

Evolución, clima y anatomía de la madera

Antonio Guindeo Casasús. Dr. Ingeniero de Montes
Catedrático de Universidad. E.T.S. de Ingenieros de Montes
Luis García Esteban. Dr. Ingeniero de Montes
Profesor Titular de Universidad. E.T.S. de Ingenieros de Montes
Paloma de Palacios de Palacios. Ingeniero de Montes. AITIM

Las causas más importantes como responsables de cambios en las especies dominantes o inductoras de evolución, son las glaciaciones y los cambios en la intensidad y composición de la insolación que reciben. La exposición a radiación solar puede disminuir de forma drástica por un aumento generalizado de la nubosidad o polvo atmosférico en áreas localizadas. Ambos acontecimientos han tenido lugar en reiteradas ocasiones a lo largo de la historia de la Tierra, con consecuencias de gran importancia para la evolución de las especies. Este artículo es un pequeño extracto de la línea de investigación desarrollada por la Unidad Docente de Tecnología de la Madera de la Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes sobre la anatomía de la madera de los 55 géneros de coníferas del mundo.

Conviene puntualizar que la desaparición de una especie no debe contemplarse siempre como una catástrofe ecológica. Muchas veces es el acontecimiento necesario, aunque no suficiente, para que se manifieste la evolución.

El incremento de polvo atmosférico está ligado fundamentalmente a las erupciones volcánicas, aunque se ha especulado con la generación de masas ingentes de polvo muy absorbente de radiaciones debido al impacto de grandes meteoritos. En la superficie de la Luna, debido a su falta de atmósfera puede contemplarse un completo catálogo de tales impactos. Sea cual sea el mecanismo por el que se produce este polvo en suspensión atmosférica, cuando el impacto es muy grande o la erupción intensa se alcanzan las capas superiores de la atmósfera por encima de la región productora de lluvias. La turbiedad de este polvo producido en la capa externa es muy persistente y puede ocasionar efectos dramáticos en la distribución de seres vivos en la superficie de la tierra. Recientemente se ha visto que algunos componentes químicos, como productos del tipo freón, pueden modificar el espesor de la capa de ozono y alterar sustancialmente la composición de la radiación que alcanza la superficie terrestre. No se tiene información sobre posibles modificaciones en la composición de esta capa en otras épocas, aunque por la naturaleza de las emisiones gaseosas de los volcanes es razonable suponer que en muchas ocasiones fuera dañada.

Cuando se produce un acontecimiento del tipo descrito anteriormente los vegetales responden desplazando su área de distribución, aunque esta defensa a su desaparición está muy

limitada por imposibilidad de desplazamiento individual. Muchas especies evolucionadas han dotado a sus semillas de procedimientos para que puedan germinar a distancias enormes de su lugar de generación.

Los nuevos individuos de una especie desplazada geográficamente pueden encontrarse con condiciones climáticas más adecuadas a su naturaleza, pero también pueden encontrar el nuevo nicho ecológico ocupado por individuos más o menos próximos a su especie. En este caso para establecerse la nueva especie debe eliminar a la ocupante del espacio. La evolución actúa generando individuos que puedan desarrollarse y ser fértiles en las nuevas condiciones del medio.

En el caso de vegetales arbóreos, con largos ciclos vegetativos, esta facultad de desplazamiento para ocupar otros entornos se encuentra muy reducida, lo que dificulta que persistan especies cuyo medio en un momento dado se convierta en hostil. Este efecto suele ser positivo en el sentido de favorecerse la desaparición de especies, fomentando la aparición de otras más evolucionadas en relación a su pervivencia en las nuevas circunstancias.

La mejor defensa en este caso para no desaparecer completamente como stock de genes diferenciados, es la evolución adaptativa mediante selección progresiva. Esta forma de evolución, por mejor adecuación de las generaciones posteriores al medio, se ha llamado también evolución ciega, ya que se basa en que al replicarse los genes en su reproducción pueden producirse pequeñas modificaciones, que se unen a las producidas en sucesivas copias. El fenómeno ocurre como en la obtención de múltiples copias de un mismo molde: las pequeñas modificaciones que se producen en el mismo se transmiten de forma acumulativa. Algunas de estas nuevas característi-

cas pueden ayudar al nuevo ser a adaptarse mejor a su entorno.

Otro tema muy debatido es el desplazamiento artificial por el hombre de especies vegetales de unas zonas geográficas a otras. En este caso se buscan condiciones similares de suelo, clima, etc. Hay que luchar contra el rechazo que estas prácticas ocasionan. Plantas que han resuelto de forma brillante su persistencia en determinados medios pueden ser útiles en medios de características similares. La introducción de la patata en Europa supuso liberar del hambre a la mayor parte de su población y posibilitó un fuerte aumento demográfico, así como el desarrollo de una cultura, ciencia y tecnología que ha dado lugar a la configuración del mundo occidental actual.

También conviene reflexionar sobre la biodiversidad. Este concepto no puede ser la defensa a ultranza de

todas las especies existentes en un momento determinado. Para que una nueva especie se desarrolle a partir de postulados evolucionistas es preciso en muchos casos que desaparezca otra especie con características filogenéticas próximas, ocupando el mismo nicho ecológico. La nueva especie, mejor adaptada y con más recursos para reproducirse en ese medio concreto, debe eliminar a la especie pariente y más antigua. Esa defensa de un grupo de especies determinadas produce una estabilización evolutiva que puede considerarse una involución y que cercena el camino para la existencia de seres más complejos, mejor adaptados y con un mejor pronóstico de futuro.

En todo lo tratado anteriormente subyace el concepto de especie, que se considera como un concepto bien definido que permite situar a los seres en el lugar que le corresponde debido a su composición genética. Sin

embargo el tema no es tan sencillo, pues lleva en su seno una petición de principio. En la naturaleza no pueden existir seres con una composición genética idéntica (si excluimos a los gemelos homocigóticos); además dentro de una misma especie existen individuos con una gradación de todas sus características, lo que hace que entre dos especies próximas puedan darse seres con un patrón ambiguo en cuanto a características diferenciales. Esto hace que realmente no pueda existir el elemento especie como un grupo en el que podamos situar un colectivo de individuos idénticos, aunque el uso del concepto especie sea cómodo para manejar al conjunto de seres vivos.

Los primeros estudios sobre la evolución, basados en la selección natural, confundieron en numerosas ocasiones la diferencia entre efecto del medio y efecto de la «carga» genética. **Darwin** y **Lamarck** en ocasiones no fueron capaces de separar adecuadamente ambos fenómenos.

Las dificultades para establecer claramente los límites de cada especie son importantes. En primer lugar todas las especies descienden de uno o algunos elementos muy simples, por lo que las características en que nos basamos para definir una especie están cambiando actualmente y han cambiado en cualquier momento histórico pasado, lo que hace imposible la asignación precisa de todos los seres vivos en un número limitado de especies. Un criterio utilizado para asignar individuos a una especie determinada es el que se produzca cruce entre sí en la naturaleza, produciendo descendencia fértil. Lo que invalida de hecho este criterio de clasificación, es que muchos grupos de individuos que nunca se cruzan en libertad, lo hacen en cautividad.

Otro criterio empleado por su sencillez para fijar la pertenencia a una especie es su distribución geográfica. La aceptación de este criterio es

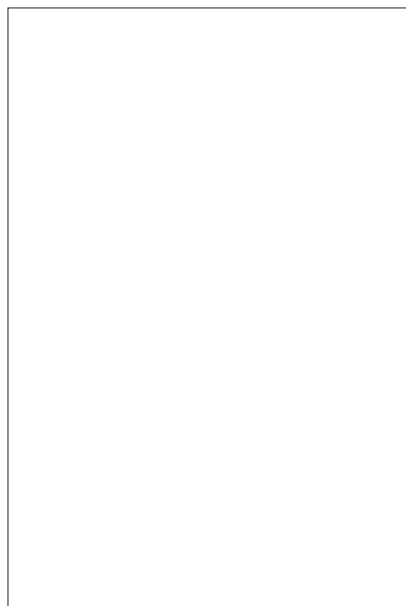


Foto 1 Sección transversal de traqueidas longitudinales de *Thujopsis dolobatra*

corriente en vegetales arbóreos. Tampoco parece un criterio riguroso, porque muchas especies forestales separadas por grandes distancias, si pudieran ponerse en contacto posiblemente llegarían a hibridarse. La similitud de características anatómicas encontradas en algunos géneros distribuidos en zonas muy distantes, como se describe más adelante, parece justificar una proximidad filogenética mucho mayor que la que indica su clasificación botánica.

Probablemente cuando **Charles Darwin** escribió su teoría en la obra *Origen de las especies a base de una solución natural*, a mediados del siglo XIX, no conocía algunas especies que todavía hoy se encuentran ancladas en el tiempo. El exponente más característico a la regla evolutiva es la presencia de géneros como el *Ginkgo*, gimnosperma encontrada en yacimientos del Pérmico, hace unos 210 millones de años.

Su auge lo alcanza en el Jurásico y comienza su decadencia durante el Cretácico. A mediados del Jurásico el *Ginkgo biloba* y especies afines a ella

ya se encontraban dispersas por casi toda la Tierra.

Casi con seguridad los cambios climáticos y la competitividad por el hábitat con otras especies reclusó a unos pocos enclaves en el interior de China, a esta especie a la que algunos han calificado como fósil viviente. Pero no parece que sea casual la perpetuación de la especie en territorios chinos ya que fue en el año 1941, concretamente en la zona de Setchouan, cuando fue descubierta una especie de las coníferales que había sido descrita a partir de individuos fósiles. Nos referimos a la *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Chueng (1948).

Los paleobotánicos atribuyen la gran variedad florística de coníferas en los territorios chinos de Yunnan, Setchouan, Kansou, Houpe y Sikiang, entre otros a la presencia de «puentes» en la gran cadena montañosa, de una parte y a las islas del indopacífico de la otra, que permitieron migraciones de especies en el momento de las fluctuaciones climáticas. Mientras que unas se acomodaron y adaptaron a condiciones extremas en la taiga siberiana formando masas forestales monoespecíficas, otras emigraron y probablemente retornaron al centro y sur de China integrándose en bosques mixtos y ocupando áreas que habían sido ocupadas por angiospermas dicotiledoneas de aparición más tardía. Esta migración de especies justifica en gran medida que las islas del Sudeste Asiático (Java, Sumatra, Borneo, Célebes, Molucas, etc.) se encuentren salpicadas por una diversidad de coníferas exclusivas en esta zona, *Phyllocladus*, *Dacrydium*, *Podocarpus*, entre otras, llegando incluso a alcanzar islas del Pacífico como Tasmania, Nueva Caledonia, Nueva Zelanda, Nueva Guinea, Australia, Fiji, etc. localizándose géneros también exclusivos de estas zonas *Callitris*, *Neocallitropsis*, *Diselma*, *Papuacedus*, *Microcachrys*, *Acmopyle*, etc.

A finales de la era secundaria definida por **Waggen** en 1881 como Antracolítico, término utilizado para denominar en uno solo la suma del Carbonífero y Pérmico, ya son conocidas las coníferas. Su máxima expansión la alcanzaron en el Mesozoico durante el Jurásico, estimándose que estaban representadas por algo más de 20.000 especies. Teniéndose en cuenta que hoy en día no sobrepasan 600 el número de coníferas vivas, es lógico pensar que se encuentran en regresión.

Si bien la factura pagada al tiempo por el orden de las coniferales ha sido muy elevada, un pequeño número de especies, no más allá de 30, son todavía las dominadoras de las grandes masas forestales del planeta en los territorios fríos del hemisferio Norte.

Efectivamente, el orden de las coniferales es el más importante desde el punto de vista maderero. Incluye más de 400 especies vivientes que en su mayor parte se localizan sobre estaciones del hemisferio boreal. Comprende seis familias y los siguientes géneros:

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

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

Familia Cupressaceae: *Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Fokiena*, *Thujopsis*, *Thuja*, *Biota*, *Calocedrus*, *Juniperus*, *Actinostrobus*, *Callitris*, *Fitzroya*, *Neocallitropsis*, *Octoclinis*, *Widdringtonia*, *Diselma*, *Papuacedrus*, *Pilgerodendron*, *Austrocedrus*, *Libocedrus*, *Tetraclinis*.

Familia Cephalotaxaceae:
Cephalotaxus.

Familia Araucariaceae:

Araucaria, *Agathis*.

Familia Podocarpaceae:
Pherosphaera, *Microcachrys*,
Acmopyle, *Saxegothea*,
Phyllocladus, *Dacrydium*,
Podocarpus.

Por otro lado, el orden **Taxales** tiene una sola familia, la **Taxaceae**, con los géneros *Taxus*, *Torreya*, *Amentotaxus*, *Austrotaxus* y *Nothotaxus*.

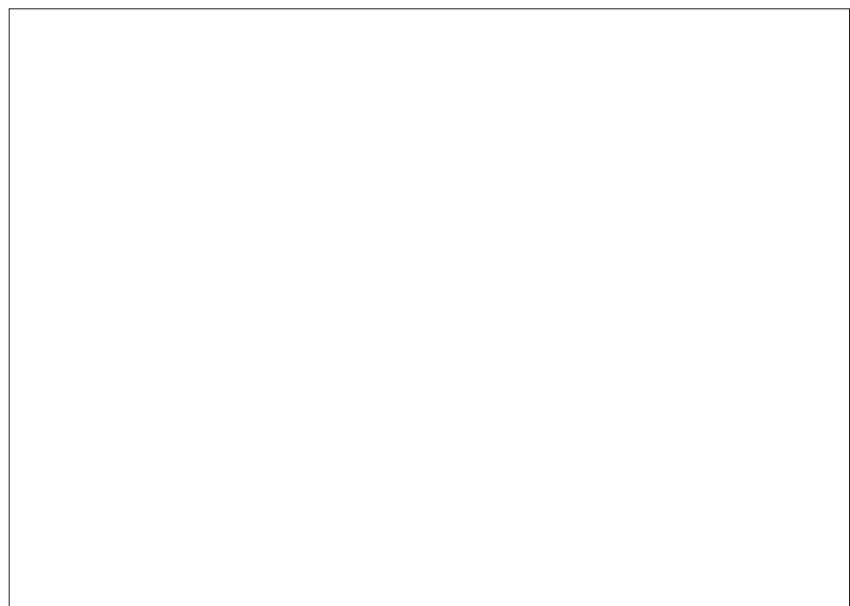
Todas las coníferas son especies leñosas, normalmente de porte aéreo de gran talla, y más raramente arbustivo. Su tallo suele ser recto con ramificación monopódica. Actualmente en el mapa vegetal tienen un papel muy importante. Ocupan la mayor parte del hemisferio boreal, sobre todo los géneros de la familia de las **Pinaceae** (*Pinus*, *Abies*, *Picea*, *Larix*). Su presencia es tan elevada que conforman las grandes reservas forestales de Eurasia y América del Norte, así como las de las estaciones montañosas de las regiones templadas y las de las zonas templadas con estación seca marcada. Por el contrario, la presencia de coníferas en el hemisferio Sur no es tan importante, ocupando áreas dispersas.

Las regiones septentrionales de Eurasia están constituidas por un

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

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

Foto 2 Microfotografía electrónica. Punteaduras areoladas sobre traqueidas longitudinales de *Tsuga canadensis*



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

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

En el este, donde las coníferas no

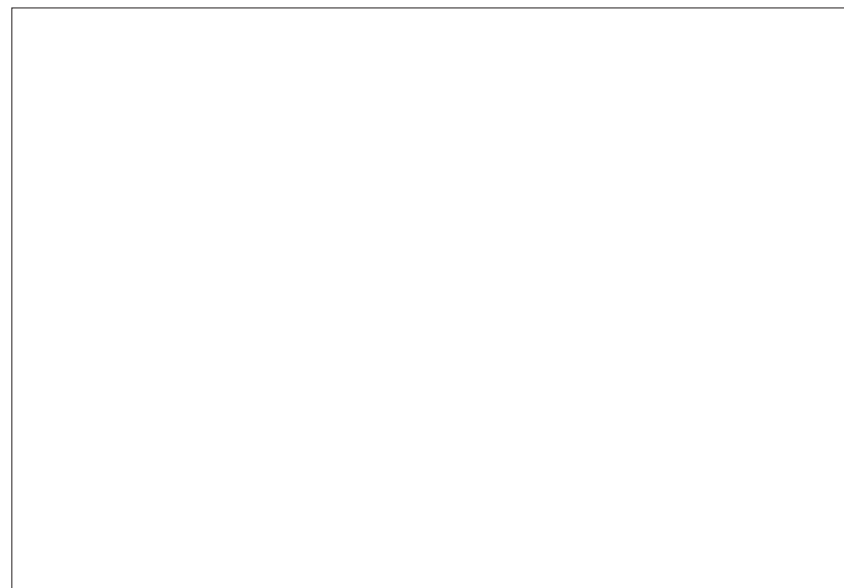


Foto 3 Microfotografía electrónica. Detalle de toro y lámina media sobre punteadura en traqueida vertical de *Tsuga heterophylla*.

tienen tanta importancia, se encuentran *Pinus strobus*, *Tsuga canadensis*, *Picea rubens* y *Abies fraseri*. Por contra, en el sudeste de Estados Unidos, los pinos amarillos (*Pinus taeda*, *Pinus palustris*, *Pinus elliotii*, *Pinus echinata*), ocupan grandes superficies.

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

En el hemisferio Sur el género *Pinus* desaparece dando paso a especies de los géneros *Podocarpus* y *Widdringtonia* en África austral. En Australia, aunque poco numerosas, las coníferas están presentes en los bosques de la costa este (*Araucaria cunninghamii*, *Araucaria bidwilli*, *Agathis robusta*). Tasmania tiene géneros endémicos tan heterogéneos como *Dacrydium*, *Phyllocladus* y *Athrotaxis*. En Nueva Zelanda los bosques de coníferas autóctonos están

compuestos por especies como *Agathis australis*, *Agathis robusta*, *Podocarpus dacrydiodes*, *Podocarpus totara* y *Dacrydium cupressium*.

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

La observación de la estructura macroscópica de la madera de coníferas no resulta de interés desde el punto de vista analítico, porque su semejanza interespecies es muy elevada, y solo la característica de olor en algunos géneros como *Cedrus*, *Juniperus*, *Cupressus*, entre otros, permite encuadrar a primera vista una madera de conífera en un determinado grupo.

De acuerdo con Jeffrey (*J.E.C The Anatomy of wood plants*). las

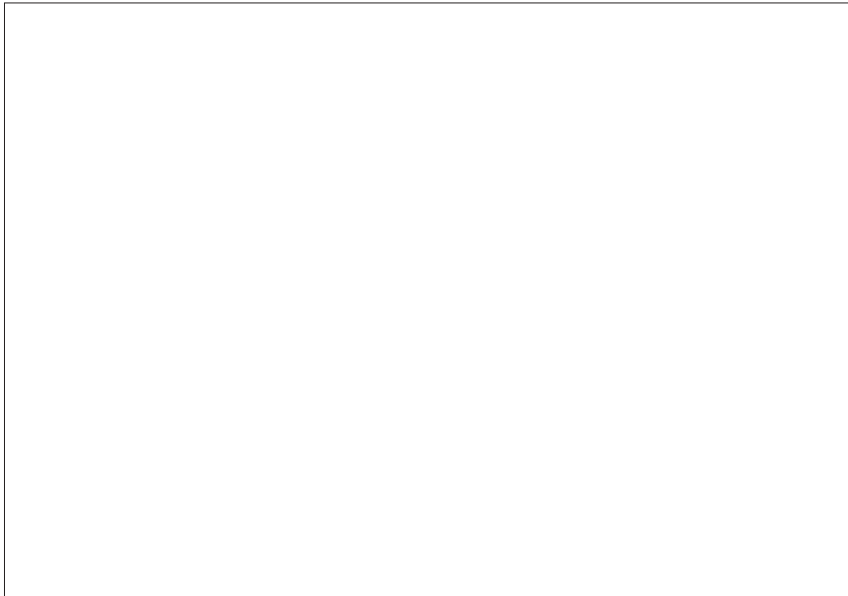


Foto 4 Microfotografía electrónica. Engrosamientos helicoidales sobre traqueidas verticales de *Taxus baccata*

gimnospermas del Paleozoico, de las que proceden las coníferas actuales, carecían de los típicos anillos de crecimiento, y las punteaduras estaban limitadas a las paredes radiales de las traqueidas longitudinales. Durante el Mesozoico se establecieron como caracteres definitivos las variaciones estacionales y las punteaduras areoladas se empezaron a situar sobre la cara tangencial de las traqueidas pertenecientes a la madera terminal del anillo, probablemente como consecuencia del enfriamiento de la Tierra y la aparición de estaciones marcadas. Debido a esto, los árboles no pudieron crecer de forma continua, sumándose a este cambio la aparición del parénquima longitudinal. Durante el Jurásico la aparición de este tipo de tejido se situó sobre una posición terminal dentro del anillo, segmentándose lo que hasta entonces se había convertido en traqueidas longitudinales. La yuxtaposición de tales células con el cambium permitió un fácil acceso al «almacén de comida». Una vez el parénquima se estableció como carácter permanente dentro de la anatomía de las

gimnospermas, se incrementó su presencia y distribución como consecuencia de un lógico proceso evolutivo que terminó por una distribución más amplia dentro de la madera, hasta alcanzar distribuciones metatraqueales. No significa esto que los géneros de coníferas sin parénquima longitudinal o muy escaso se encuentren menos evolucionadas, sino que en su proceso evolutivo no necesitaron desarrollar tan amplios tejidos de reserva.

Cuando los primeros botánicos comenzaron a clasificar y ordenar las coníferas observando la morfología de las plantas, seguramente no imaginaron la relación tan extraordinaria entre la taxonomía que propusieron y la anatomía de la madera de los vegetales clasificados. Es necesario señalar la proximidad de caracteres xilemáticos entre los géneros pertenecientes a la misma familia. Por ejemplo, todos los géneros incluidos en la familia de las Taxaceas, excepto *Austrotaxus* poseen traqueidas con engrosamientos helicoidales en las traqueidas longitudinales. ¿Esto significa que los botánicos que encuadraron diferentes géneros en una misma familia emplearon técnicas de microscopía para su

ubicación taxonómica, o por el contrario existe un efecto causal entre genotipo, morfología y características tisulares del xilema? Probablemente la respuesta no la conozcamos, pero sí es seguro que el fenotipo del árbol en lo que se refiere a la anatomía de su madera, se mantiene siempre y cuando sus condiciones de crecimiento no se encuentren coartadas. Sea cual sea la estación que ocupe una planta de *Torreya spp.* desarrollará siempre engrosamientos helicoidales en sus traqueidas longitudinales.

Lo verdaderamente curioso de las maderas de coníferas es que a pesar de la diferencia botánica entre dos géneros tan distantes en cuanto a la situación geográfica que ocupan, por ejemplo, *Tsuga canadensis* (Norteamérica) y *Dacrydium franklinii* (Tasmania), su xilema o madera es tan parecida que obliga a recurrir a técnicas microscópicas para diferenciarlas entre sí. Este ejemplo puede hacerse extensivo al resto de los géneros de coníferas repartidos por todo el mundo.

Todos los tejidos que se pueden encontrar en las maderas de coníferas se incluyen en dos fundamentales:

A). Prosenquimatosos: tejidos de prosénquima, es decir, tejidos formados por células alargadas, fusiformes o filiformes, firmemente unidas por sus cabos o extremos puntiagudos, de membranas engrosadas en mayor o menor grado, sin contenido protoplásmico o con muy poco.

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

Elementos longitudinales

Las traqueidas, tejido fibroso lignificado, con punteaduras en reborde y extremos no perforados tienen un aspecto y forma característi-

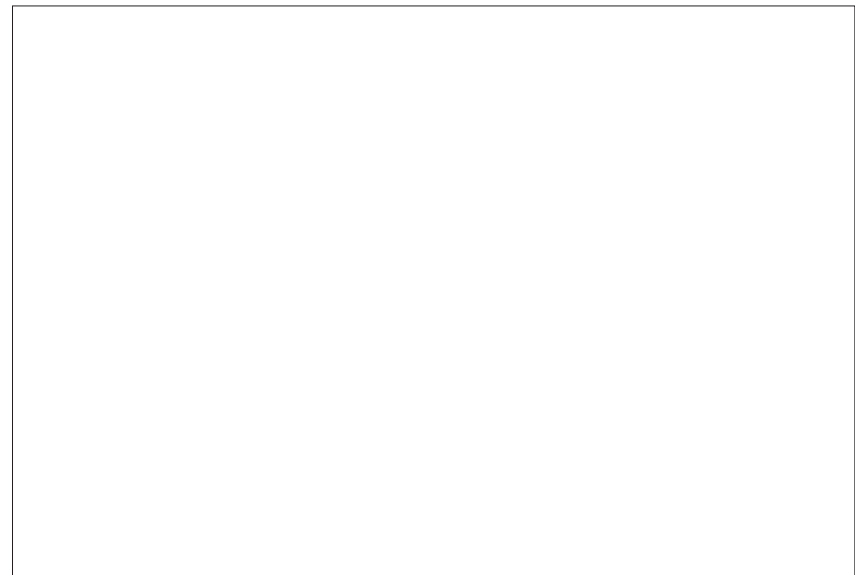
cos en las coníferas, con punteaduras grandes y areoladas, de gran longitud, hasta de 1 mm., como en el género *Araucaria*. Constituyen el elemento más abundante en la madera de las coníferas, de la que forman el 90 % del volumen total. Su forma general es la de un prisma alargado, con sus dos extremidades truncadas oblicuamente por planos paralelos a una línea situada en la sección radial. Se unen longitudinalmente por medio de estos planos, formando en su conjunto alineaciones paralelas al eje del tronco. La luz transversal de las traqueidas, aunque varía entre sí con respecto a la posición de éstas en el árbol, es un factor constante en valor absoluto de conjunto, esto es: maderas con traqueidas de gran luz y maderas con traqueidas de pequeña luz.

Las traqueidas presentan en sus paredes punteaduras areoladas, según hemos indicado anteriormente, y en algunas especies engrosamientos que, por su forma constante, tienen carácter analítico.

Las punteaduras son, en general, canalículos cerrados, formados como consecuencia de un desigual engrosamiento secundario de la pared de las células.

El engrosamiento puede adoptar varias formas, dando los diferentes tipos de punteaduras, que agrupamos en dos en cuanto a las coníferas se refiere, a saber, simples y rebordeadas. En estas últimas, el engrosamiento de la laminilla media da lugar al denominado **toro**. Pues bien, sólo un género de coníferas tiene este toro en forma de estrella. Nos estamos refiriendo a la madera del género *Cedrus*.

Las punteaduras de tipo areolar se presentan siempre en forma constante en las paredes radiales, y en algunas especies en las paredes tangenciales. Las situadas en las paredes radiales pueden presentarse agrupadas en una



sola o en dos o tres líneas verticales. Cuando la presencia de punteaduras sobre las paredes radiales se realiza en más de una fila, su distribución dentro la pared de la traqueida puede ser de dos tipos: en disposición opuesta, es decir siguiendo líneas horizontales paralelas, ó en disposición alterna cuando las filas de punteaduras se alternan. Es necesario señalar que la disposición pluriseriada de punteaduras areoladas en las traqueidas longitudinales de las maderas de coníferas, sólo debe tomarse como un carácter analítico cuando su presencia es constante, ya que son algunos géneros los que las presentan de forma ocasional. Por el contrario otros, como *Keteleeria*, *Tsuga*, *Larix*, *Pseudolarix*, *Metasequoia*, *Cunninghamia*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Calocedrus*, *Taxus*, *Dacrydium*, incluyen este carácter en su anatomía de forma constante en las traqueidas longitudinales de la madera de primavera. Además de poseer esta característica anatómica algunos de estos géneros incluyen alrededor de la punteaduras biseriadas un engrosamiento denominado **engrosamiento crasulae**, **Barras de Sanio** o también llamado **crásulas**. Es un engrosamiento localizado en la laminilla

Foto 5 Microfotografía electrónica. Engrosamientos verrucosos sobre la pared secundaria de traqueidas verticales de *Callitris columellaris*

media y en la pared primaria en el entorno de las punteaduras. Se presenta en algunos géneros (*Keteleeria*, *Tsuga*, *Larix*, *Metasequoia*, *Taxodium*, *Podocarpus*), e incluso sobre formaciones uniseriadas de punteaduras, pero nunca está presente sobre los géneros *Araucaria* y *Agathis*.

Por contra, dentro del amplio abanico que representan los 55 géneros de coníferas, sólo dos géneros presentan la particularidad de poseer punteaduras areoladas pluriseriadas poligonales sobre su cara radial, y ocasionalmente sobre la tangencial, estos son, *Araucaria* y *Agathis*.

Otro tipo de engrosamiento cuya presencia en las traqueidas longitudinales tiene carácter analítico son los **engrosamientos helicoidales** y en menor proporción por su presencia ocasional los **engrosamientos verrucosos**. Está presente el primer tipo en los géneros (*Taxus*, *Torreya*, *Cephalotaxus*, *Pseudotsuga*, *Austrocedrus*) y el segundo en

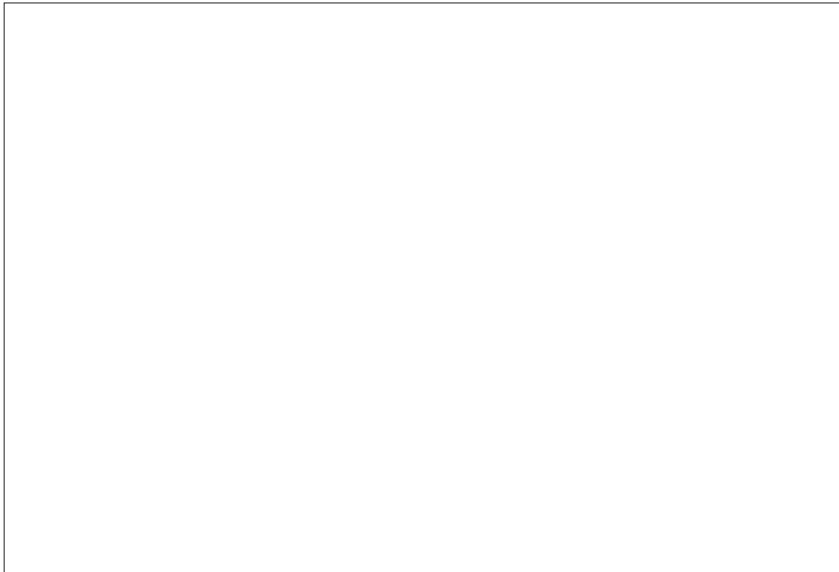


Foto 6 Microfotografía electrónica. Barras de Sanio sobre punteaduras biseriadas de *Taxodium distichum*

(*Tetraclinis* y *Callitris*).

Entre las paredes longitudinales de las traqueidas y precisamente en las esquinas, línea de unión de las traqueidas, dejan algunas especies espacios vacíos. Estos espacios intercelulares limitados por las paredes longitudinales de cada una de las traqueidas concurrentes en el mismo, reciben el nombre de **meatos**. Son muy marcados y constantes en los géneros cuyas traqueidas son preferentemente de sección elíptica. Los citamos como constantes en los géneros (*Araucaria*, *Agathis*, *Pseudolarix*)

Aunque más escaso, otro tipo de engrosamiento que se presenta en las traqueidas longitudinales es el **callitroide**. Este tipo de engrosamiento exclusivo del género *Callitris*, aunque también ha sido observado en otros géneros de forma esporádica, se presenta en las paredes radiales de las traqueidas longitudinales en forma de barras transversales que sobresalen de las punteaduras areoladas.

A veces, en las traqueidas longitudinales de las maderas de coníferas aparecen unos engrosamientos helicoidales que pueden confundirse con los engrosamientos verdaderos de algunos géneros de coníferas. Este tipo de engrosamiento denominado **engrosamiento helicoidal por secado**, parece ser que se origina como consecuencia del secado anormal de la madera. Para diferenciarle de los engrosamientos helicoidales verdaderos, hay que recurrir a observar toda la muestra y comprobar que esta presente de forma regular, y además observar las punteaduras de las paredes radiales de las traqueidas longitudinales, ya que parece ser que la abertura de estas en maderas anormalmente secadas aparecen ampliamente extendidas, como si de una abertura oblicua en la pared se tratara.

Esporádicamente se presenta en las traqueidas de algunas coníferas la **trabécula**, una barra cilíndrica que atraviesa la luz de la traqueida dentro de las paredes tangenciales de la misma. El origen de esta particularidad no está completamente aclarado y, aunque raramente, se puede presentar en todas las coníferas, su presencia no puede tomarse como dato analítico de

diferenciación específica.

Cuando las traqueidas longitudinales aparecen con inclusiones de resina en su lumen se las denomina **traqueidas resinosas**. En las preparaciones aparecen rojizas o negras y amorfas en el corte transversal, como bandas trasversales o formando masas compactas en las secciones radiales. Su presencia es común en *Araucaria* y *Agathis*.

Las células parenquimatosas constitutivas de la madera sirven en la albura, mientras están vivas, como elementos conductores y de almacenamiento. Ahora bien, a medida que el cambium continúa su movimiento centrífugo, se aparta de dichas células, éstas van perdiendo su contenido y vitalidad para terminar transformándose en el tejido que suministra al árbol su resistencia mecánica y de sostén, al mismo tiempo que efectúa fenómenos de conducción. No obstante, algunas de estas células continúan vivas, en determinadas especies, cumpliendo las funciones propias del parénquima y constituyen el tejido que se conoce con este nombre.

El parénquima longitudinal de las coníferas se presenta en forma de bandas alargadas en el sentido del eje del árbol.

En las secciones transversales aparece en células de sección más o menos rectangular, de paredes más delgadas que las de las traqueidas y con contenidos oscuros al teñirse la preparación.

El parénquima de las coníferas es difícil de observar en la sección longitudinal por estar formado, en general, por bandas de un corto número de células de espesor, formando líneas, lo que hace que se salga frecuentemente del campo de la preparación; también ocurre lo mismo en las secciones tangenciales. No obstante, cuando puede observarse en

estas secciones presenta el aspecto de células rectangulares de paredes delgadas con contenido celular; su pared inferior y superior son horizontales, lo que las diferencia rápidamente de las traqueidas normales. Dichas paredes presentan punteaduras simples, cuando éstas son paso entre células contiguas de parénquima, o semibordeadas cuando son paso entre células de parénquima y de traqueidas normales, apareciendo el borde, en este caso, en la pared de la traqueida. Las punteaduras de las paredes sin reborde las distinguen de las traqueidas en cadena, con las que podrían confundirse en algunos casos.

Tres tipos de parénquima se distinguen según su posición en el anillo de crecimiento.

Parénquima terminal: cuando se presenta en el límite del anillo de crecimiento. Está presente, entre otros, en los géneros *Cunninghamia*, *Calocedrus*, *Juniperus*, *Thuja*.

Parénquima metatraqueal: cuando se presenta en el interior del anillo formando grupos o fajas. (*Taiwania*, *Cryptomeria*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Juniperus*, *Glyptostrobus*, *Cupressus*, *Fokienia*, *Thujopsis*, etc).

Parénquima difuso: si se presenta en el interior del anillo en células más o menos aisladas y distribuidas irregularmente. (*Metasequoia*, *Cunninghamia*, *Podocarpus*, *Dacrydium*, *Saxegothaea*, *Austrocedrus*, *Tetraclinis*, *Diselma*, etc).

El canal resinífero, como se sabe, es un elemento anatómico constituido por un espacio hueco intercelular en que vierten la resina las células que forman sus paredes, células resinógenas.

Estos canales son unos longitudinales y otros transversales u horizontales: estos últimos están incluidos en los radios leñosos que, a este fin, se engruesan en la zona contigua al canal, y en consecuencia,

presenta en las secciones tangenciales de la madera un aspecto fusiforme.

Por otra parte, los canales pueden ser normales o fisiológicos; es decir, los que naturalmente presenta la estructura de la madera, y traumáticos o patológicos, los producidos por heridas u otras causas.

La diferencia entre los canales resiníferos longitudinales fisiológicos y patológicos, radica principalmente en su localización dentro del anillo de crecimiento y en la forma de presentarse; los canales normales aparecen principalmente en la zona de otoño y, generalmente, aislados; los traumáticos, por el contrario, son propios de la zona de primavera y se presentan en pequeños grupos.

Por lo que se refiere a la diferencia de tamaño entre los longitudinales y los transversales, decir que son los primeros de mayor diámetro en todos los géneros y más numerosos.

Las células resinógenas que revisten los canales son de dos tipos: unas de paredes gruesas y resistentes, por lo que dan un corte limpio con el microtomo, que hace aparezcan con toda nitidez en las preparaciones; y otras, por el contrario, de paredes delgadas, que, generalmente, se desgarran con el microtomo.

La existencia de los canales resiníferos así como la naturaleza de las células resinógenas son de un gran valor analítico.

La situación de los canales resiníferos, dentro del anillo de crecimiento, no debe ser considerada como un carácter analítico diferenciador. El estudio de numerosas especies ha demostrado que la situación de los canales resiníferos en los anillos de crecimiento en la mayor parte de los casos se modifica cuando la procedencia de la especie es distinta, si bien su distribución puede seguir ciertas tendencias de ubicación.

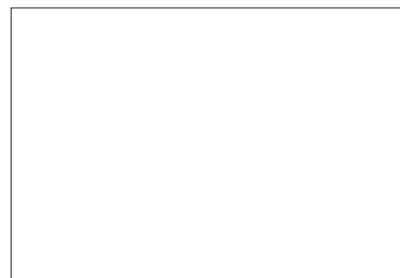


Foto 7 Microfotografía electrónica. Punteaduras pinoide en los campos de cruce de *Pinus taeda*

Elementos transversales

Los elementos transversales de la madera de coníferas están constituidos exclusivamente por los radios leñosos.

Estos radios hacen en la madera el mismo papel que las llaves o piezas a tizón efectúan en las obras de fábrica de sillería o mampostería. Un radio leñoso de las maderas de coníferas en su forma más complicada está constituido por traqueidas radiales, parénquima radial y células excretoras de canales resiníferos.

Cuando el radio está formado exclusivamente por parénquima, constituye lo que se llama un **radio homogéneo**. Cuando están formados por traqueidas y parénquima reciben el nombre de **heterogéneos** y, si además incluyen un canal resinífero, reciben el nombre de radios fusiformes por la forma que presentan en las secciones tangenciales. Cuando lo constituye una sola línea de células, se llaman **uniseriados**, y cuando están formados por dos líneas, **biseriados**. Pueden presentarse formados por una línea y otra u otras partes por dos, y se llaman entonces **biseriados en parte**. Estos últimos tienen presencia continua en los géneros *Cedrus* y *Cunninghamia*.

Las traqueidas radiales se diferencian de las restantes células de los radios leñosos por la presencia de punteaduras areoladas con toro, es decir, las mismas punteaduras que se

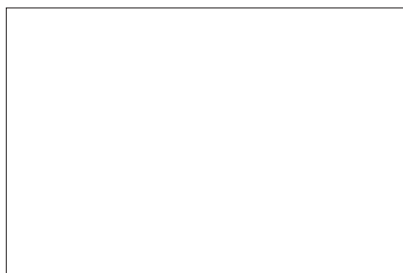


Foto 8 Microfotografía electrónica. Detalle de punteadura con engrosamiento callitroide y estructura en capas de la pared secundaria en *Callitris columellaris*

presentan en las traqueidas verticales. Por otra parte, este tejido es del mismo tipo prosenquimatoso que el de estas últimas traqueidas y sus células, por consiguiente, carecen de protoplasma. Las paredes de las traqueidas radiales pueden ser lisas, dentadas y con engrosamientos más o menos marcados. Las dentadas presentan los dientes en las formas siguientes:

Dientes obtusos: bien marcados y de punta ancha.

Dientes agudos: bien marcados y de punta afilada.

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

Por último, con respecto a la posición que las traqueidas ocupan en el radio, se pueden considerar:

marginales cuando aparecen en los bordes del radio (*Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Picea*, *Pseudolarix*, *Larix* y *Pinus*) y

diseminadas cuando están en el interior del mismo (*Pinus*). Estas dos características suelen presentarse en algunas especies como tendencia y, no obstante, tienen carácter analítico; así vemos que, cuando una determinada especie tiene tendencia a que sus traqueidas radiales aparezcan en los bordes del radio, no quiere decir esto que no pueda tener radios, aunque en general son muy escasos, con traqueidas distribuidas en su interior, es decir, diseminadas.

Las células del parénquima radial aparecen perfectamente diferenciadas por la naturaleza de las punteaduras, la existencia de restos de protoplasma que se tiñe de oscuro y sus paredes radiales lisas, paralelas y horizontales, que son características.

En este orden de ideas, uno de los caracteres de mayor valor analítico para la diferenciación de las especies de las coníferas son las punteaduras de paso entre las células del parénquima radial y las traqueidas verticales: el estudio de estos caracteres requiere se defina previamente lo que se llama el **campo de cruce**, que es la superficie limitada, en las preparaciones radiales, por las dos paredes de las traqueidas verticales y las dos paredes horizontales de las células del parénquima, ya que es en esta superficie donde se estudian la naturaleza de las punteaduras, su número y su disposición en pisos.

En cuanto a la naturaleza de las punteaduras, **F.V.J. Phillipps** distingue los siguientes tipos:

1°. Tipo de forma de ventana. Pinoide I de Beverluis,

Las punteaduras, que ocupan la casi totalidad del campo de cruce, son de forma rectangular y su número es, en general, una o dos por cruce. Carecen prácticamente de rebordes.

Presentan este tipo de punteadura los géneros *Pinus* y *Sciadopitys*.

2°. Tipo pinoide.

Pinoide II de Beverluis. Lo mismo que en el caso anterior, las punteaduras no tienen reborde, su forma es redondeada y su número muy variable, llegando hasta cinco por cruce.

Es necesario hacer constar que en estos dos tipos el canal de la

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

Ejemplo de este tipo se encuentra presente en el género *Pinus*.

3°. Tipo piceoide.

La punteadura posee rebordes y las aberturas son, en este caso, largas, estrechas y atravesadas de forma generalmente ovalada, del que sobresalen un poco los extremos.

Su número por campo de cruce es muy variable.

Algunos autores la subdividen en tres: **Araucaroide**, **Abietoide** y **Piceoide**, que se diferencian por el tamaño de la abertura y por su forma, según sean más o menos elípticas.

Como ejemplo podemos citar los géneros *Keteleeria*, *Pseudotsuga*, *Picea*, *Pseudolarix* y *Larix*.

4°. Tipo cupresoide.

La punteadura tiene reborde y las aberturas, de forma ovalada, están contenidas totalmente en el reborde de la misma. Es la más abundante entre todas las coníferas.

Como ejemplos de géneros que incluyan este tipo de punteadura tenemos, *Tsuga*, *Taiwania*, *Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Fokienia*, *Thujopsis*, *Actinostrobus* y *Callitris*.

5°. Tipo taxodioide.

Las punteaduras tienen rebordes, las aberturas con tendencia circular o elíptica sobrepasan los bordes de aquellas que tienen también forma circular u ovoides.

Tenemos como ejemplos los géneros, *Abies*, *Cedrus*, *Metasequoia*, *Cunninghamia*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Thuja*, *Microcachrys* y *Acmopyle*.