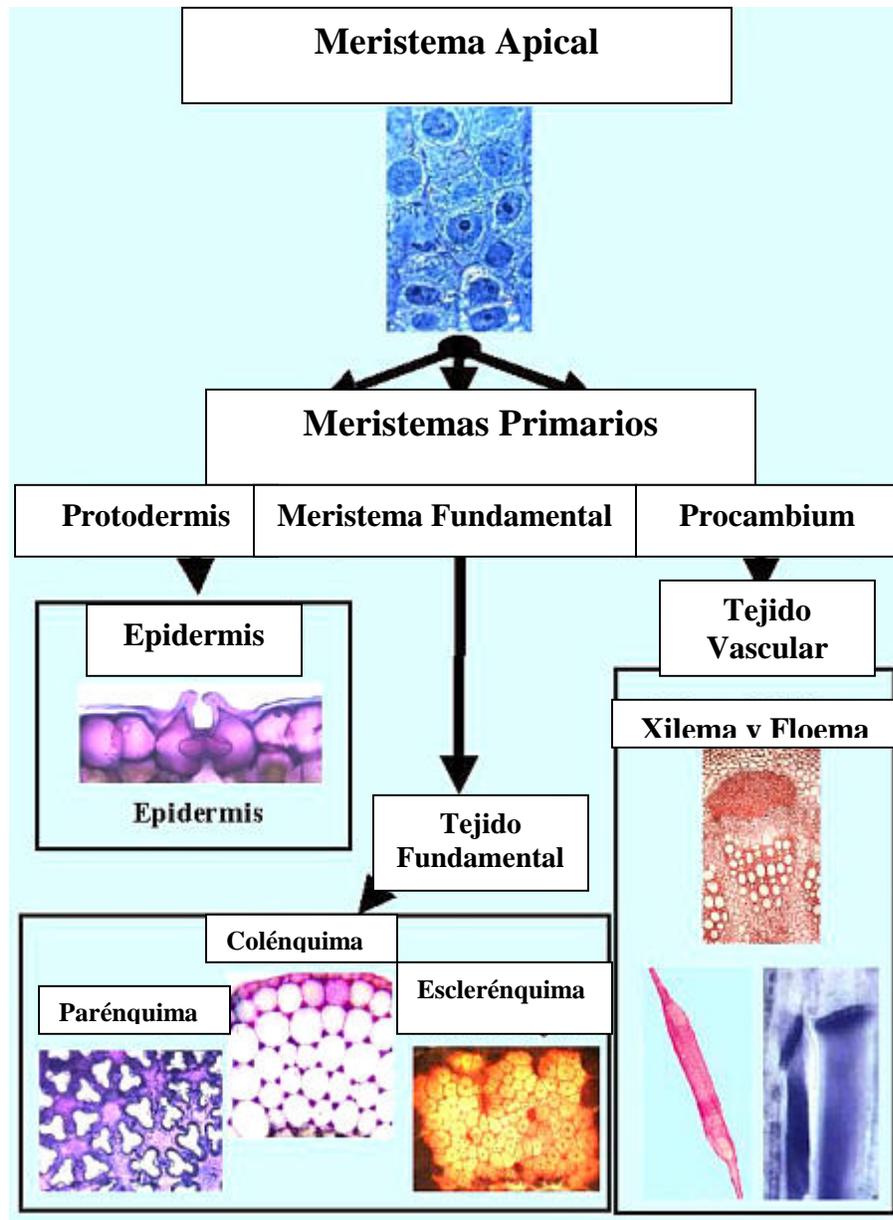


Figura 2: Meristemas primarios y tejidos derivados (Webb 2000).

La zona correspondiente al meristema apical esta constituida por dos áreas principales (Volkwyn 1998):

a) Promeristema: zona constituida por células las cuales se dividen por procesos de mitosis para dar origen a los tejidos meristemáticos primarios.

b) Tejidos meristemáticos primarios: zonas donde se producen divisiones celulares para dar origen a tejidos permanentes primarios. Cada meristema primario va a dar origen a un tejido primario en particular y de acuerdo a ello se tiene lo siguiente:

b.1) Protodermis: meristema primario que va a dar origen a la epidermis.

b.2) Meristema fundamental: meristema primario que va a dar origen al córtex.

b.3) Procambium: meristema primario a partir del cual se forma el tejido vascular primario (xilema y floema primario).

La protodermis es una capa que se desarrolla sobre la superficie del ápice y sólo se divide en sentido anticlinal, es decir, perpendicular a la superficie (Webb 2000). A través de la división de este meristema primario se origina la *epidermis*, la cual cumple las siguientes funciones en el cuerpo primario de la planta: protección contra agentes químicos y físicos externos y contra la desecación, además de permitir el intercambio gaseoso, secreción de compuestos metabólicos y absorción de agua.

El procambium es el meristema primario que se encarga de la producción del tejido vascular: xilema y floema primario. Las células procambiales se encuentran incluidas dentro de los haces o manojos vasculares (Sengbusch 2000).

A partir del meristema fundamental se origina la región medular y el córtex, estos tejidos primarios pueden retener y recuperar su capacidad de división por procesos de mitosis (González, Aguirre y Raisman 2000).

Tejidos permanentes primarios:

En una sección transversal de un tallo que sólo ha experimentado crecimiento primario se pueden distinguir los siguientes tejidos: médula, xilema primario, floema primario, córtex y epidermis.

Epidermis:

Tejido que cubre todo el cuerpo de la planta y es el encargado de proporcionarle protección contra agentes externos y permitir el intercambio de gases y humedad con el medio externo. Según González, Aguirre y Raisman (2000) es un tejido formado por una sola capa de células, aunque algunas plantas pueden presentar epidermis formadas por varias capas de células las cuales reciben el nombre epidermis pluriestratificadas.

En general, la epidermis es un tejido altamente especializado por desempeñar función de protección e interrelación con el medio ambiente. Esta formada, generalmente, por una sola capa de células con formas prismáticas, poliédricas o irregulares, no presentan espacios intercelulares; la pared celular externa de las células epidérmicas se encuentra engrosada, mientras que las paredes laterales y ventrales permanecen delgadas; las más externas

producen cutina (Anónimo 2001). Es un tejido permanente primario que proviene de las divisiones que ocurren en la protodermis.

La epidermis del tallo es muy similar a la que se encuentra en las hojas; esta cubierta por una capa cerosa llamada cutina y puede desarrollar tricomas. En la epidermis del tallo joven también se observan aberturas que reciben el nombre de estomas y se encargan de regular y permitir el intercambio gaseoso con el medio ambiente. Cada estoma posee dos células que se encargan de controlar la apertura y cierre del mismo (Cocks 2000).

Córtex:

Es un tejido fundamental que se encuentra ubicado entre el tejido vascular y la epidermis. Esta constituido, principalmente, por células parenquimáticas (Córtes 1980). Usualmente el córtex se caracteriza por ser estrecho, desarrollando pocos mm de espesor, sin embargo en los tallos herbáceos de muchas monocotiledóneas puede ser muy grueso. En la mayoría de las dicotiledóneas el córtex es delgado (Mauseth 1989). Algunas veces se diferencia el córtex primario, el cual se sitúa bajo la epidermis, y córtex secundario, situado bajo la peridermis (Torres 2000).

Tejido Vascular: Floema y Xilema primario:

El tejido vascular esta constituido por diferentes tipos de células las cuales transportan agua y moléculas orgánicas y no orgánicas. En el cuerpo primario de la planta, el tejido vascular se encuentra agrupado en estructuras que reciben el nombre de haces vasculares. El arreglo de los haces vasculares difiere entre las monocotiledóneas y dicotiledóneas. En el caso de las plantas leñosas, del grupo de las dicotiledóneas, los haces vasculares se encuentran arreglados en un patrón en el cual forman un circulo alrededor de la médula y hacia el lado externo de éstos se encuentra el córtex (Cocks 2000). Cada haz vascular se encuentra constituido por una porción de xilema y floema y dichas porciones se encuentran separadas entre si por el tejido meristemático del cual se originan: el procambium (Figura 3). Esto indica que el procambium, además de ser un meristema de tipo primario, también se puede clasificar como un meristema intercalar.

El xilema primario va a ser el encargado de la conducción de agua y sales minerales, absorbidas a través de la raíz, hacia las partes superiores de la planta; mientras que el floema primario va a encargarse de la conducción de sustancias elaboradas. Estos van a actuar durante la fase de crecimiento primario.

El primer xilema que se diferencia a partir del procambium recibe el nombre de *protoxilema*; mientras que el que se diferencia posteriormente es denominado *metaxilema*. Similar clasificación se aplica al floema primario y, en base a los mismos criterios, se puede hablar de *protofloema* y *metafloema* (Cocks 2000).

Crecimiento Secundario. Cambium Vascular y Cambium Cortical:

Cambium Vascular:

El crecimiento secundario es el incremento en diámetro o grosor del tallo, ramas y raíces de las plantas y comienza con la formación del cambium vascular. El cambium vascular es un meristema de tipo lateral e intercalar y, normalmente, forma una capa continua localizada periféricamente desde el ápice hasta la raíz.

Origen del cambium vascular: la formación del cambium vascular se inicia al final del crecimiento primario. Las primeras porciones del cambium aparecen en los haces vasculares, entre el xilema y floema primario (Peichoto, González y Raisman 2000).

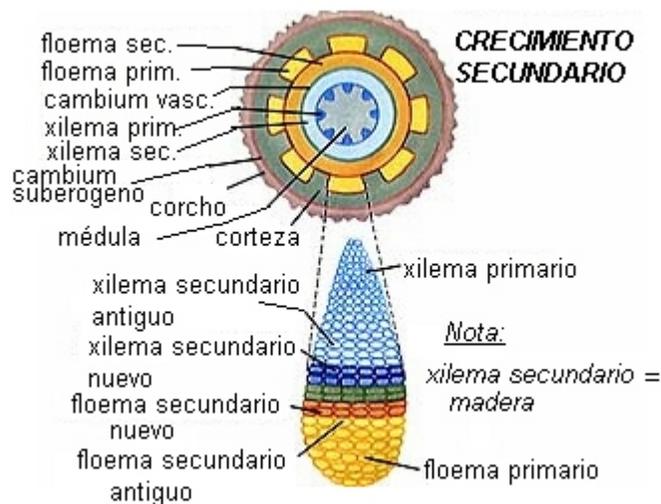


Figura 3: Inicio del crecimiento secundario con la formación del cambium vascular (Peichoto, González y Raisman 2000).

El cambium de cada uno de los haces vasculares se conecta entre sí formando un cilindro vascular alrededor de la planta, para así comenzar a formar xilema secundario hacia el lado interno del cambium y floema secundario hacia el lado externo (Peichoto, González y Raisman 2000). El cambium que se origina a partir de las porciones de procambium recibe el nombre de *cambium fascicular*. Las porciones restantes del cambium vascular se originan a través de la división de células parenquimáticas que se encuentran

entre los diferentes haces vasculares, garantizando de esta forma la continuidad de la circunferencia cambial. Este último tipo de cambium recibe el nombre de *cambium interfascicular* (Figura 4).

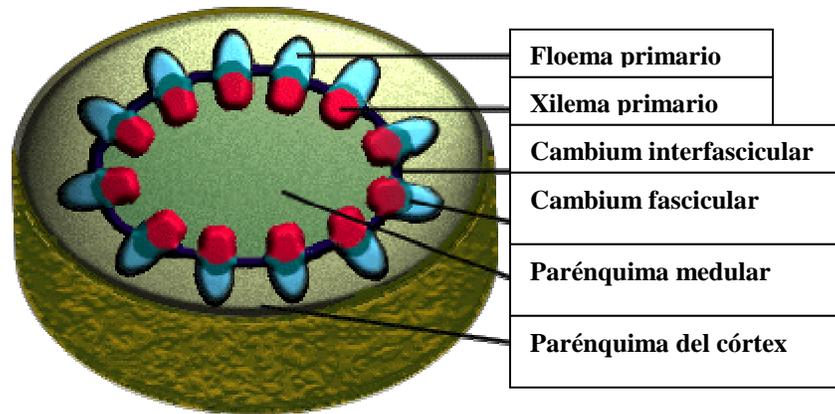


Figura N° 4: Formación del cambium vascular (Cocks 2000).

En la etapa de crecimiento primario, en algunas plantas, no todo el procambium se va a transformar en xilema y floema primario; sino que va a quedar una porción sin diferenciarse la cual va a recibir el nombre de *procambium residual*. Dicha porción tiene un ancho de 2-4 células y mantiene su actividad meristemática y este procambium se va a transformar en cambium vascular cuando comience la etapa de crecimiento secundario y va a formar parte del llamado cambium fascicular. El resto de la porción cambial se origina, principalmente, a partir de los radios medulares ubicados entre los haces vasculares: una banda parenquimática de 2-4 células de ancho recupera su capacidad de división y el tejido meristemático formado pasa a ser la porción de cambium interfascicular.

Estructura del Cambium Vascular: las células del cambium reciben el nombre de *células iniciales* ya que a partir de ellas se van a formar células diferenciadas y especializadas en una función específica. Estas células iniciales pueden ser de dos tipos (Sengbusch 2000):

a) Iniciales Fusiformes: son las células cambiales que van a dar origen a todas las células xilemáticas y floemáticas orientadas en sentido paralelo al eje del órgano donde se encuentran. Son células alargadas, de extremos agudos y altamente vacuoladas.

b) Iniciales Radiales: son las células encargadas de dar origen a todas las células orientadas transversalmente. Son células pequeñas, aproximadamente isodiamétricas; se originan a partir de las células iniciales fusiformes.

Divisiones de las células iniciales cambiales: en las células cambiales se producen dos tipos de divisiones: una para producir xilema y floema secundario y otra para incrementar la circunferencia cambial (Figura 5).

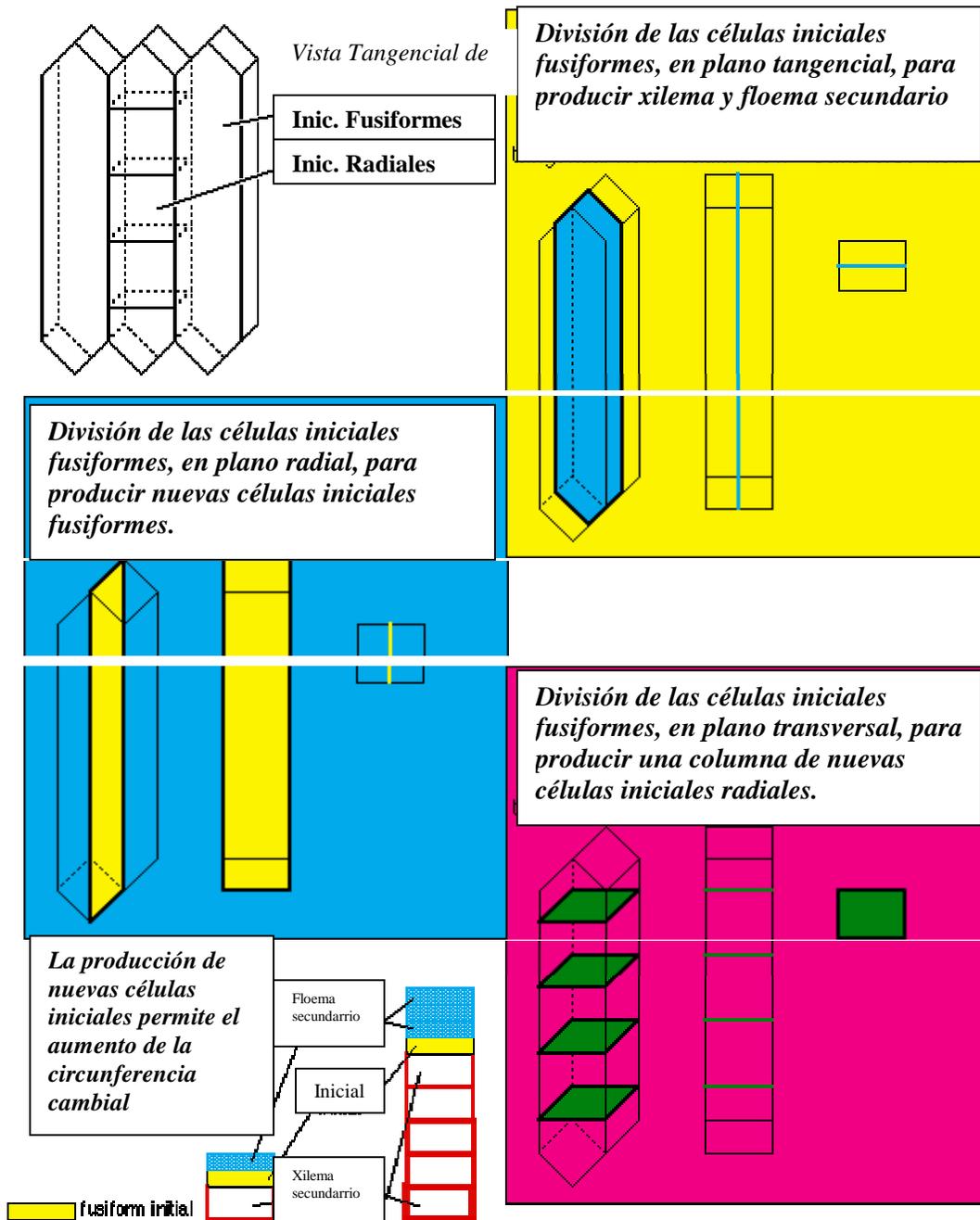


Figura 5: Actividad Cambial (Koning 2000).

Las divisiones de las células cambiales son de tipo aditivas, es decir, divisiones que permiten la formación de nuevo xilema y floema secundario. Usualmente se forman 4-6 células xilemáticas por cada célula floemática. Además, también existen las divisiones multiplicativas que permiten añadir nuevas células iniciales al cambium (Wheeler 1999). El primer tipo de división es responsable del incremento en diámetro o grosor del tallo, mientras que el segundo es el responsable del incremento de la circunferencia cambial de manera que mantenga su continuidad a medida que se produce el incremento diametral del tallo.

Las divisiones aditivas se producen en sentido periclinal, es decir, perpendicular a la dirección radial; mientras que las divisiones multiplicativas son en sentido anticlinal, es decir, en dirección radial.

Las divisiones de las células iniciales fusiformes en sentido periclinal o tangencial permite que las células que se diferencien hacia el lado interno del cambium se transformen en células de naturaleza xilemática mientras que las que se dividen hacia el lado externo se transforman en elementos floemáticos. Las células progenitoras de las iniciales están organizadas en filas radiales, lo cual permite su fácil diferenciación con respecto a las células derivadas (Figura 6). El incremento circunferencial es compensado mediante las divisiones anticlinales que ocurren a intervalos regulares (Sengbush 2000).

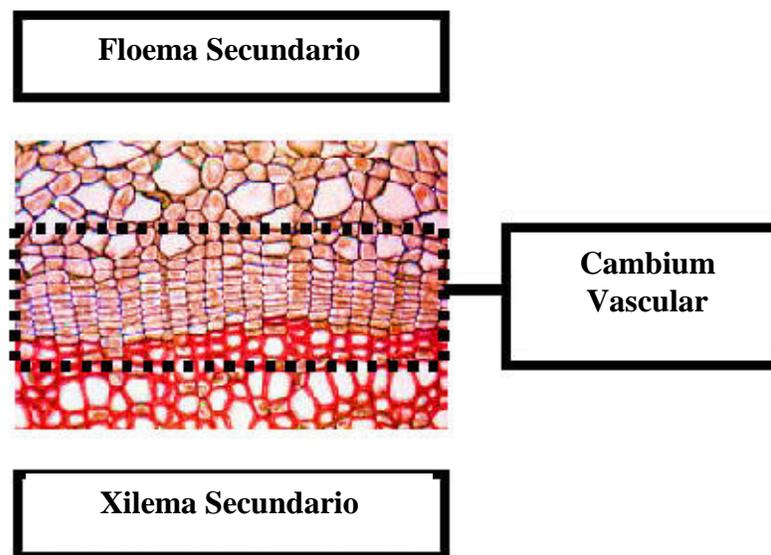


Figura 6: Ubicación del cambium vascular entre las porciones de xilema y floema secundario (Webb 2000).

A medida que se produce el incremento diametral del tallo, el número de células iniciales del cambium también aumenta y con esto se garantiza la continuidad de la circunferencia cambial (Ott-Reeves 2000).

Actividad Estacional del Cambium Vascular: las divisiones de las células cambiales se producen cuando existen condiciones favorables para el proceso de crecimiento. Estas condiciones se refieren, principalmente, a la disponibilidad de humedad y temperaturas adecuadas para el inicio de los procesos fisiológicos de la planta. En la zona templada, el período de crecimiento corresponde a la época de primavera mientras que en la zona tropical es en el período de lluvia. Con la llegada de el invierno (zona templada) o la sequía (zona tropical) se minimizan las condiciones favorables al proceso de crecimiento y el cambium cesa su actividad y con ello se detiene el proceso de crecimiento.

Cambium Cortical o Felógeno:

El *cambium cortical* o *felógeno* es un meristema secundario y lateral que se encarga de producir el tejido que va a sustituir a la epidermis en el cuerpo secundario de la planta. Por lo general, las divisiones que ocurren en esta zona meristemática se producen hacia el lado externo, aunque también se pueden producir divisiones hacia el lado interno para dar origen a la *felodermis* (Sengbush 2000). En general, el felógeno es un meristema lateral secundario que origina suber o felema hacia fuera y felodermis hacia adentro (González, Aguirre y Raisman 2000). Todo el conjunto formado por el cambium cortical, felodermis y felema recibe el nombre de *Peridermis*.

En las primeras etapas de crecimiento secundario, el incremento diametral del tallo como consecuencia de la actividad del cambium vascular produce el rompimiento de la capa protectora inicial del tallo: la epidermis. Es necesario que se desarrolle una nueva capa protectora, hacia el lado externo del floema, que se encargue de darle protección a los tejidos ubicados hacia el lado interno y allí ocurre la formación del cambium cortical (Muth 2000). El origen de este tejido meristemático a través de células epidérmicas o de células parenquimáticas que se ubican por debajo de la peridermis ya formada y esto permite distinguir entre *cambium cortical primario* y *cambium cortical secundario* lo cual indica que durante toda la vida de la planta se pueden formar varios felógenos los cuales se pueden mantener activos durante uno o varios años y esa actividad, al igual que la del cambium vascular, va a estar influida por factores externos (Sengbusch 2000). Con la continuación del crecimiento secundario, el primer felógeno es remplazado por uno nuevo, formado hacia el lado interior del primero. Para formar estos siguientes felógenos, las

células parenquimáticas del floema secundario adquieren nuevamente su capacidad meristemática (González y Raisman 2000).

En un tallo joven la capa de células del córtex que se encuentran inmediatamente por debajo de la epidermis recuperan su actividad meristemática o capacidad de división y allí surge el *cambium cortical primario*. En este caso se forma una capa simple de células parenquimáticas hacia el lado interno (felodermis) y numerosas capas de células de corcho (suber, felema o corcho) hacia el lado externo (Figura 7). En las paredes celulares de las células de corcho se deposita suberina lo cual le confiere una alta resistencia ante la pérdida de agua. La epidermis se rompe ante la presión ejercida por las nuevas células que se están formando y se desprende (Cocks 2000).

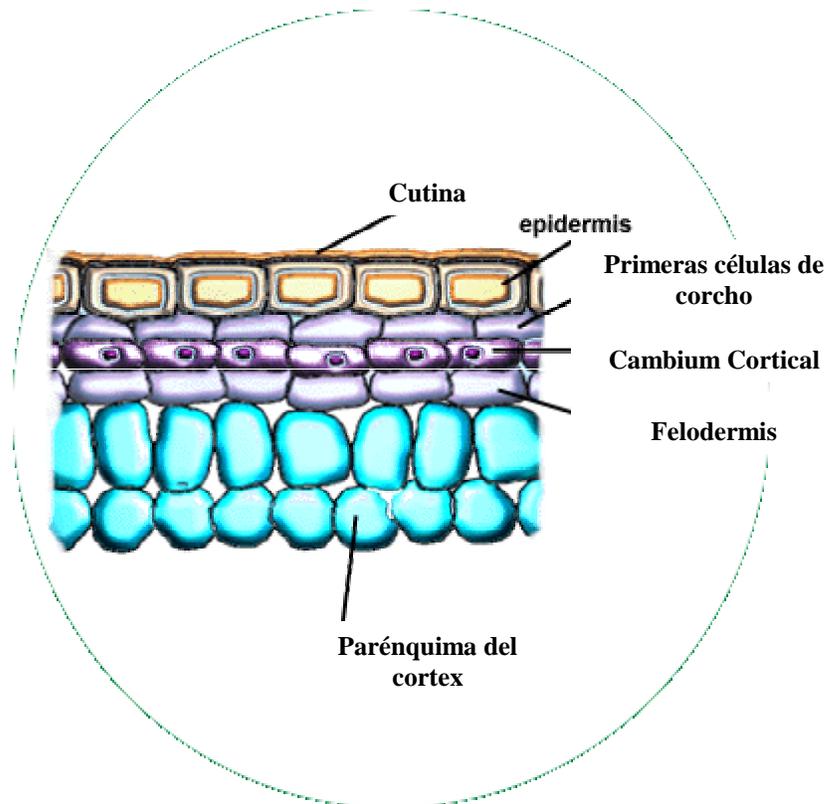


Figura 7: Formación del cambium cortical (Cocks 2000).

En general, el felógeno puede originarse a partir de las células vivas de la epidermis o de células parenquimáticas o colenquimáticas que se encuentran debajo de la epidermis. Estas células se desdiferencian, es decir que retoman la actividad meristemática; para ello

pierden sus vacuolas centrales y sufren divisiones periclinales. Como resultado de la primera división mitótica se forman dos células, la externa pasa a constituir el súber mientras que la interna permanece como células del felógeno. Posteriores divisiones de las células del felógeno formarán la felodermis hacia el interior. Este primer felógeno forma la peridermis que reemplaza en su función a la epidermis. Tanto la epidermis como los tejidos ubicados por dentro de la misma mueren ya que el súber los aísla de las sustancias nutritivas y el agua (González y Raisman 2000).

El felema, también conocido como súber o corcho, esta constituido por células muertas las cuales contienen suberina y no desarrolla espacios intercelulares. Esta capa se encarga de dar protección al árbol contra daños externos y previene la perdida de humedad por parte de los tejidos más internos. También permite el intercambio gaseoso con el ambiente externo a través de estructuras conocidas con el nombre de *lenticelas* (Cocks 2000), las cuales cumplen la misma función que tenían los estomas en la epidermis y en las hojas (Sengbusch 1999, Ott-Reeves 2000). El tejido producido por el felógeno en la zona adyacente a las lenticelas se caracteriza por poseer abundantes espacios intercelulares y recibe el nombre de tejido de relleno (González y Raisman 2000). Desde el punto de vista comercial, el súber o corcho de algunas especies es de gran valor siendo uno de los mejores ejemplos el de la especie *Quercus suber*. El primer felógeno de los árboles de esta especie se forma en la epidermis y puede permanecer en la planta indefinidamente, pero para su producción comercial debe arrancarse esta primera peridermis cuando el árbol tiene 20 años y 40 cm de diámetro. El nuevo felógeno ya es capaz de producir corcho comercial en 10 años (González y Raisman 2000).

Tejidos del Tallo Adulto:

Al observar la sección transversal de un tallo adulto (Figura 8) se pueden distinguir las siguientes partes: médula, xilema secundario, cambium vascular y corteza.

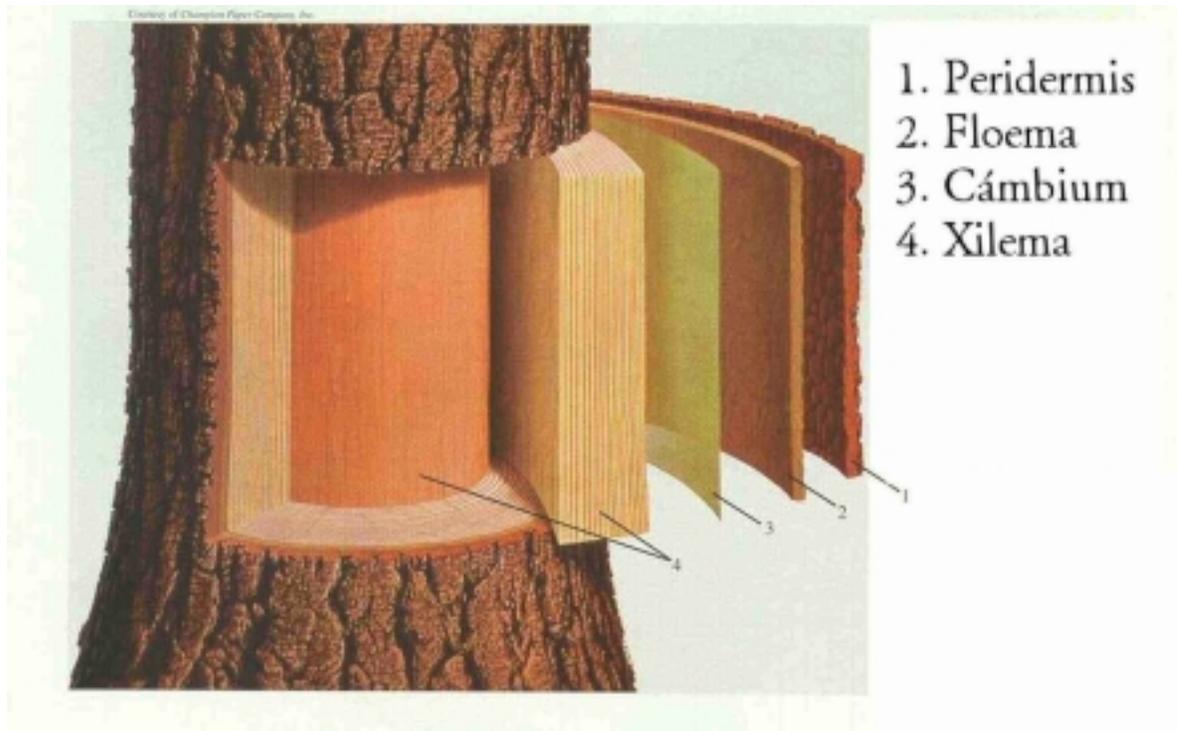


Figura 8: Tejidos del Tallo Adulto (Peichoto, González y Raisman 2000).

Médula:

Es la porción central que se observa en la sección transversal del tallo. Esta constituida por células de naturaleza parenquimática, de paredes delgadas, y cumple función de almacenamiento de sustancias de reserva (Ott-Reeves 2000) y se origina a partir de el meristema fundamental. Es un tejido permanente primario.

Xilema Secundario:

Es el xilema del cuerpo secundario de la planta y se diferencia del primario, fundamentalmente, en su origen: procede de la actividad del cambium vascular (Torres 2001). La estructura característica del xilema secundario incluye dos sistemas de elementos que difieren en la orientación de sus células (Peichoto, González y Raisman 2000):

a) Sistema vertical o axial: son células o filas de células con el eje mayor orientado en sentido longitudinal.

b) Sistema horizontal o transversal: son grupos de células orientados radialmente y se encuentra formado, principalmente, por células parenquimáticas de los radios.

El sistema axial incluye células de naturaleza parenquimática (parénquima axial) y células prosenquimáticas (fibras, vasos, traqueidas). En el sistema horizontal se encuentran

las células parenquimáticas de los radios y, en algunas gimnospermas, se pueden encontrar células prosenquimáticas denominadas traqueidas radiales.

El xilema secundario es esencial para el incremento en altura del árbol el cual guía a la dominancia ecológica del ambiente aéreo. Esto se debe a dos propiedades importantes del xilema o madera: la innata resistencia y la habilidad para transportar agua a través de largas distancias (Webb 2000).

En el xilema secundario se llevan a cabo las siguientes funciones:

- a) Conducción de agua y sales minerales a través de los vasos y/o traqueidas.
- b) Soporte o resistencia mecánica a través de las fibras y traqueidas.
- c) Almacenamiento de sustancias de reserva a través de células de parénquima axial y radial.

Los *elementos de conducción* son células muertas en su madurez y sirven para conducir agua y sales minerales desde la raíz hasta las hojas. Pueden ser de dos tipos: elementos vasculares y traqueidas. Las traqueidas son las más primitivas de los dos tipos de células, se encuentran en las gimnospermas y en angiospermas primitivas. Son células alargadas, ahusadas y con extremos cerrados. Los elementos vasculares aparecen en las Angiospermas, el amplio grupo vegetal de más reciente evolución; son células cortas, anchas, con extremos perforados con una abertura (platina de perforación simple) o varias aberturas (platina de perforación múltiple). En los registros fósiles primero aparecieron las traqueidas y, posteriormente, los elementos vasculares (González, Aguirre y Raisman 2000).

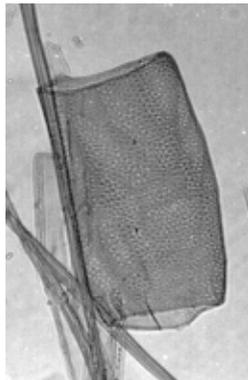


Figura 9: Elemento vascular de *Cordia thaisiana* (Boraginaceae).

La *función de resistencia mecánica o soporte* se produce a través de las fibras o traqueidas. Los dos tipos de células son alargadas, con extremos cerrados y, como células

individuales, son las de mayor longitud en el tallo. Las fibras cumplen sólo la función de soporte y se presentan en la madera de Angiospermas, mientras que las traqueidas cumplen función de conducción y soporte y se encuentran en la madera de Gimnospermas. Desde el punto de vista funcional, las fibras son más especializadas que las traqueidas.

Con respecto al *almacenamiento de sustancias de reserva*, las células de parénquima axial y radial se encargan de cumplir esta función en el xilema secundario. La proporción de células de almacenamiento va a variar entre grupos taxonómicos, entre árboles diferentes de una misma especie y entre partes de un mismo árbol. Esto también se cumple para cualquiera de los diferentes tejidos xilemáticos.

Corteza:

El término corteza se utiliza para hacer referencia a todos los tejidos que se encuentran hacia el lado externo del cambium vascular. En un árbol adulto se pueden distinguir dos tejidos principales en la corteza: el floema secundario y la peridermis (Cocks 2000). Esto permite diferenciar dos partes: la porción externa llamada corteza muerta o ritidoma y la porción más interna conocida como corteza viva o floema secundario (Rollet 1980). En los estudios de corteza se toman en cuenta tanto sus características externas (forma, consistencia, color, olor, estructuras especiales como espinas, sustancias secretadas) como sus características internas como espesor, presencia de anillos de crecimiento, radios (Lindorf, Parisca y Rodríguez 1985), diferenciación de las diferentes capas constituyentes de la corteza, patrones especiales producidos por algunos elementos floemáticos. Entre las características externas también se puede incluir la presencia de lenticelas, así como algunas características de las mismas: forma, tamaño, número y arreglo (León 1995).

Corteza Viva: es la parte fisiológicamente activa de la corteza y se encuentra situada entre el cambium vascular y la corteza muerta (León 1995). Corresponde a la porción de floema secundario y está constituida por los elementos cribosos, células parenquimáticas y, generalmente, bandas de fibras que previenen el rompimiento de la corteza (Cocks 2000).

Los *elementos cribosos* están constituidos por las *células cribosas* en las Gimnospermas y los *elementos de los tubos cribosos*, con sus respectivas células acompañantes, en las Angiospermas. Las células acompañantes conservan sus núcleos y controlan los tubos cribosos vecinos. El alimento disuelto, como la sacarosa, circula a través de las áreas cribosas que conectan estas células entre sí (González, Aguirre y Raisman 2000). Son los principales componentes del floema; son células que sólo poseen pared primaria, pero

especialmente engrosada. En las angiospermas, los elementos de los tubos cribosos y por ello requieren de las células anexas. En los extremos presentan una estructura especializada que recibe el nombre de placa cribosa a través de la cual se comunican con los otros elementos formando los *tubos cribosos* a través de los cuales circula la savia elaborada (Torres 2001).

Corteza Muerta: es la parte fisiológicamente inactiva de la corteza y sólo cumple función de protección a los tejidos que se encuentran hacia el interior de la misma. También recibe el nombre de ritidoma (León 1995). Esta porción de corteza se encuentra ubicada hacia el lado externo del último felógeno funcional (González y Raisman 2000).

El crecimiento en grosor o crecimiento secundario se concentra en plantas pertenecientes al grupo de las gimnospermas y, entre las angiospermas, las dicotiledóneas. En el caso de las dicotiledóneas, estas incluyen plantas de porte leñoso y plantas de porte herbáceo. La estructura del tallo de las gimnospermas y las dicotiledóneas leñosas difiere notablemente entre sí. Básicamente, en ambos grupos, se desarrolla un xilema y floema secundario que van a cumplir similares funciones, pero se presentan diferencias en cuanto al tipo de células que se encargan de las diferentes funciones (Cuadro 1).

CUADRO 1
PRINCIPALES DIFERENCIAS ENTRE LA ESTRUCTURA DEL XILEMA SECUNDARIO EN GIMNOSPERMAS Y DICOTILEDÓNEAS LEÑOSAS

Función	Gimnospermas	Dicotiledóneas Leñosas
Conducción	Traqueidas	Vasos y traqueidas
Soporte	Traqueidas	Fibras
Almacenamiento	Parénquima radial y, en menor extensión, axial	Parénquima radial y axial
Secreción	Conductos resiníferos	Conductos gomíferos, tubos laticíferos, tubos taniníferos, células oleíferas

Crecimiento Secundario en Monocotiledóneas:

Aunque las monocotiledóneas carecen de un cambium vascular similar al encontrado en algunas dicotiledóneas leñosas y en las gimnospermas, algunas monocotiledóneas alcanzan un engrosamiento del tallo por medio de diferentes clases de meristemas (Rudall 1991). Según DeMason (1994), citado por Espinoza de Pernía y Melandri (2000), el crecimiento

en grosor del tallo de las monocotiledóneas es producto de la actividad de dos tipos de meristemas laterales: el meristema de engrosamiento primario, característico en casi todas las monocotiledóneas, y el meristema de engrosamiento secundario el cual ocurre en pocas familias, siendo muy notable en la familia Agavaceae.

En el caso de las palmas, el crecimiento en grosor se produce por la acción del meristema de engrosamiento primario: éste produce una gran cantidad de expansiones laterales inmediatamente por debajo del meristema apical y las células de esta región se expanden en sentido lateral antes que se inicie el proceso de alargamiento (Cocks 2000).

BIBLIOGRAFÍA

- Anónimo. 2001. *Histología Vegetal*. <http://www.upch.edu.pe/dbiol/histologia.htm>
- Cocks, M. 2000. *How a Stem Grows*. http://www.botany.ac.za/ecotree/trunk_meristemB.htm
- Cortés, F. 1980. *Histología Vegetal Básica*. H. Blume Ediciones. Madrid.
- Espinoza de Pernía, N. y J. Melandri. 2000. *Anatomía del Tallo de las Monocotiledóneas*. Universidad de Los Andes. Consejo de Publicaciones. Mérida, Venezuela.
- González, M. y J. Raisman. 2000. *Crecimiento Secundario: Corteza*. <http://www.efn.uncor.edu/dep/biología/intrbiol/corteza.htm>
- González, A., M. Aguirre y J. Raisman. *Las Plantas y su Estructura I*. <http://fai.unne.edu.ar/biologia/planta/planta.htm>
- Koning, R. 2000. *Meristems: Plant Physiology Website*. http://koning.ecsu.ctstateu.edu/Plant_Biology/meristems.html
- León, W. 1995. *Características de Fuste y Corteza Útiles en la Determinación de Especies de la Unidad Experimental de la Reserva Forestal de Caparo*. Revista Forestal Venezolana. 39(2): 51-61.
- Lindorf, H., L. de Parisca y P. Rodríguez. 1985. *Botánica: Clasificación, Estructura y Reproducción*. Universidad Central de Venezuela. Ediciones de la Biblioteca. Caracas.
- Mauseth, J. 1988. *Plant Anatomy* The Benjamin/Cummings Publishing Company Inc. California.
- Muth, G. 2000. *Biological Foundations 112, Lecture 4: Secondary Growth*. http://www.puc.edu/Faculty/Gilbert_Muth/botlec04.htm.
- Ott-Reeves, E. 2000. *Chapter 33: Stems*. http://www.alpha1.net/~brianr/etor/ch_33.htm
- Peichoto, C., A. González y J. Raisman. 2000. *Crecimiento Secundario: Madera*. <http://www.efn.uncor.edu/dep/biologia/intrbiol/maderas.htm>

- Rollet, B. 1980. *Interet de L'Etude des Ecorces dans la Determination des Arbres Tropicaux Sur Pied*. *Revue Bois et Forets des Tropiques* 194: 3-128.
- Rudall, P. 1991. *Lateral Meristems and Stem Thickening Growth in Monocotyledons*. *The Botanical Review*. 57: 151-163.
- Sengbusch, P. 2000. *Meristems*. http://www.cache.uni-hamburg.de/biologie/b_online/e04/04c.htm
- Sengbusch, P. 1999. *Dermal Tissues, Parenchyma and Assimilation Tissues*. http://www.rrz.uni-hamburg.de/biologie/b_online/e05/05.htm
- Torres, J. 2001. *Histología: Glosario*. <http://www.inea.uva.es/servicios/histologia/glosario.htm>
- Volkwyn, D. 1998. *Primary Meristems*.
- Webb, D. 2000. *Secondary Growth in Stems*. <http://www.botany.hawaii.edu/faculty/webb/PrimSec/primarysecondary4.htm>
- Wheeler, E. 1999. *Tree Growth*. <http://www4.ncsu.edu/unity/lockers/class/wps/syl/treegr.htm>