

Atlas de Histología Vegetal y Animal

Órganos vegetales

TALLO

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Enero 2023)

Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>.

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo
la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA
(Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar
sin restricción siempre que no se use para fines comerciales,
que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre
a los autores)

La edición de este documento se ha realizado con el software \LaTeX
(<http://www.latex-project.org/>), usando Texstudio
(www.texstudio.org/) como editor.

Contenidos

1	Introducción	1
2	El tallo	4
3	Tallo primario	7
4	Tallo primario. Monocotiledónea.	10
5	Tallo primario. Dicotiledónea.	11
6	Tallo secundario	13
7	Tallo secundario. Dicotiledónea	17
8	Tallo secundario. Gimnosperma	19

1 Introducción

En esta sección del Atlas vamos a describir los órganos de las plantas vasculares, y cómo se organizan los tejidos en cada uno de ellos. Se estima que hay más de 250 mil especies de plantas vasculares. Sus ancestros están probablemente en un linaje de las algas verdes, puesto que ambos, plantas vasculares y algas verdes, tienen clorofila a y b, almacenan almidón verdadero en los cloroplastos, tienen células con flagelos móviles, tienen fragmoplasto y forman una placa celular durante la división celular. Las algas más próximas evolutivamente parecen ser las de la familia Charophyceae. Sin embargo, las plantas vasculares han creado por sí solas un cuerpo muy complejo (Figura 1), resultado de una larga evolución, que presenta órganos muy especializados y adaptados a la vida terrestre.

Generalmente hablando hay dos grandes órganos vegetativos (no reproductores) en la planta: el tallo y la raíz. El tallo incluye al tronco y las hojas. La raíz, tallo, y las hojas. La raíz fija la planta al suelo y toma de éste el agua y las sales minerales disueltas. La raíz es una estructura homogénea. Las raíces laterales surgen del interior de la raíz principal o también a partir del tronco. El tronco sirve de soporte a las hojas, flores y frutos, y conduce el agua y las sales minerales desde la raíz a las hojas y las sustancias elaboradas desde las hojas a las zonas de crecimiento y a las raíces. El tallo crece por unidades que son los nodos e internodos. En los nodos están las hojas. Las hojas son órganos especializados en captar energía solar, producir sustancias orgánicas por medio de la fotosíntesis y liberar vapor de agua mediante la transpiración, además de estar diseñadas para ofrecer poca resistencia al viento. En la base de las hojas están las yemas axilares que permiten la formación de ramas.

En la fase reproductiva de algunas plantas aparecen las flores o inflorescencias, las cuales son consideradas como órganos o, según algunos autores, como un conjunto de órganos que se dividen en parte estéril y en parte fértil. Todas las estructuras florales son en realidad hojas modificadas. En las flores se forman las macroesporas o gametos femeninos y las microesporas

o gametos masculinos. En ellas tiene lugar la fecundación que da lugar a un embrión, el cual quedará latente hasta la germinación. La semilla, también originada en la flor, está formada por el embrión y por tejido nutritivo. La semilla está rodeada por tejidos, carnosos o no, que forman conjuntamente el fruto. La germinación, desarrollo del embrión de la semilla, dará lugar a una nueva planta (Figura 2).

Prácticamente todos los órganos están formados por tres sistemas de tejidos:

El sistema de protección, formado por epidermis y peridermis, se sitúa en la parte superficial de los órganos.

El sistema fundamental, formado por parénquima y por los tejidos de sostén, se dispone debajo del sistema de protección, y en tallos y raíces puede extenderse hasta la médula.

El sistema vascular, formado por los tejidos conductores xilema y floema, se dispone en diferentes partes y con diferentes organizaciones según el órgano y tipo de planta.

Estos sistemas se distribuyen de manera característica según el órgano, la fase del desarrollo de la planta y según el grupo de plantas a la que pertenezca dicho órgano.

La organización interna de estos sistema de tejidos en troncos y raíces es variable dependiendo de si el crecimiento es primario o secundario. El crecimiento primario se da en monocotiledóneas y dicotiledóneas herbáceas, además de en los tallos jóvenes de dicotiledóneas leñosas y gimnospermas. El crecimiento secundario se da en dicotiledóneas leñosas y gimnospermas, y unas pocas monocotiledóneas. Las diferencias entre un tipo de crecimiento y otro se basan en la organización de los haces vasculares y de los meristemos. En el crecimiento primario se produce sobre todo crecimiento en longitud mientras que en el secundario se produce sobre todo crecimiento en grosor. Aunque el crecimiento secundario está restringido a plantas actuales con semillas, los fósiles indican que los helechos y los licopodios, plantas sin semillas, tuvieron crecimiento secundario, pero no dejaron ningún descendiente. Las plantas con semillas parece que descubrieron el crecimiento secundario

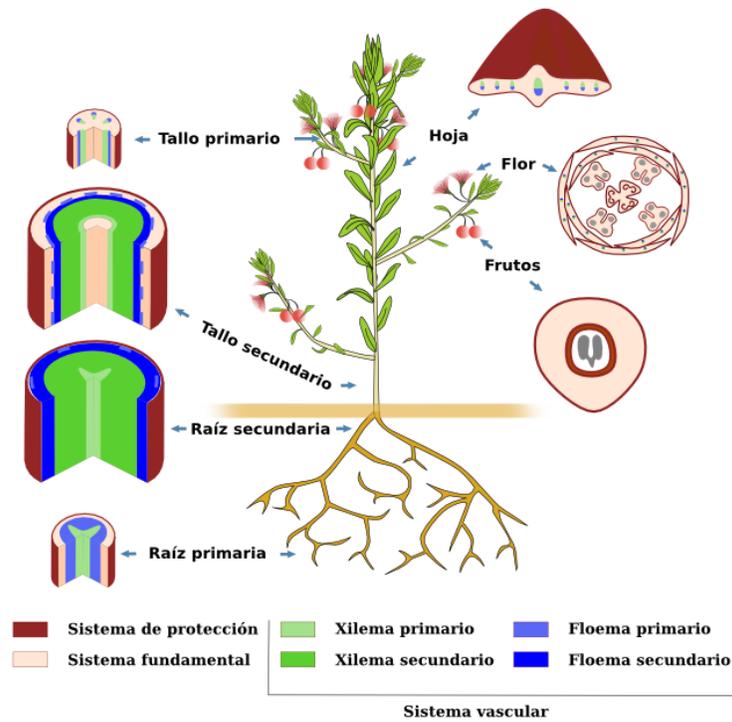


Figura 1: Esquema de los principales órganos de una planta vascular dicotiledónea.

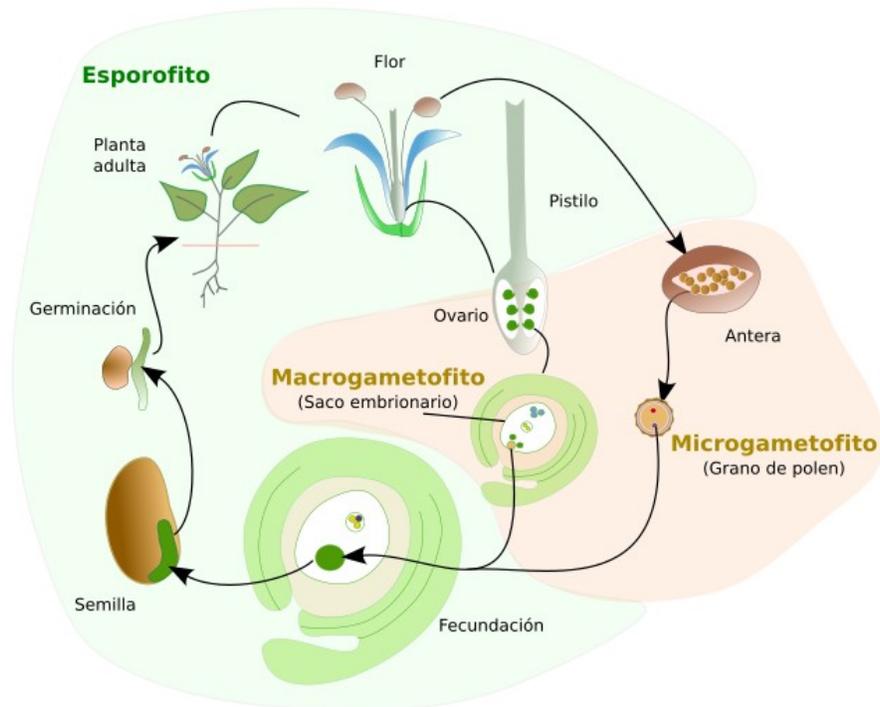


Figura 2: Alternancia entre gametofito y esporofito en una angiosperma tipo.

hace unos 400 millones de años.

Vamos a describir las diferencias entre órganos de gimnospermas y angiospermas, y dentro de estas últimas distinguiremos entre monocotiledóneas y dicotiledóneas.

2 El tallo

El tallo es la parte aérea de la planta que soporta al resto de los órganos aéreos laterales como son las hojas en la fase vegetativa y las flores o inflorescencias en la fase reproductiva, además de a los órganos derivados de ellas como son los frutos y semillas. Otras funciones típicas del tallo son la conducción, la fotosíntesis y el almacén de sustancias. La forma del tallo (altura, anchura, consistencia, grado de ramificación, etcétera) se denomina porte y su aspecto final depende de la interacción de la información genética de la planta con el medio ambiente.

En el embrión, el tallo, denominado plúmula, está formado por un eje caulinar, o epicótilo, en cuyo ápice se encuentra el meristemo caulinar, el cual está protegido por unas pequeñas hojas rudimentarias llamadas primordios de la hojas. Después de la germinación (Figura 3), el meristemo apical caulinar va alargando el eje caulinar formando los nudos y los entrenudos. Los nudos son el lugar donde se insertan las hojas y las ramas laterales. Las yemas axilares son un conjunto de células que forman un meristemo y unas pequeñas hojas rudimentarias o primordios foliares protegiendo a dicho meristemo. Todo este conjunto se encuentra en los nudos, en la zona entre la inserción del peciolo de la hoja y el tallo, y dará lugar a las ramas laterales o las flores. Los entrenudos, como indica su nombre, son las porciones de tallo que hay entre los nudos y que no tienen apéndices laterales. Se puede decir que el tallo es un conjunto de nudos, entrenudos y yemas axilares dispuestos de manera ordenada. Al conjunto de nudo, entrenudo y yema axilar se le denomina fitómero, que es módulo que se repite a lo largo del tallo. Este diseño modular de las plantas facilita su construcción y adaptación al medio.

En el tallo se dan dos tipos de crecimientos: el primario y el secundario (Figura 4). En el crecimiento de tipo primario, que poseen todas las plantas al menos en la etapa inicial de su vida, el tallo deriva de la actividad del meristemo apical caulinar. Este meristemo es más complejo que el apical radicular puesto que tiene que dar lugar, además de a los tejidos del tallo, a los primordios foliares y a las yemas axilares, ambos localizados en los nudos, es decir, es responsable

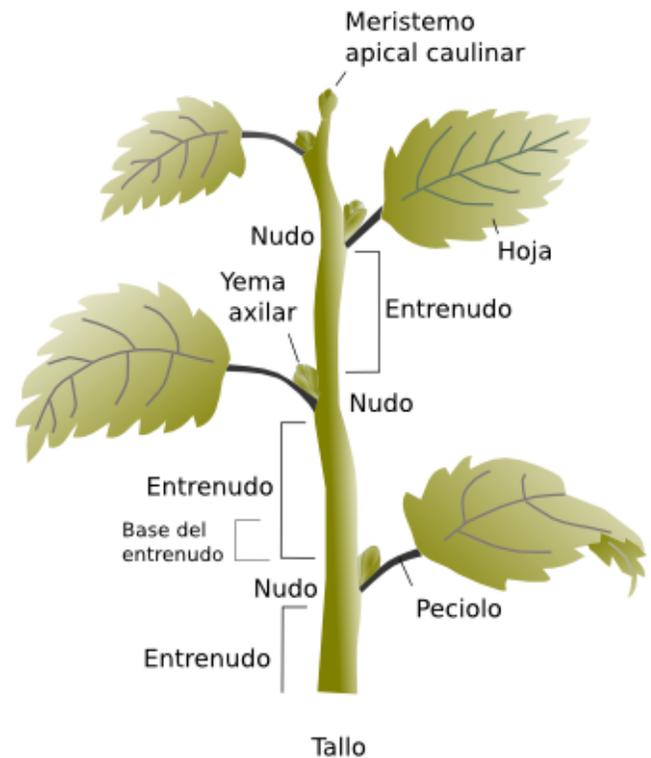


Figura 3: Partes del tallo.

de establecer todos los órganos laterales que parten del tallo. El meristemo apical caulinar no tienen cubierta de protección. El meristemo intercalar, localizado inicialmente en los entrenudos y reducido posteriormente a la base de éstos, es el responsable de la mayor parte del crecimiento en longitud del tallo. En algunos grupos de plantas, como son la mayoría de las dicotiledóneas y en las gimnospermas, se da un crecimiento en grosor del tallo producido por los meristemos secundarios cámbium vascular y cámbium suberoso. Estos meristemos son los principales responsables del crecimiento en grosor del tronco de los árboles. En las monocotiledóneas el crecimiento secundario se perdió durante la evolución, en todas ellas. Esto pudo ser debido a que todo el procámbium, que da lugar a los haces vasculares, se convierte en tejido y no queda meristemo. Sin embargo, en algunas monocotiledóneas se ha desarrollado un nuevo meristemo lateral denominado cámbium de monocotiledóneas en las monocotiledóneas arborescentes de las Asparagales. Este cámbium produce haces vasculares secundarios

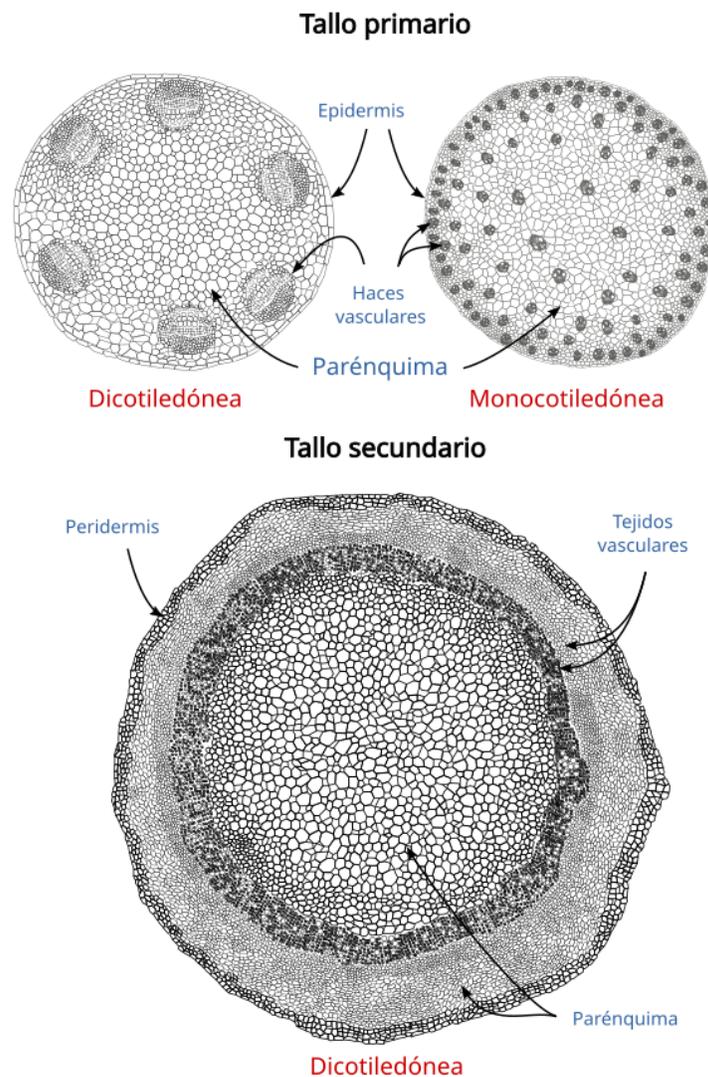


Figura 4: Organización de los principales tejidos en tallos primarios y secundarios.

con el xilema rodeando al floema.

Las ramas del tallo se desarrollan a partir de las yemas axilares. Como se dijo antes, estas yemas se originan a partir del meristemo apical caulinar. Sin embargo, las yemas no se transforman en ramas en zonas próximas al meristemo apical caulinar sino a una cierta distancia de él. Esto es debido a que el meristemo caulinar apical ejerce una acción inhibidora sobre las yemas, fenómeno conocido como dominancia apical, que se va atenuando conforme dicho meristemo se va alejando debido al crecimiento en longitud del tallo. Una vez atenuada la inhibición, las yemas se desarrollan y producen ramas. No todas

las plantas tienen ramas laterales, como por ejemplo las palmeras.

En los tallos de algunas plantas se pueden encontrar especializaciones como los zarcillos en la yedra y la vid, que tienen función de sujeción, las espinas de las rosas para protección (no son hojas) denominadas espolones o agujones, o como las expansiones de las esparragueras que adoptan forma de hoja, pero que no lo son, y se denominan cladodios.

Los tallos, además de la conducción y el soporte de las partes aéreas, puede especializarse en otras funciones. Entre éstas está la de ser un órgano de alma-

cenamiento, como es el caso de la patata, cada una es un tallo que crece bajo la superficie de la tierra. La mayor parte de la patata es parénquima de reserva situado bajo la epidermis, mientras que los "ojos" son las yemas axilares. Otras plantas tienen gran parte de su tallo enterrado y les sirve como órgano de reserva y, aunque la planta pierda las partes aéreas en el in-

vierno, el tallo quedará durmiente bajo tierra hasta la primavera. A estos tallos se les llama cormos. En algunas plantas xerófitas el tallo se especializa como almacén de agua, como es el caso de las chumberas, donde lo que llamamos hojas son realmente tallo, mientras que las espinas son hojas modificadas.

3 Tallo primario

El tallo crece en longitud formando al mismo tiempo los órganos laterales (ramas, hojas, flores y frutos), y, además, crece en grosor. Este crecimiento en grosor puede ser de dos tipos: crecimiento primario (Figuras 5, 6 y 7) o secundario. Los tallos con crecimiento primario son aquellos en los que el crecimiento en longitud y en grosor depende de los meristemos apicales y de los meristemos intercalares. Mientras que en los tallos con crecimiento secundario, el crecimiento en grosor se debe a los meristemos cámbium vascular y felógeno. Todas las plantas presentan crecimiento primario. La mayoría de las monocotiledóneas sólo tienen este tipo de crecimiento, mientras que la mayoría de las dicotiledóneas y todas las gimnospermas tienen tallos que pasan de un crecimiento primario a otro secundario.

La actividad del meristemo apical de los tallos sólo alcanza el ápice de los tallos. A corta distancia del ápice del tallo el crecimiento ya no es por proliferación sino por incremento del tamaño de las células. Sin embargo, las palmeras y otras monocotiledóneas arbóreas pueden tener tallos muy gruesos debido a un incremento en el número de células parenquimáticas y adición de nuevos haces vasculares en zonas alejadas del ápice del tallo. Este tipo de crecimiento se denomina a veces crecimiento anómalo. Se produce gracias a un meristemo especial que se encuentra externamente a los haces vasculares denominado meristemo de engrosamiento secundario. Este meristemo da hacia fuera células parenquimáticas y hacia dentro células parenquimáticas y células vasculares. Es en realidad una zona un poco difusa localizada en la periferia del tronco. Este meristemo está surcado por hebras de tejido provascular que dará lugar a los haces vasculares y a los radios foliares.

En la unión del peciolo de las hojas con el tronco se encuentran las yemas axilares. Son meristemos que permanecen en estado durmiente hasta que se activan y se convierten en inflorescencias o en ramas del tallo. Su activación se produce cuando la dominancia apical disminuye. La dominancia apical es la inhibición que produce el meristemo apical del tallo sobre las yemas axilares próximas. Esta inhibición está mediada por

un efecto combinado de hormonas (auxinas, CKs y SLs), azúcares y otras moléculas señalizadoras. A medida que el tallo crece y el meristemo apical se aleja de las yemas axilares más viejas, la concentración de estas moléculas disminuye y la yema se activa.

En general, en un tallo que está en crecimiento primario observamos desde su superficie hasta su eje central los siguientes tejidos:

Epidermis. Es una lámina, habitualmente formada por una sola capa de células que presentan cutina y ceras en sus paredes. Es común encontrarse estomas y tricomas, pero generalmente en menor número que en las hojas.

Córtex. Es una capa de células que se dispone inmediatamente debajo de la epidermis. Sus células son sobre todo parenquimáticas y pueden ser fotosintéticas o de almacenamiento. Generalmente la región más externa de la corteza lo ocupa un tejido de sostén que puede ser colénquima o esclerénquima, como en el caso de monocotiledóneas. Ocasionalmente en la corteza encontramos esclereidas, células secretoras, y en unos pocos grupos de plantas aparecen estructuras especializadas como los laticíferos.

En la zona parenquimática, la capa de células que está más próxima a la epidermis se denomina hipodermis, y suele tener función de soporte. La capa de parénquima más próxima a los haces vasculares, generalmente bordeando su parte más externa, tiene unas propiedades diferentes al resto de las de las células parenquimáticas del córtex. A esta capa se le denomina endodermis. En algunos casos, incluso se ha encontrado banda de Caspary en esta endodermis en algunas especies. A estas células se les ha relacionado con el gravitropismo negativo del tallo (gracias a sus amiloplastos y por ello a esta capa también se le llama capa de almidón), con el fototropismo y con la actividad del cámbium y elongación de las células vasculares. Si hay endodermis suele también haber una capa interior de periciclo. Estas capas son frecuentes en los tallos de plantas acuáticas.

Tejidos vasculares. Los tallos en crecimiento primario de los diferentes grupos de plantas se diferencian entre sí; por la disposición de los tejidos vasculares: el xilema y el floema primarios. Éstos se agru-

pan formando haces colaterales, es decir, el floema primario es externo en relación al xilema. Así, en una monocotiledónea típica los haces se disponen aislados y dispersos en el parénquima, organización denominada atactostela, mientras que en las dicotiledóneas y gimnospermas el floema y el xilema primarios se encuentran formando un círculo, dejando entre ellos un parénquima denominado interfascicular, organización denominada eustela (ver figura). Sólo en algunas plantas dicotiledóneas y coníferas los haces vasculares forman un cilindro completo durante el crecimiento primario, dejando hacia afuera el córtex y hacia dentro la médula. En estos casos el xilema es interno y el floema externo.

La resistencia de los tallos de las plantas monocotiledóneas está basada sobre todo en las fibras de esclerénquima de los haces vasculares y de aquellas que se encuentran en las proximidades de la epidermis.

La organización de los haces vasculares es diferente en el tallo primario respecto a la raíz primaria (Figura 4). En la raíz primaria el xilema y el floema se disponen de manera alterna, y dentro del floema, el metafloema es interno respecto al protofloema. En el tallo primario el floema es externo respecto al xilema, y dentro del xilema, el protoxilema es interno respecto al metaxilema. Es decir, el floema y el xilema cambian sus posiciones y el xilema sufre una rotación. Sin embargo, los dos haces vasculares de ambas organizaciones, la de la raíz y la del tallo, han de estar conectados, cosa que ocurre en la zona de transición entre raíz y tallo.

En los tallos primarios, y secundarios incipientes, hay haces vasculares que se dirigen hacia las hojas y entran por el peciolo. A estos haces se les llama rastros foliares (Figura 8). Se establece así una continuidad entre los haces vasculares de la estela y los que irrigan las hojas, de modo que las hojas reciben agua y sales minerales y son capaces de evacuar sus productos fotosintéticos. Los rastros foliares tienen floema y xilema primarios. Una hoja puede estar conectada a uno o a varios rastros foliares. Las hojas de muchas dicotiledóneas son suministradas por tres a cinco rastros foliares.

En plantas con sifonoestelas ectofloicas y anfifloicas

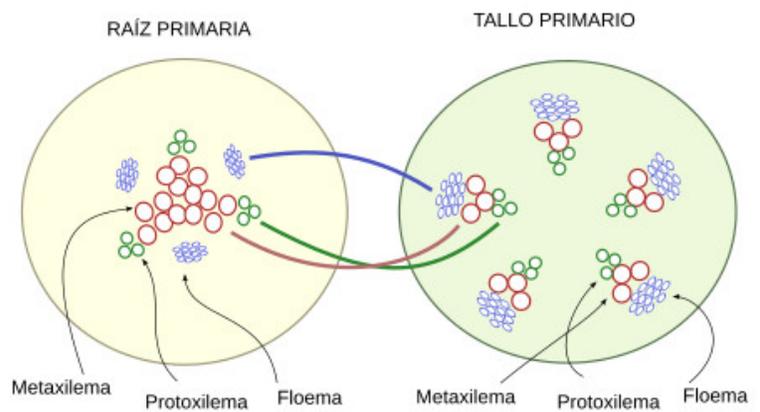


Figura 5: Tallo primario de monocotiledónea

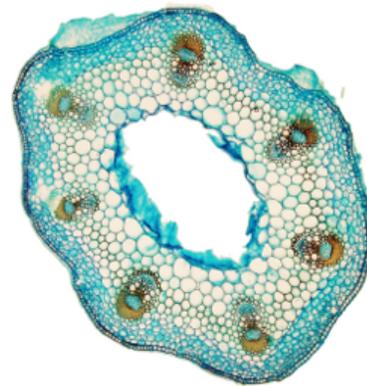


Figura 6: Tallo primario de dicotiledónea

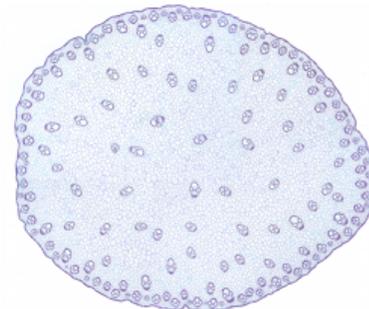


Figura 7: Tallo primario de monocotiledónea

y en helechos, el cilindro vascular es discontinuo por encima del rastro foliar. Esta discontinuidad se llama interrupción foliar (en inglés gap). En este punto el parénquima medular y cortical son continuos. Cuando hay muchas hojas en el mismo tallo hay muchas discontinuidades en el cilindro vascular, y entonces a la estela se le denomina dictioestela.

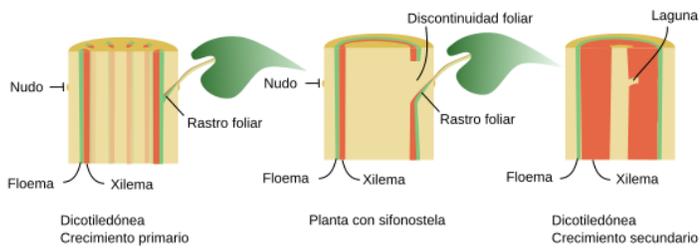


Figura 8: Rastros foliares. Desviación de los haces vasculares del tallo hacia una hoja.

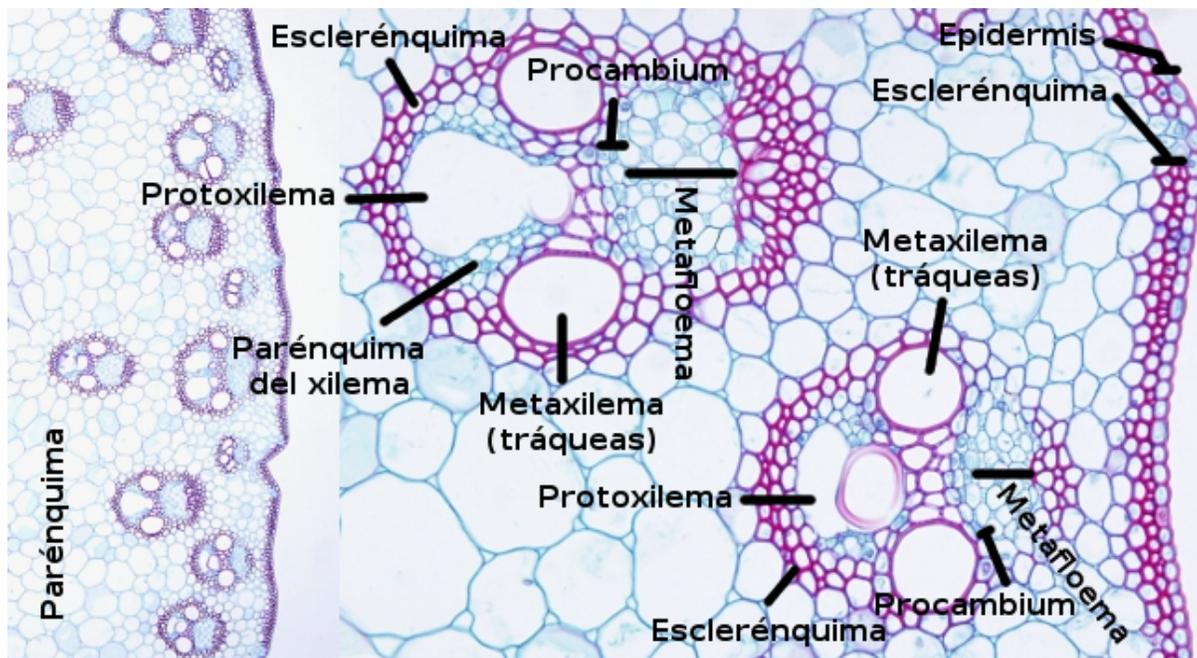
En las eustelas (en plantas con semillas en crecimiento primario) no hay discontinuidades ni interrupciones foliares, es decir, se produce una ramificación del haz vascular para producir el rastro foliar sin que el propio haz quede interrumpido. Los rastros foliares que van a una hoja pueden proceder del mismo haz (se denominan sistemas abiertos, típicos de plantas con hojas dispuestas helicoidalmente) o puede ser el resultado de la fusión de rastros foliares procedentes de diferentes haces. En las atactostelas de monocotiledóneas las hojas suelen estar nutridas por numerosos rastros foliares, que salen de los haces vasculares.

Sólo algunas monocotiledóneas tienen haces interrumpidos por las trazas foliares. En estos casos el haz se inclina hacia la superficie del tallo y se transforma en rastro foliar. Los haces vasculares de las monocotiledóneas no son totalmente paralelos al eje del tallo sino que se acercan y se alejan de la superficie de una forma helicoidal. Cuando son más periféricos es cuando emite el rastro foliar.

En las plantas con crecimiento secundario, allí donde había un rastro foliar no suele haber haces vasculares secundarios. A esto es a lo realmente que se llama lagunas foliares. A medida que crece el tallo, estas lagunas desaparecen. Luego son estructuras que sólo son visibles en el interior del tallo en crecimiento secundario, normalmente causadas durante el primer año de crecimiento secundario. En los tallos con crecimiento secundario la hojas desaparecen y por tanto ya no habrá rastros foliares.

Médula. Es una región que ocupa la parte más interna del tallo, y puede estar hueca (sin tejidos) u ocupada por tejido parenquimático.

4 Tallo primario. Monocotiledónea.



Órgano: tallo, crecimiento primario. Monocotiledónea.

Especie: maíz (*Zea mays*).

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcian.

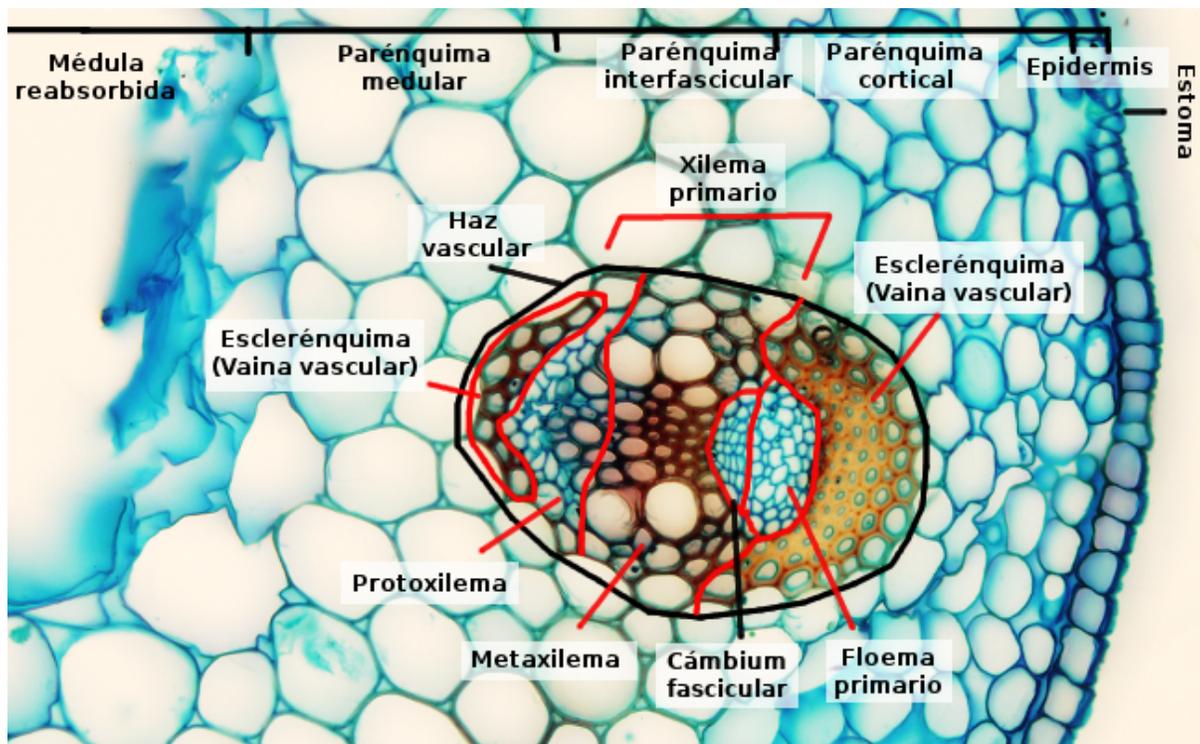
En esta sección transversal de un tallo de maíz se aprecian los haces vasculares dispuestos de manera independiente y dispersos en el parénquima, dos características que nos dicen, la primera, que estamos ante un tallo primario y, la segunda, que se trata de una planta monocotiledónea.

La epidermis está formada por una capa de células ligeramente cutinizadas. Otra característica de las plantas monocotiledóneas es la presencia de una o dos capas de esclerénquima debajo de la epidermis, sustituyendo al colénquima presente en otros grupos de plantas. El resto de la zona cortical y medular del tallo, además de por los vasos conductores, está formado por células parenquimáticas, las cuales pueden tener cloroplastos si se localizan próximas a la superficie.

Cada haz vascular está rodeado por fibras de esclerénquima que forman una vaina denominada fascicular. El floema primario está constituido casi enteramente por metafloema. Sólo en algunos haces vasculares podemos observar unas pocas células aplastadas y pegadas a la vaina fascicular que formaban el protofloema. En el caso de las monocotiledóneas se aprecia muy bien en el metafloema la diferencia entre tubo criboso y célula acompañante (ver apartado de tejidos conductores).

El xilema primario también sufre modificaciones durante el desarrollo de los haces vasculares, pero en este caso está representado por una cavidad lisígena formada tras la lisis del protoxilema primitivo, el cual queda destruido durante las primeras fases del crecimiento. Cuando se completa el crecimiento del haz vascular en el tallo primario, como es el caso de estos haces vasculares, el xilema primario es fundamentalmente metaxilema. En esta especie está formado por dos grandes tráqueas o vasos entre las cuales encontramos fibras de esclerénquima.

5 Tallo primario. Dicotiledónea.



Órgano: tallo, crecimiento primario. Dicotiledónea.

Especie: ranúnculo (*Ranunculus sp.*).

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcian.

En este tallo el aspecto independiente de los haces vasculares (se pueden contar) nos revela que está en crecimiento primario (ver imagen completa en la Figura 9). Además, su disposición en círculo (ver imagen de abajo) añade información sobre el probable grupo de plantas al que pertenece, una dicotiledónea o a una gimnosperma. Sin embargo, la presencia de tráqueas en el xilema señala que el tallo primario pertenece a una dicotiledónea.

Como tejido protector este tallo presenta una epidermis uniseriada de células poco cutinizadas debajo de la cual se extiende un parénquima cuyas células dejan espacios intercelulares más o menos amplios, principalmente en la zona cortical. Los haces vasculares, de tipo colateral abierto, están protegidos externamente por la vaina fascicular (o vascular) de esclerénquima, teñidas de rojo por la presencia de lignina en sus paredes celulares secundarias. Debajo de la vaina, el floema primario está formado por tubos cribosos a los que se asocian células más pequeñas llamadas células anexas. Dentro de este grupo de



Figura 9: Tallo primario de dicotiledónea

células apretadas que se han teñido de azul, por la ausencia de pared celular secundaria, también podemos observar el cámbium fascicular, células de aspecto más cuadrangular que separan el floema primario del xilema primario. En este tejido es posible distinguir el metaxilema, flanqueado por las tráqueas

entre las que se encuentran fibras de esclerénquima, del protoxilema, formado casi exclusivamente por células parenquimáticas.

La zona medular de este tallo se ha reabsorbido, quizá como una adaptación al medio más bien húmedo en el que viven estas plantas.

6 Tallo secundario

Se dice que un tallo es secundario cuando presenta crecimiento secundario. El crecimiento secundario del tallo es una consecuencia de la actividad de los meristemas cámbium vascular y del cámbium suberoso. Es un crecimiento en grosor sin crecimiento en longitud. Los tallos secundarios son propios de las plantas gimnospermas y de la mayoría de las dicotiledóneas (dicotiledóneas leñosas). Muy pocas monocotiledóneas lo presentan y ninguna pteridofita (helechos y afines).

Lo primero que ocurre durante el cambio del crecimiento primario al secundario es la formación del meristemo denominado cámbium vascular. Éste se forma a partir del meristemo cámbium fascicular y de la desdiferenciación del parénquima interfascicular (Figura 10). El cámbium vascular completamente desarrollado tiene generalmente forma de cilindro completo, y sus células se dividen y diferencian originando floema secundario hacia fuera y xilema secundario hacia dentro. De esta manera los tejidos vasculares primarios, formados previamente, van alejándose uno de otro y sobresalen de los cilindros de tejido vascular secundario como pequeños grupos a modo de uñas.

La actividad anual del cámbium vascular produce unos anillos de crecimiento de xilema secundario que van quedando internos al propio meristemo, por lo que el cámbium vascular progresivamente se aleja del eje del tallo. Esta actividad es la responsable del crecimiento en grosor de los tallos. Los anillos más antiguos producidos por el cámbium vascular son los más internos en el tronco y los recién formados están en contacto con el propio cámbium vascular. En los tallos leñosos aparecerá posteriormente otro meristemo más superficial que es el felógeno, del cual deriva la peridermis o corteza del tallo, y que sustituye a la epidermis existente hasta ese momento.

En las plantas dicotiledóneas herbáceas cuyo tallo inicia un crecimiento secundario es normal que el cámbium vascular no forme tejidos de manera homogénea en toda la circunferencia del tallo. En estos casos el cámbium (localizado en los haces conductores) es el único que forma vasos, mientras que el parénquima interfascicular sólo produce un tipo celular especializado denominado fibras. Así se forma un

anillo de xilema que no es homogéneo sino que tiene sectores especializados en la conducción y sectores especializados en funciones de tipo mecánico. En otros casos, como la vid, el parénquima interfascicular sólo da más parénquima.

En un tallo con crecimiento secundario típico nos encontramos con las siguientes estructuras desde fuera hacia adentro (Figura 11):

Peridermis. Se produce por el meristemo lateral denominado felógeno. Aparece en los tallos con crecimiento secundario desarrollado. En algunas especies de plantas el inicio del crecimiento secundario supone la aparición tanto del cámbium vascular como del felógeno, pero en general el felógeno aparece después del cámbium vascular.

En la mayoría de las plantas de climas templados, la primera peridermis persiste sólo unos pocos años, a lo que sigue una sucesión de nuevas peridermis internas. Si las peridermis que se forman son cilíndricas completas la superficie tendrá un aspecto liso. En otros casos la peridermis tiene forma de lentes o de conchas, que se solapan parcialmente entre sí. En este caso el felodermo se desarrolla a partir del parénquima cortical. La superficie quebrada y con surcos se debe a la presión ejercida por el crecimiento radial producido por el cámbium vascular.

La parte más externa de la peridermis, o súber, se convierte en lo que vulgarmente denominamos "corteza". Es el tejido más superficial y sirve de protección al tallo. Sin embargo, la corteza, desde un punto de vista anatómico, es todo lo que queda por fuera del cámbium vascular, incluyendo el floema secundario (parte de los haces vasculares) y la peridermis. Por tanto es el resultado de los dos meristemas: el cámbium vascular y el felógeno. El felógeno es un meristemo pasajero en muchos árboles puesto que se genera y muere en cada ciclo de crecimiento de la peridermis. Las sucesivas peridermis que se van formando se denominan conjuntamente como ritidoma (Figura 12). Por tanto la corteza está formada por floema secundario, peridermis y ritidoma. No hay ritidoma en las plantas con un solo felógeno que se mantiene a lo largo de su vida. En los árboles, lianas y arbustos viejos se suele dividir a la corteza en interna y externa. La interna incluye al floema secundario y la

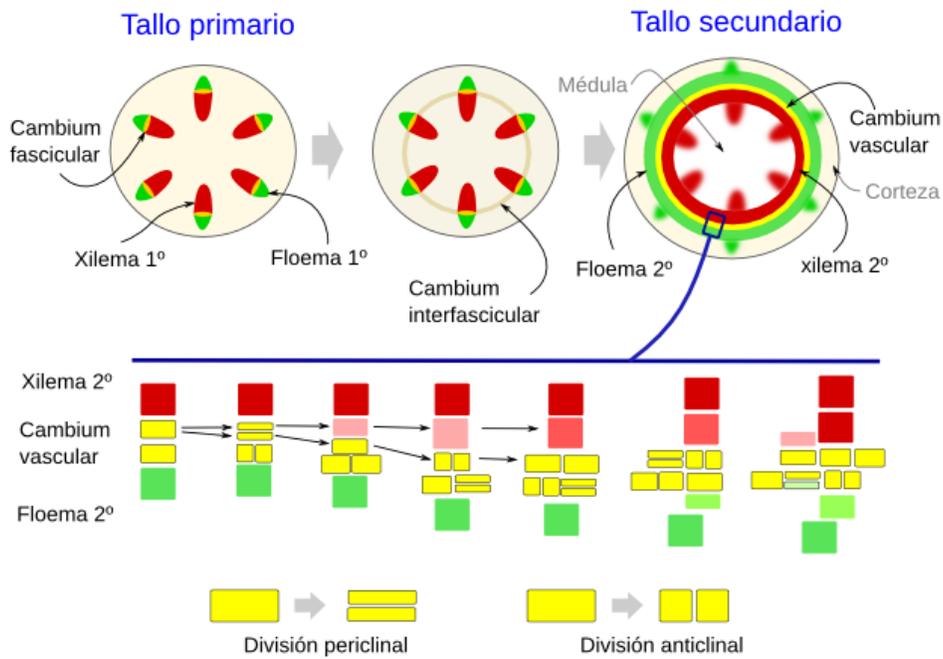


Figura 10: Transformación de un tallo primario en un tallo secundario gracias a la generación del cámbium vascular a partir del cámbium fascicular y el interfascicular.

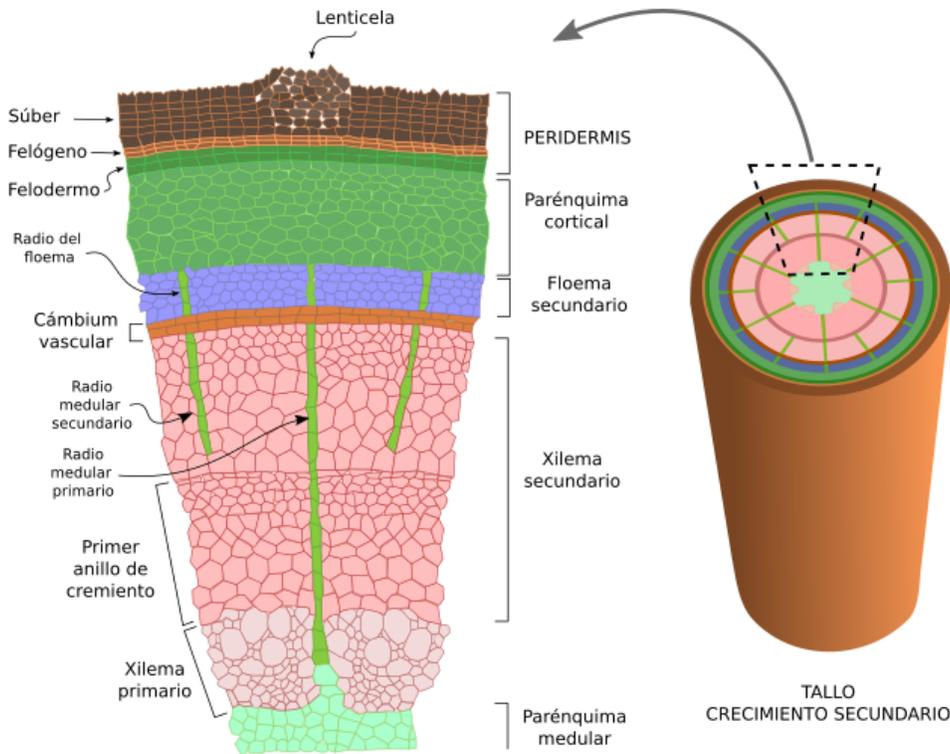


Figura 11: Partes de un tallo secundario típico, al final del segundo año de crecimiento secundario.

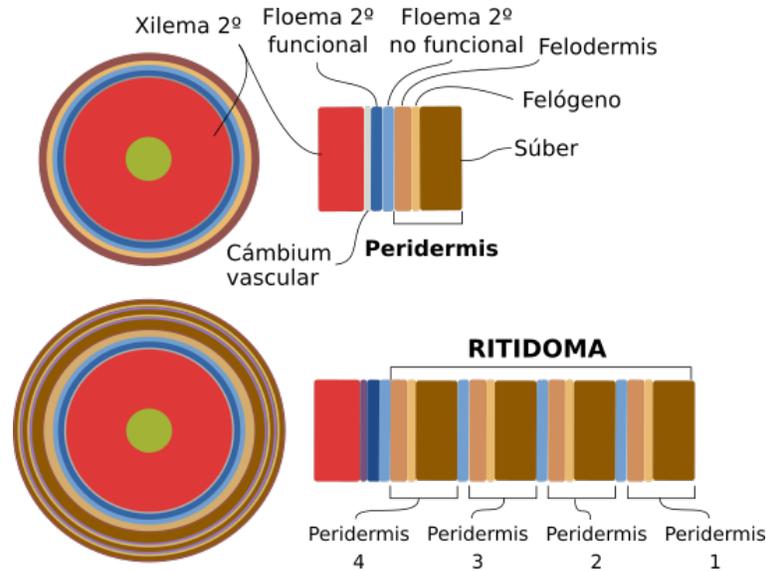


Figura 12: Transformación de un tallo con peridermis en un tallo con ritidoma.

externa a la peridermis, o al retidimo cuando exista. Esto no quiere decir que sólo la interna contiene al tejido vivo, puesto que en la peridermis también hay células vivas.

La corteza puede representar entre el 9 y 15 % del volumen del tronco. Tiene múltiples funciones, como almacén de sustancias orgánicas o de agua, protege frente cambios bruscos de temperatura, protección frente a heridas, hervíboros, patógenos o desecación, irradiación, viento, inundaciones, etcétera.

Algunas especies parte de la corteza se emplea comercialmente, como es el corcho de los alcornoques (*Quercus suber*). Estos árboles presentan una corteza sin ritidoma, es decir, el felógeno es permanente, y al no tener capas su consistencia es homogénea. Por el contrario, los árboles que tienen ritidoma poseen capas de floema y parénquima, por lo que su corteza se tritura y se emplea como aglomerados. La ventaja del alcornoque es que una vez eliminada la peridermis es capaz de generar otra igual, es decir, con un súber con propiedades similares al primero. Por eso se puede extraer el corcho del mismo árbol durante toda la vida del árbol.

Haces vasculares.

Floema secundario. Es el tejido conductor producido por el cámbium vascular hacia la parte ex-

terna. Las partes más viejas del floema secundario, las más externas, van degenerando progresivamente y acumulándose como parte de la corteza. El floema secundario más reciente, próximo al cámbium vascular, está formado por células parenquimáticas, tubos cribosos y células acompañantes. EL floema secundario activo en la conducción es el que se encuentra próximo al cámbium vascular, mientras que el que se encuentra más alejado (más viejo) pierde su capacidad conductora puesto que las células cribosas pierden su contenido interno.

Cámbium vascular. Meristemo lateral responsable de la producción de xilema y floema secundarios. Este meristemo está formado por células indiferenciadas que se organizan en varias capas paralelas a la superficie del tronco.

El xilema secundario se produce por el cámbium vascular hacia el interior del tallo. En las zonas próximas al cámbium vascular, las más recientes, el xilema secundario de las angiospermas está formado por células parenquimáticas, fibras de esclerenquima, traqueidas y elementos de los vasos. Esta zona es conductora activa, mientras que las zonas más profundas ya no conducen sustancias. A medida que el xilema secundario va envejeciendo las células parenquimáticas mueren y se producen cambios en la composición química de la madera como la eliminación de

las sustancias de reserva y la infiltración con sustancias tales como aceites, taninos o resinas. Se denomina albura a la madera conductora, mientras que la madera no conductora se denomina duramen, la cual representa la mayoría de la madera en troncos de gran calibre. El grosor de la albura depende de la especie. Por ejemplo, es ancha en el arce y en el fresno y delgada en el tejo. A veces es difícil distinguir el límite entre albura y duramen. El duramen se convierte en el lugar donde van quedando los productos de deshecho. A veces las células parenquimáticas se extienden hasta el interior de los elementos de los vasos y aumentan la capacidad para almacenar metabolitos, los cuales quedarán en el duramen. Estas invasiones ocurren en angiospermas, pero no se han observado en gimnospermas, y se llaman tilosas. Las invasiones se producen a través de los poros y en el interior de una misma célula conductora puede haber invasiones de varias células parenquimáticas, es decir, múltiples tilosas. Estas células parenquimáticas morirán por la concentración de productos de deshecho.

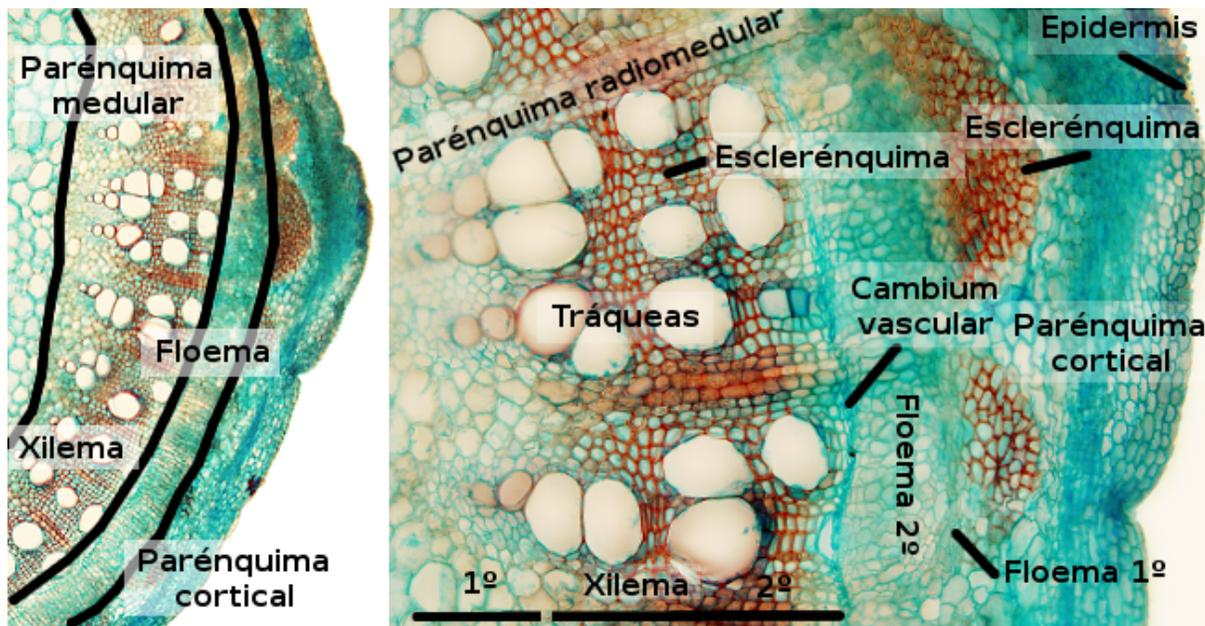
Médula. Es tejido localizado en la parte más interna del tallo, formado por células parenquimáticas. La médula se encuentra rodeada por el xilema primario. En los tallos leñosos es tejido muerto y su diámetro es de unos pocos milímetros. Sin embargo, la zona central de muchos tallos y la mayoría de las raíces está formada por haces vasculares y por tanto no tienen médula.

Hay un tipo de crecimiento secundario que no involucra a meristemos típicos sino que se debe a una proliferación celular un tanto dispersa por todo el tronco. Se llama crecimiento secundario difuso y es típico de especies como las palmeras y algunas especies con órganos tuberosos.

Bibliografía

Sen A, Pereira H, Olivella MA, Villaescusa I. 2015. Heavy metals removal in aqueous environments using bark as a biosorbent. *International journal of environmental science and technology*. 12:391–404.

7 Tallo secundario. Dicotiledónea



Órgano: tallo, crecimiento secundario. Dicotiledónea.

Especie: vid (*Vitis vinifera*).

Técnica: corte de vibratomo teñido con safranina/azul alcian.

La imagen es de un tallo secundario ya que no podemos discriminar haces vasculares de manera clara, es decir, los haces vasculares con parénquima interfascicular han desaparecido. La presencia de tráqueas en el xilema nos indica que es una dicotiledónea. Este tallo no tiene un crecimiento secundario bien desarrollado ya que sólo presenta crecimiento en espesor en los tejidos vasculares y aún no ha aparecido la peridermis sustituyendo a la epidermis.

Observamos una epidermis sencilla casi sin cutinizar y debajo un parénquima cortical de células apretadas entre las cuales se disponen grupos de fibras de esclerénquima formadas durante el crecimiento primario, donde formaban parte de las vainas fasciculares que rodeaban al floema primario de los haces vasculares. Las células del floema primario (metafloema) quedan muy apretadas debajo de estas células de esclerénquima. Sin embargo, en el floema secundario

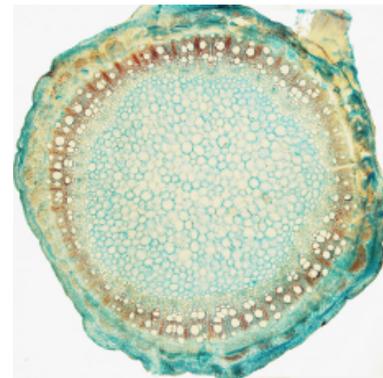


Figura 13: Tallo secundario de dicotiledónea

se distinguen característicamente dos sistemas de células: las que se disponen verticales o axiales (paralelas al eje del tallo), bajo el floema primario, y las células horizontales del parénquima radiomedular (perpendicular al eje del tallo), que son continuas con las del xilema secundario. En el xilema secundario se pueden observar las grandes tráqueas entremezcladas con fibras de esclerénquima. El xilema primario sobresale como uñas en el parénquima medular y está formado por tráqueas de menor diámetro y por células parenquimáticas. Entre el xilema y el floema secundarios se extiende el cámbium vascular, que aparece como una línea continua circular.

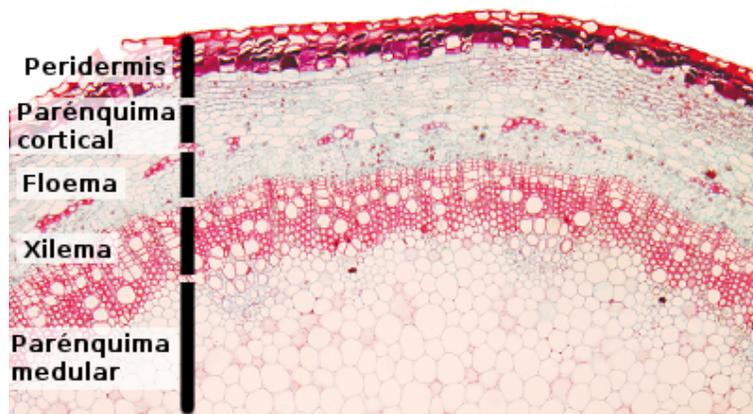
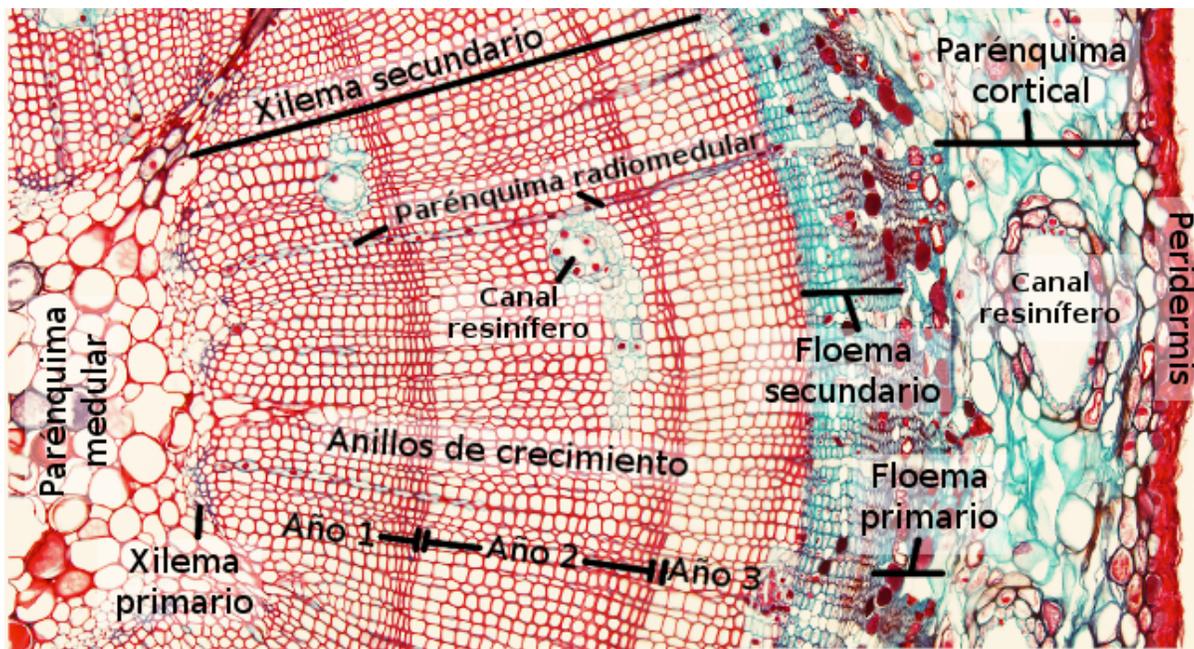


Figura 14: Tallo secundario con peridermis. En este tallo de un saúco se ha desarrollado el cámbium suberoso o felógeno, que produce hacia afuera súber y hacia el interior felodermis.

8 Tallo secundario. Gimnosperma



Órgano: tallo, crecimiento secundario. Gimnosperma.

Especie: pino (*Pinus sp.*).

Técnica: corte en parafina teñido con safranina / azul alcian.

En este tallo de gimnosperma el crecimiento secundario es completo ya que al crecimiento en espesor de los tejidos vasculares le ha seguido la formación de la peridermis, que se encuentra relativamente desarrollada. Debajo de la peridermis se encuentra un parénquima cortical de células con organización laxa y con abundantes espacios intercelulares. Son característicos los canales resiníferos de gran tamaño. El floema y el xilema son fácilmente distinguibles por su coloración, rojiza y azul-alcian, respectivamente. El floema se divide en dos tipos, el primario, en contacto con el parénquima cortical, e inmediatamente después el floema secundario formado por células apiladas y ordenadas. Hacia adentro se encuentra el xilema secundario que en gimnospermas muestra un aspecto homogéneo debido a la ausencia de tráqueas. Está formado por traqueidas y fibras de esclerénquima, indistinguibles unas de otras, y carece

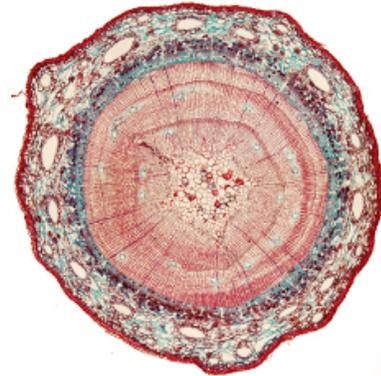


Figura 15: Tallo secundario de gimnosperma

de parénquima axial. Entre las células del xilema secundario se encuentran pequeños canales resiníferos. El parénquima radiomedular situado entre el xilema es típicamente uniseriado, una fila de células, en gimnospermas. Como la actividad del cámbium vascular es periódica y origina células con diferencias en el grosor de la pared celular, las traqueidas y las fibras de esclerénquima originadas en primavera presentan menor grosor que las que se originan en otoño. La diferencia de volumen de los elementos del xilema determina la imagen en anillos de crecimiento anuales que se pueden observar en secciones transversales. En esta sección de tallo de pino el xilema secundario nos

informa que este tallo tiene alrededor de tres años, pero además que las células más cercanas al cámbium vascular son gruesas, por lo que se deduce que fue en otoño cuando se taló. El xilema primario, o más concretamente el metaxilema, de un color azulado pálido, está formado por pequeños

grupos de células que sobresalen de manera discontinua en el parénquima medular. El parénquima medular está formado por grandes células parenquimáticas que destacan en tamaño sobre las demás células del tallo.