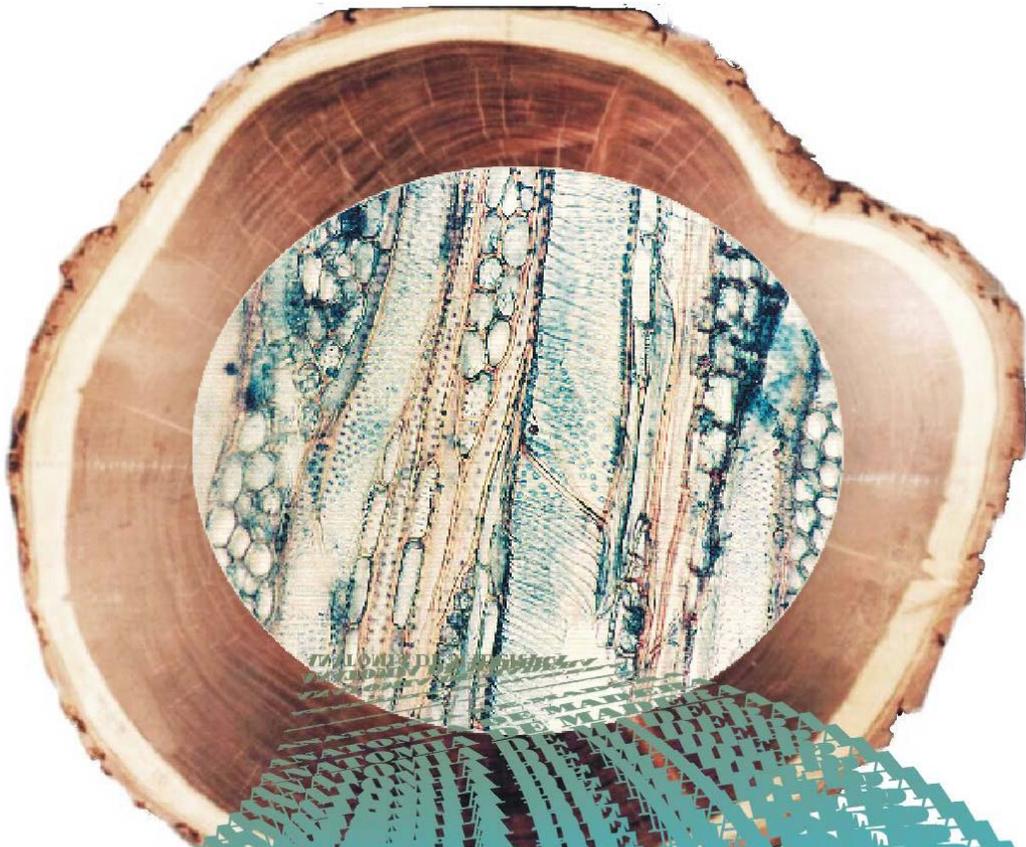


UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO  
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES  
CATEDRA DE DENDROLOGIA Y XILOGIA



# ANATOMIA DE MADERA

DRA. ANA MARIA GIMENEZ  
DRA. JUANA GRACIELA MOGLIA  
ING. PATRICIA HERNANDEZ  
ROXANA GEREZ

UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO  
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES  
CATEDRA DE DENDROLOGIA

# ANATOMÍA DE MADERA

Equipo de Trabajo:

Dra. Giménez Ana María

*Profesor Titular ordinario*

Dra. Moglia Juana Graciela

*Profesor Adjunto Ordinario*

Ing. Ftal. Hernández, Patricia

Gerez Roxana

*Ayudante Estudiantil*

AÑO 2005  
Segunda Edición

## Prólogo

*El objetivo de este trabajo es brindar a los estudiantes un texto, donde puedan encontrar los conceptos básicos sobre el tema: Anatomía de Madera, ilustrados con ejemplos, gráficos y fotografías recogidos a lo largo de nuestra experiencia para su mejor comprensión e interpretación.*

*Durante 25 años en la docencia universitaria, la cátedra de Dendrología y Xilología de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Santiago del Estero, Argentina, ha desarrollado diferentes actividades: en el ámbito de la docencia, se han escrito anteriormente apuntes de cátedra a fin de unificar la bibliografía existente para el tratamiento de distintos temas y que constituyen el antecedente del presente trabajo.*

*En el área de investigación se han publicado numerosos artículos científicos en revistas nacionales e internacionales, además de dos libros. Esto nos permitió enriquecer los temas tratados con ejemplos y trabajos propios.*

*Es nuestro deseo que nuestros estudiantes disfruten y aprovechen del contenido de este texto tanto como lo hicieron sus autoras al realizarlo.*

*Las autoras*

*Santiago del Estero, 2 de agosto de 2000*

**INDICE**

	Páginas.
1. Introducción	1
2. Estructura Macroscópica del Tronco	6
2.1. Corteza	6
2.2. Albura y Duramen	8
2.3. Anillos de Crecimiento	9
3. Fisiología del Arbol	15
3.1. Crecimiento	15
3.2. Conducción del Agua	24
3.3. Sustentación del Vegetal	24
4. Anatomía de la Madera	25
4.1. Estructura de la Pared Celular	25
5. Estructura de la Madera de Coníferas	34
5.1 Traqueidas Axiales	35
5.2 Parénquima Axial	37
5.3 Traqueidas Radiales	37
5.4 Parénquima Radial (Radios)	38
5.5 Células Epiteliales	40
5.6 Canales Resiníferos	40
5.7 Traqueidas en Series Axiales	41
6. Estructura de la Madera de Latifoliadas	42
6.1. Vasos	43
6.2. Parénquima Axial	53
6.3. Fibras	57
6.4. Parénquima Radial o Radios	59
6.5. Traqueidas Vasculares	64
6.6. Traqueidas Vasicéntricas	64
6.7. Caracteres Anatómicos Especiales	64
6.7.1. Canales Celulares e Interculares	64
6.7.2. Células Oleicas, Mucilaginosas	66
6.7.3. Cristales y Sílice	66
6.7.4. Floema Incluso	67
6.7.5. Estructura Estratificada	68
6.7.6. Fibras Septadas	68
6.7.7. Espesamientos Espiralados	69
7. Aspectos Ecológicos de la Evolución del Xilema	70
7.1 Relación entre las características anatómicas y el ambiente	71
8. Variabilidad de la madera	75
9. Bibliografía	79

## **INDICE DE LAMINAS**

Lámina I: Toma de muestras para el estudio de la madera.

Lámina II: Fig.1- Sección transversal de una rodaja del fuste de Algarrobo

(*Prosopis* sp.)-

Fig. 2- Corteza de *Schinopsis quebracho colorado*, Anacardiaceae.

Lámina III: Diferenciación de zonas en anillos de crecimiento en una Conífera.

Lámina IV: Límites de anillos de crecimiento.

Lámina V: Zona cambial. Localización del cambium.

Lámina VI: Elementos del xilema

Lámina VII: Espesamientos espiralados de la pared secundaria.

Lámina VIII: Puntuaciones.

Lámina IX: Miembros de vasos.

Lámina X: Oclusión de vasos por gomas y tálides.

Lámina XI: Tipo de poros.

Lámina XII: Parénquima axial

Lámina XIII: Radios leñosos.

Lámina XIV: Caracteres anatómicos especiales.

# ANATOMIA DE LA MADERA

## 1-INTRODUCCION.

La **Anatomía de Madera** es la rama de la Biología que estudia el xilema, leño o madera con el fin de:

- Conocerlo y darle un uso correcto.
- Determinar especies.
- Predecir usos adecuados.
- Prever el comportamiento del leño en procesos industriales.
- Evaluar la aptitud tecnológica de la madera.

La **madera**(del lat. materia), **xilema** (del griego lignificarse) o **leño** (del lat. *Lignum*) es la parte sólida de los árboles por debajo de la corteza. Es el conjunto de elementos lignificados, lo mismo traqueas o traqueidas. En sentido estricto, en cuanto al período de su formación, todo tejido secundario producido por el cambium hacia el interior del mismo.

**Es un material heterogéneo y anisotrópico**, con propiedades muy diferentes de acuerdo a la dirección considerada. El estudio de su anatomía tiene gran influencia en la Tecnología y en la Industria.

La madera tiene principalmente las siguientes características:

- Es un material poroso, celular, no es un sólido.
- Está compuesto por más de un tipo de células, por lo tanto su constitución es heterogénea.
- La mayor proporción de elementos celulares es alargada con su eje longitudinal paralelo al eje del fuste.
- Las paredes celulares están constituidas fundamentalmente de celulosa, que forma largas cadenas moleculares.
- Contiene también lignina y hemicelulosas; éstas se ubican entre las cadenas de celulosa, donde además puede haber agua.
- El lumen de las células y la pared celular pueden contener diferentes materiales.

Dadas las características estructurales las posibles fuentes de variación en el leño son:

- Tipos de células presentes y sus proporciones.
- Tamaño de los diferentes tipos de células.
- Espesor de la pared celular.
- Dirección del eje de la célula en referencia al tronco.
- Proporción de un tipo de células con respecto a otro.
- Composición de la pared celular.
- Naturaleza, presencia y distribución de materiales extraños.

La Anatomía de Madera da apoyo a otras ramas de las Ciencias Forestales como: **Tecnología de la Madera, Silvicultura, Dendrocronología, Dasometría, etc.**

El leño es un material altamente heterogéneo por su estructura y textura, por lo que exige importantes investigaciones en el ámbito de la **Tecnología Industrial** y del **Mejoramiento Genético** con el fin de obtener una materia prima lo menos variable posible. El secado de la madera, los sistemas de corte, el encolado, etc. están relacionadas con de las cualidades anatómicas de cada especie.

Las variables **Silviculturales** que influyen en la calidad de la madera son el espaciamiento, la poda, la competencia, la calidad de sitio, etc. La anatomía influye en la toma de decisiones sobre la oportunidad e intensidad de tales prácticas dependiendo esto del tipo de producto a obtener.

Un aprovechamiento forestal implica una serie de conocimientos precisos acerca de la biología de las especies forestales maderables. Todos los datos necesarios para ello, tales como determinación de ciclos, talas, períodos de entresaca y estimación de volúmenes de madera susceptible de explotación están basados en la edad y ritmo de crecimiento de los árboles. La dificultad de determinar la edad de los árboles o la tasa de crecimiento se agudiza en las zonas tropicales y subtropicales donde la visibilidad de los anillos no es buena y se desconoce el ritmo de crecimiento; esto es la causa principal del inadecuado manejo y la errónea explotación.

Si se desconoce la edad es difícil evaluar el crecimiento y por ende determinar el volumen para poder aplicar una metodología correcta que permita mantener una renta sostenida.

El estudio del crecimiento de los árboles es la base para el desarrollo de la **Dendrocronología**. Esta permite correlacionar parámetros climáticos con los espesores de anillos y así reconstruir el clima de épocas remotas. La Dendrocronología sirve de soporte a la Historia, Arqueología, Geomorfología, etc.

### **Cómo se estudia la madera?**

Según Hugues (1973), el principal objetivo de la investigación anatómica es verificar la relación existente entre las características estructurales y su posterior aplicación. Estas variaciones pueden explicarse a través de variables dendrométricas físicas y anatómicas.

Existe una jerarquía de variaciones de los caracteres estructurales vinculada al ambiente, especie, individuos dentro de cada especie y a la posición de la muestra dentro de cada ejemplar (Zobel y Van Buijtenen, 1989). De este modo, la estructura de la madera es el resultado de la influencia de factores intrínsecos (genéticos) y extrínsecos (ambientales). La naturaleza e intensidad de la influencia de estos factores sobre los elementos anatómicos pueden diferir según la especie o el género. En *Eucalyptus* y *Quercus*, las variaciones ambientales están enmascaradas por los factores genéticos (Mosedale y Charrier, 1996; Wilkes, 1988) mientras que en *Pinus radiata* Cown y Mc Conchie (1982) citado por Zobel y Van Buijtenen (1989) encontraron que las variaciones ambientales, son más importantes que las debidas al genotipo.

Debido a que la madera es un material variable en muchos aspectos, su estudio requiere tener en cuenta estas variaciones. Así en la descripción e identificación de una especie determinada el estudio debe realizarse sobre varios individuos de dicha especie.

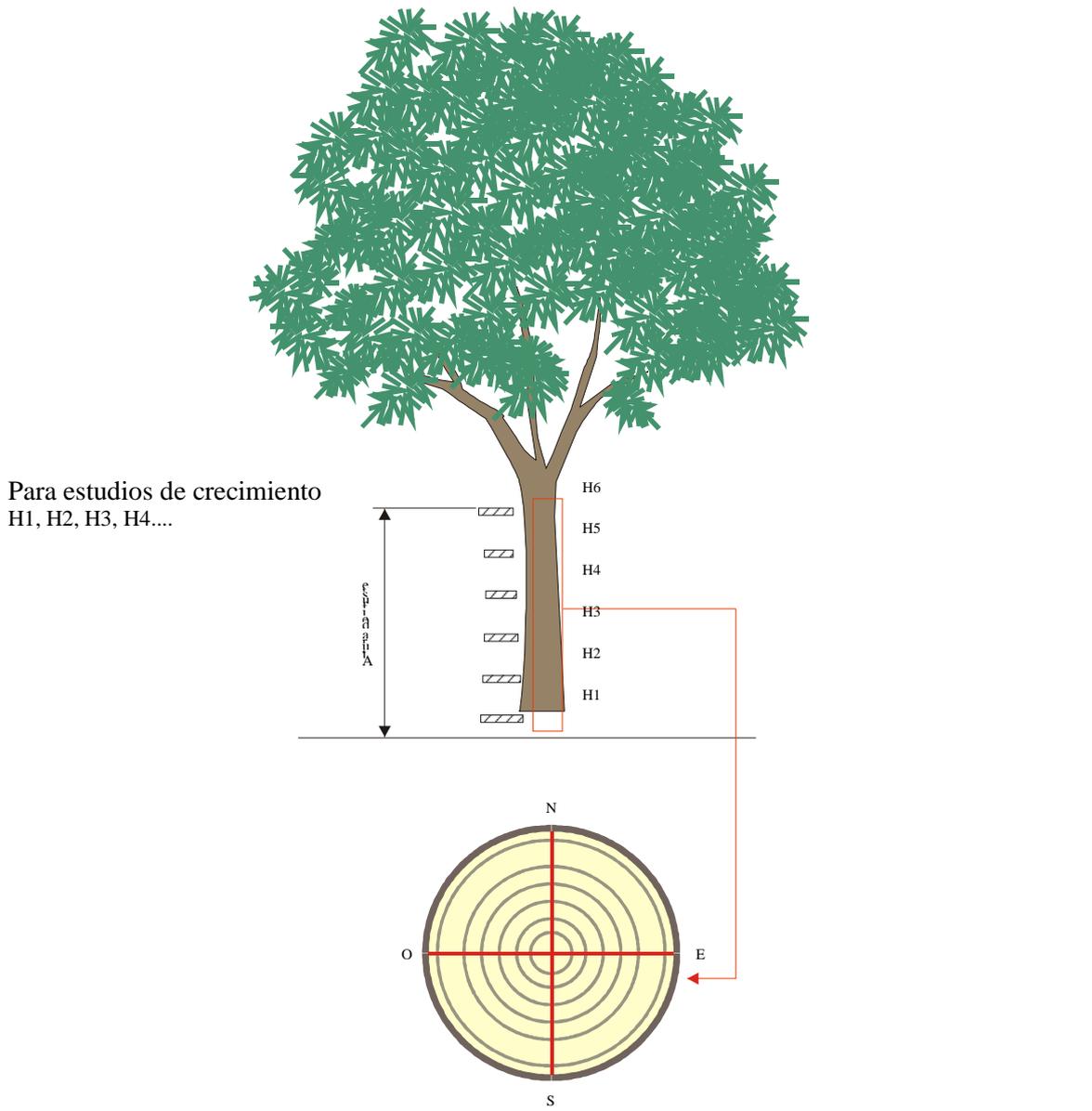
Existen diferentes normas donde se hallan descriptos los pasos que el investigador debe seguir en el estudio de la madera.

Normas utilizadas en el estudio de la madera:

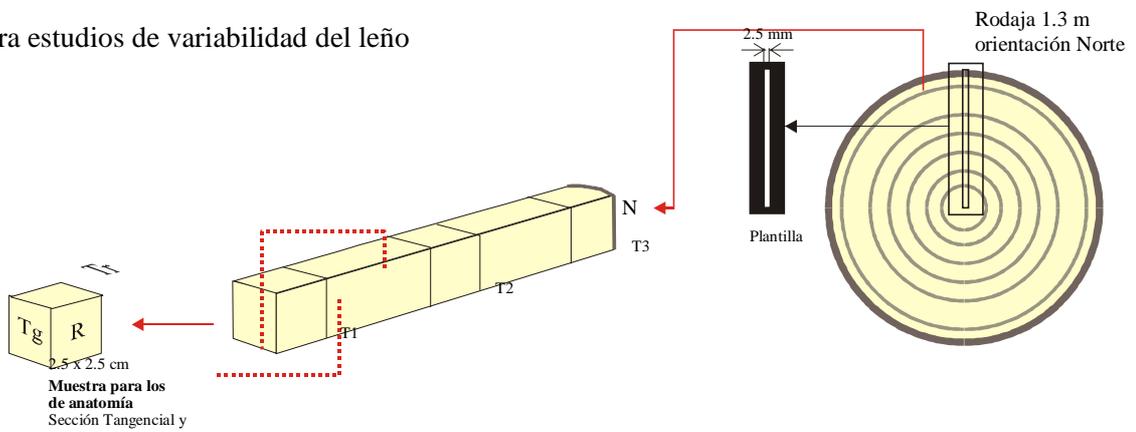
**IAWA-** Asociación internacional de Anatomistas de Madera- Listado de caracteres anatómicos para la identificación de maderas duras (Baas et al., 1989).

**Normas IRAM-** (Instituto Argentino de racionalización de materiales) N°9502 Vocabulario de maderas.

**Normas COPANT-** (Comisión Panamericana de normas técnicas) N° 30(1-19).



Para estudios de variabilidad del leño



Esquema de toma de muestras del árbol de estudio

Lámina I

## PLANOS ANATOMICOS DE CORTE

Por tratarse de un organismo heterogéneo constituido por células dispuestas y organizadas en diferentes direcciones, el aspecto de la madera varía de acuerdo con la sección observada. Para estudios anatómicos se adoptan los siguientes planos convencionales de corte.

- ❖ **Corte Transversal (X):** perpendicular al eje del árbol.
- ❖ **Corte Radial (R):** paralelo a los radios o perpendicular a los anillos de crecimiento.
- ❖ **Corte Tangencial (T):** tangencial a los anillos de crecimiento o perpendicular a los radios.

Además de la apariencia, también el comportamiento físico- mecánico de la madera difiere en cada uno de estos sentidos, fenómeno conocido como anisotropía. Por presentar esta particularidad, la madera es un material anisotrópico.

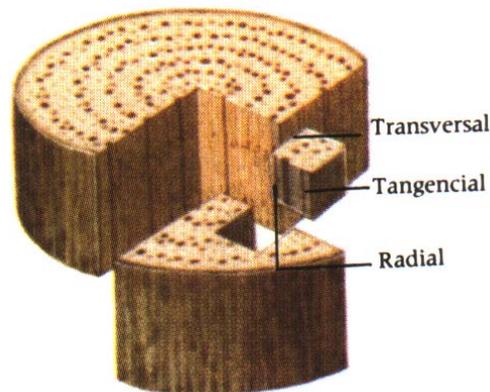


Gráfico 1: Obtención de un cubo con las tres secciones correctas de estudio.

## 2- ESTRUCTURA MACROSCOPICA DEL TRONCO

Si se observa una sección transversal de un fuste de afuera hacia adentro, se evidencian diferentes zonas (Lam. II).

A- Corteza Forestal { Ritidoma  
Corteza Viva

B- Madera o Xilema: { Albura  
Duramen

El tallo desempeña diferentes funciones:

- ✓ **Crecimiento.**
- ✓ **Conducción de agua.**
- ✓ **Transporte, almacenamiento y conducción de sustancias nutritivas.**
- ✓ **Sostén del vegetal.**
- ✓ **Secreción de sustancias.**

### 2.1- CORTEZA.

La corteza está constituida interiormente por **floema** (corteza viva) conjunto de tejidos vivos especializados en la conducción de savia elaborada, y exteriormente por **ritidoma** o **cortex o corteza muerta**, tejido que reviste el tronco (Lam. II)

La corteza es de gran importancia en la identificación de árboles vivos; y el estudio de su estructura despierta cada vez más interés por contribuir enormemente en la diferenciación de individuos semejantes. Algunas especies se usan industrialmente por su corteza como *Quercus súber* en la producción de corcho; *Schinopsis balansae*, *Astronium balansae*, *Acacia nigra*, *Eucalyptus sp.* en la producción de taninos; *Pinus radiata* en la producción de resinas; *Cinamonum celaricum* en la obtención de canela y otras numerosas aplicaciones como alimento de ganado, productos farmacéuticos y de perfumería, etc.

La corteza protege al vegetal contra el desecamiento, ataques fúngicos o fuego además de la función de almacenamiento y conducción de nutrientes.

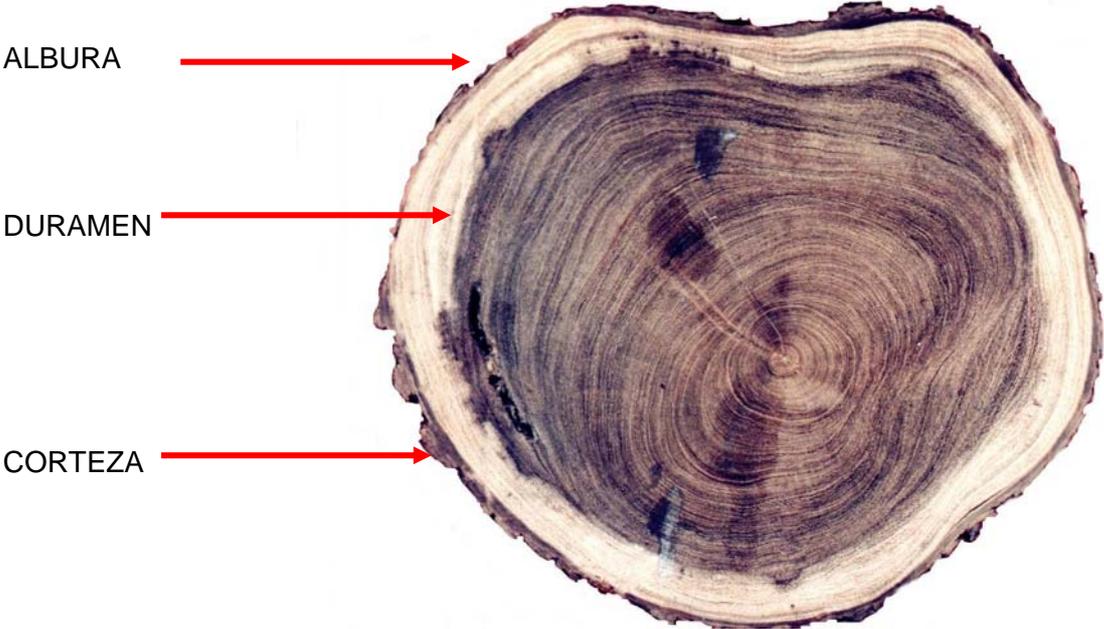


Lámina II

Fig. 1- Sección transversal de una rodaja del fuste de Algarrobo (Prosopis sp.),

Fig. 2- Corteza de *Schinopsis lorentzii*, Anacardiaceae- a) Vista de corteza externa. b- Sección transversal corteza viva y muerta.



## ALBURA Y DURAMEN

La madera del árbol vivo se caracteriza por presentar dos zonas definidas fisiológicamente y en muchos casos a nivel macroscópico. Ellas son **albura** y **duramen**.

La albura es la parte activa del xilema, que en el árbol vivo, contiene células vivas y material de reserva (IAWA,1964). Las normas IRAM, 9502 (1997) N°: 674:168.1 definen la albura como la parte del leño naturalmente más expuesta a la alteración total ó parcial, cuando el árbol ha sido abatido. La albura conduce gran cantidad de agua y de sales en solución, desde la raíz a las hojas; provee rigidez al tallo y sirve de reservorio de sustancias.

En determinados usos industriales esta porción del fuste se descarta, por ser menos resistente que el duramen.

El duramen es leño biológicamente inactivo, con funciones de sostén que ocupa la porción del tronco entre la médula y la albura, generalmente de estructura más compacta y de coloración más oscura que la albura. IAWA (1964), lo define como las capas internas de la madera, sin células vivas y en el cuál el material de reserva (almidón), ha sido removido ó constituido en sustancias del duramen.

La causa fisiológica de la formación del duramen es el envejecimiento del árbol.

La madera del **duramen**, pierde gradualmente su actividad vital y adquiere una coloración más oscura debido al depósito de taninos, resinas, grasas, carbohidratos y otras sustancias resultado de la transformación de materiales de reserva contenidos en las células parenquimáticas del duramen, antes de su muerte, además de algunas modificaciones celulares químicas y anatómicas.

Debido a que el duramen es un tejido más compacto y más pobre en sustancias nutritivas, es mucho mas resistente al ataque de hongos e insectos, presenta una durabilidad natural superior a la de la albura y se impregna con mayor dificultad.

La parte externa de la **albura** corresponde a la parte activa del tronco, sus células parenquimáticas se encuentran llenas de nutrientes y las células conductoras de regiones periféricas realizan el transporte de agua en el árbol. En consecuencia, el alto tenor de humedad y la ausencia de impregnadores le confieren menor resistencia mecánica. La albura es la parte más permeable del tronco y consecuentemente recibe con facilidad las soluciones preservantes. Las sustan-

cias nutritivas contenidas en las células parenquimáticas son en parte responsables de la mayor susceptibilidad al ataque de hongos o insectos, frecuentemente atraídos por sus contenidos (almidón, azúcares, proteínas).

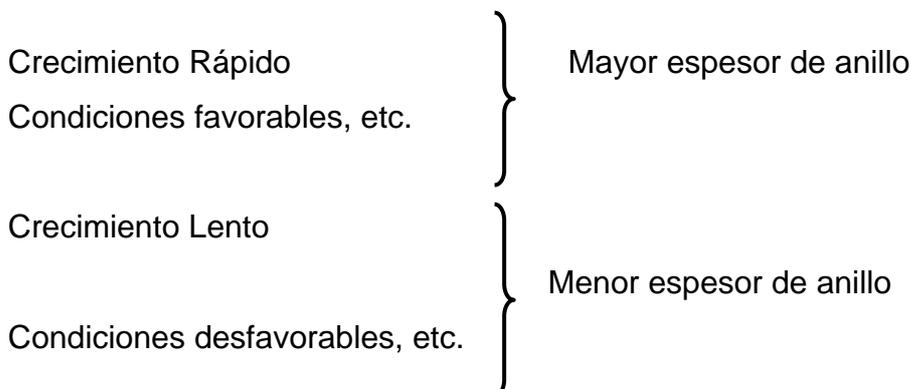
La proporción de albura y duramen varía de un árbol a otro y dentro de una especie depende de la edad, sitio, clima, suelo y otros factores. No todos los árboles presentan diferencia de coloración entre albura y duramen, a pesar de poseerla fisiológicamente. En algunos árboles no se evidencian diferencias macroscópicas entre albura y duramen.

**El duramen tiene:**

- ✓ **una coloración más oscura.**
- ✓ **menor tenor de humedad por la reducción de su actividad fisiológica.**
- ✓ **mayor resistencia al ataque de agentes destructores de la madera.**
- ✓ **menos permeable.**

**2. 3 - ANILLOS DE CRECIMIENTO.**

Normalmente, en zonas de clima templado, los anillos de crecimiento representan un incremento anual del árbol. Cada año se forma un anillo, razón por la que son llamados **anillos anuales**. Estos determinan la edad del árbol (Lám. III). Un análisis de los anillos de crecimiento, nos indica si el árbol tuvo un crecimiento rápido (anillos bien espaciados), o lento (pequeño espacio entre anillos); o aquellos años que han sido desfavorables para la planta (espesores menores), o más beneficiosos (espesores mayores).

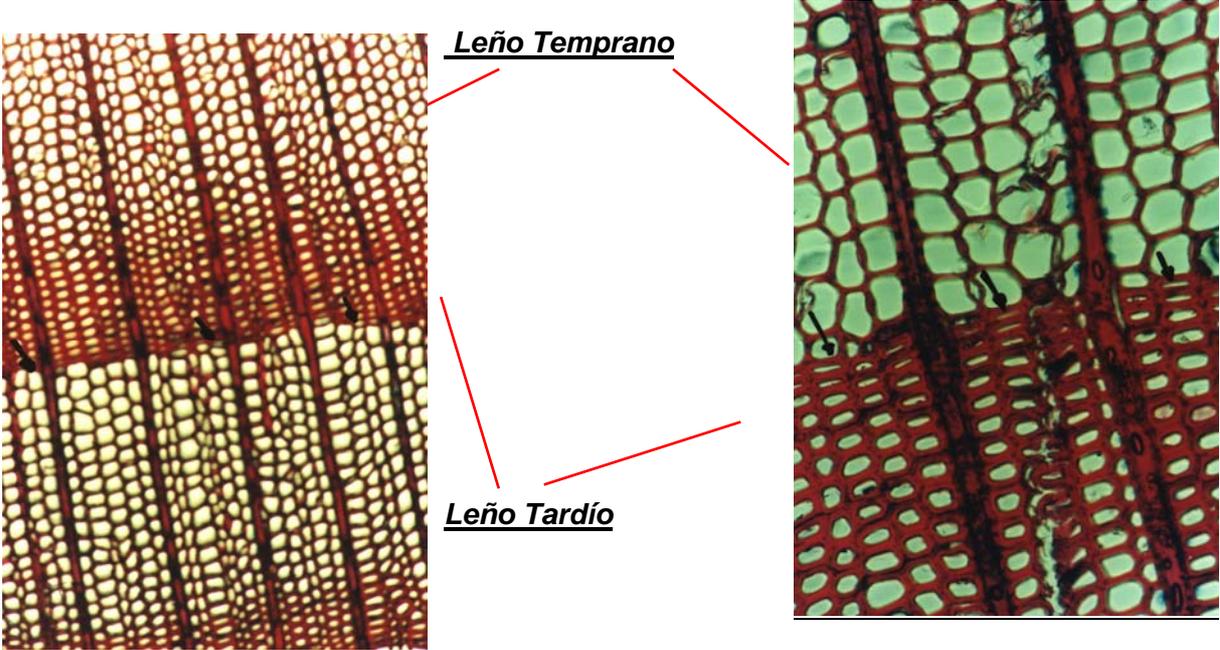




**Leño Temprano**

**Leño Tardío**

**Lámina III- Vista macroscópica del corte transversal del leño de una Conífera, donde se puede ver la diferencia de color entre leño temprano y leño tardío en los anillos de crecimiento.**



Vista microscópica del corte transversal del leño de *Pseudolarix amabilis*.

El estudio del ancho de los anillos de crecimiento, además de dar una información valiosa sobre la vida del árbol, es de gran interés para la Silvicultura, Dendrometría y Ordenación pues permite a través del análisis de troncos la elaboración de tablas de cubicación y sentar las bases para la producción.

La información de los anillos de crecimiento contribuye con la Meteorología, por permitir estimar las precipitaciones acaecidas durante un período de actividad vegetativa o descubrir variaciones climáticas de épocas pasadas.

La **Dendrocronología**, es la ciencia que estudia los anillos de crecimiento; ha colaborado enormemente en la Arqueología, posibilitando conocer la época de corte de maderas de antiguas construcciones y determinar la edad de ciertas obras de arte y antigüedades históricas.

Un anillo de crecimiento típico consta de dos partes

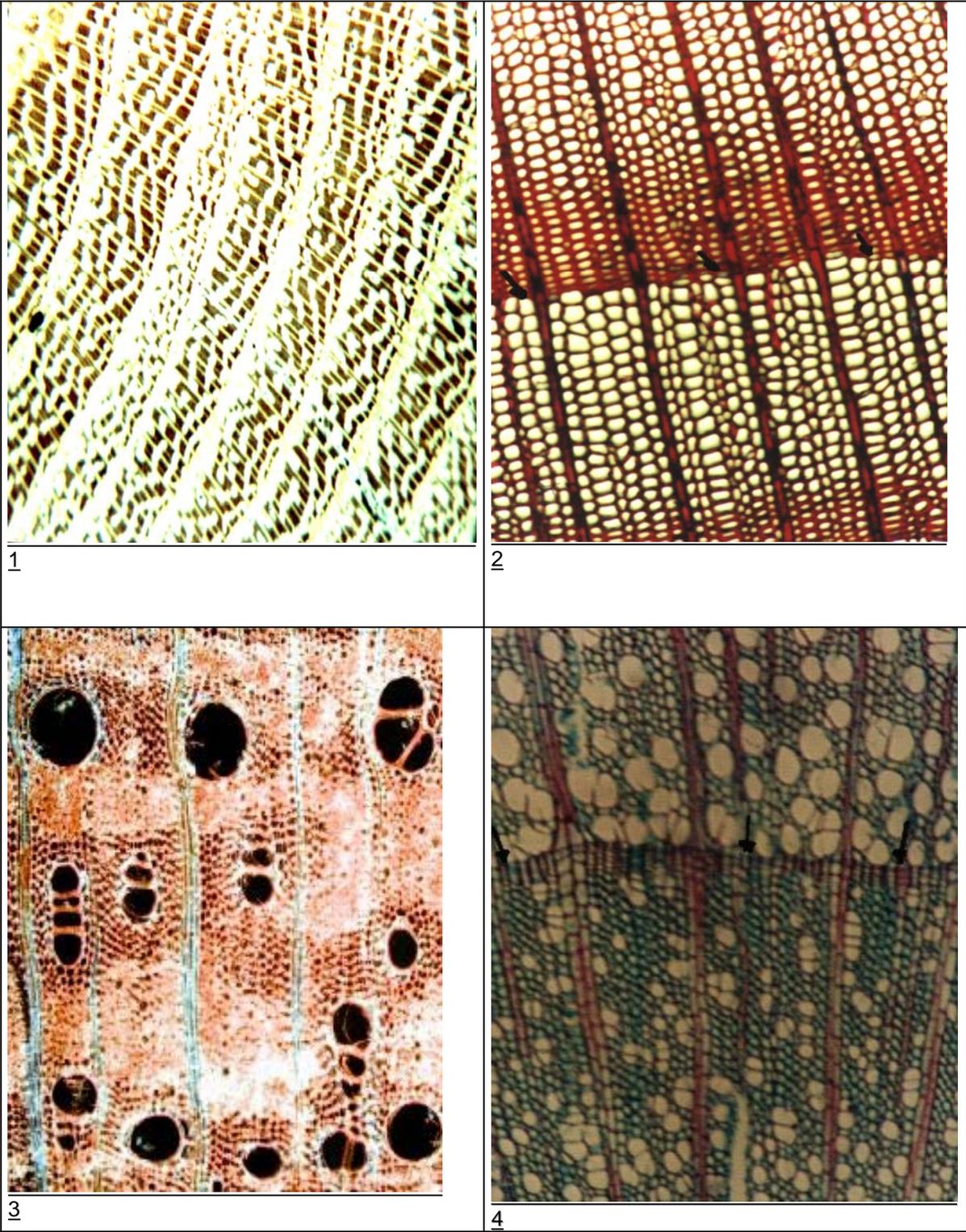
- **leño temprano (de primavera o inicial)**
- **leño tardío (de otoño o de verano)**

El **Leño de Primavera** corresponde al crecimiento del árbol al inicio del período vegetativo, normalmente en primavera, época en que las plantas reinician su actividad vital con toda intensidad luego de un período de dormancia. Las células producidas en este período presentan las paredes delgadas, lumen grande y adquieren en conjunto una coloración clara.

A medida que se aproxima el fin del período vegetativo, normalmente el otoño, las células van disminuyendo su actividad vital, y consecuentemente las paredes se tornan más espesas y sus lúmenes menores, tomando el conjunto un aspecto más oscuro, constituyendo el **Leño de Otoño o Tardío**. Esta alternancia de colores se observa normalmente en los anillos de crecimiento de numerosas especies, especialmente en las Coníferas (Lam.IV).

En maderas de Latifoliadas, los anillos de crecimiento (Lam.IV) pueden destacarse por:

- a) La presencia de una faja de células parenquimáticas que limita dos anillos de crecimiento (parénquima marginal), que aparece macroscópicamente como una línea tenue de tejido más claro, p.e. *Acacia aroma*, *Prosopis alba*, *P.nigra* (Mimosoideas).



**Lámina IV- Límites de anillos de crecimiento en diferentes especies.**

Fig. 1 –*Jodina rhombifolia*. Fig. 2- Anillo en *Pseudolarix amabilis*  
Fig. 3 y 4- Anillos en *Prosopis alba* y *Liriodendron tulipífera*.

Por una concentración o una dimensión especial de los poros en el inicio del período vegetativo p.e. *Cedrella fissilis* (Meliáceas), *Tipuana tipu* (Fabáceas).

- b)** En un análisis microscópico se puede ver, en ciertos casos, un alargamiento de los radios fuera de los límites de los anillos de crecimiento, p.e. *Balfourodendron riedelianum* (Rutáceas).
- c)** Estratos de fibras con paredes engrosadas, P.e. *Aspidosperma quebracho blanco* (Apocináceas), *Schinopsis lorentzii* (Anacardiaceae).

Además de las características propias de la especie, los árboles que crecen en regiones con estaciones del año marcadas, presentan anillos de crecimiento bien nítidos, mientras que las que crecen en lugares donde las condiciones climáticas se mantienen constantes durante gran parte del año, tienen anillos de crecimiento poco notables.

En numerosas especies tropicales, los anillos de crecimiento corresponden a períodos de sequía o períodos de lluvia, caída de hojas y /o dormancia, pudiendo ocurrir dos o más ciclos en un año, por lo tanto los anillos de crecimiento no siempre son anillos anuales.

Es común encontrar en troncos, anillos de crecimiento discontinuos o los llamados **falsos anillos de crecimiento**, que dificultan la determinación exacta de la edad de un árbol y cuya formación puede atribuirse a causa externas que alteran el funcionamiento normal del cambium. Los anillos discontinuos, ocurren principalmente en árboles que presentan copa asimétrica. Algunas regiones del tronco permanecen en dormancia durante una o varias estaciones de crecimiento, provocando discontinuidad en los anillos.

Las causas de la presencia de los **falsos anillos de crecimiento** pueden ser: heladas tardías, caída temporaria de hojas, defoliación y fluctuaciones climáticas en general.

El **ancho de los anillos de crecimiento** varía desde una fracción de mm hasta algunos cm, esto depende de la especie y de otros factores: duración del período vegetativo, temperatura humedad, calidad del suelo, insolación y tratamiento silvicultural (espaciamiento, raleos, etc.).

La **distribución de los anillos de crecimiento** es una característica que permite una rápida apreciación de la clase y calidad de la madera. En las coníferas por ejemplo el leño temprano tiene elementos de paredes delgadas y lumen grande, ya que su función primordial es la conducción. El leño tardío, más denso,

formado por células de paredes espesas y lumen pequeño, tiene como función principal la de sustentación.

Existen diferentes técnicas para determinar los anillos de crecimiento:

- **Aplicación de colorantes:** Las características estructurales del leño temprano y tardío hacen que la absorción de los colorantes, en ellos, sea diferente, acentuándose así los anillos de crecimiento.
- **Inmersión en ácido:** habrá una corrosión más intensa en las partes correspondientes al leño inicial, destacándose los anillos por ondulaciones o zonas ásperas.
- **Exposición en llama de un mechero Bunsen:** los anillos se diferencian por partes negras más brillantes.
- **Medición de la intensidad luminosa** que atraviesa un corte delgado de madera a lo largo de un anillo de crecimiento.
- **Aparatos test:** presentan una aguja que fluctúa a pequeños intervalos en el leño, registrando mecánicamente el esfuerzo requerido, a profundidades de penetración mediante una fuerza constante. La interpretación de diagramas obtenidos permite identificar los leños temprano y tardío y, consecuentemente, dos anillos.
- **Exposición de Rayos X:** se mide la intensidad de radios que atraviesan el leño a lo largo del anillo de crecimiento.

### **3- FISILOGIA DEL ARBOL**

Las principales funciones que desarrollan las células de un árbol son: **crecimiento, transporte, sustentación y almacenamiento de sustancias nutritivas.**

#### **3.1- CRECIMIENTO**

El crecimiento de los árboles se produce debido a la presencia de meristemas, tejidos dotados de la capacidad de producir nuevas células. El árbol es un sistema dinámico. Crece y puede hacerlo usando los materiales que produce. A medida que se produce el crecimiento, se consumen los materiales que almacena y nuevamente produce nuevos materiales, manteniendo un balance permanente ya que el sistema opera eficientemente. La forma del árbol varía anualmente repitiendo patrones de **ramificación, elongación, engrosamiento**. Las diferencias de crecimiento en los árboles no depende de procesos distintos sino de rangos de crecimiento diferentes.

El árbol crece por procesos aditivos y multiplicativos. El sistema de ramificaciones y radicular crece por procesos aditivos. Se generan nuevas células y las estructuras se hacen más gruesas y largas; el tamaño total del individuo es la sumatoria de todas las adiciones en cada sector de la planta. El crecimiento total en número de ejes cada año es multiplicativo debido a que el rango de crecimiento está determinado por el número de ejes multiplicado por el rango de ramas por eje. El crecimiento multiplicativo y el aditivo se producen en los meristemas, que se localizan en áreas del eje que son las verdaderas fábricas de células. Los meristemas producen nuevas células por división, luego se alargan y diferencian. El meristema apical elonga el eje y produce nuevas células que producen nuevos meristemas. Los meristemas laterales producen el engrosamiento del eje. Este proceso de crecimiento en altura y diámetro se debe a los efectos de la diferenciación de nuevas capas de células longitudinales en el ápice y radiales en el cambium (Larson, 1994).

El **meristema apical**, es el responsable del **crecimiento en altura** y representa una porción ínfima del árbol. Se localiza en el ápice del tronco o ramas. Las nuevas células se producen hacia abajo, mediante sucesivas divisiones celulares, de modo que el tejido meristemático va siendo desalojado hacia arriba.

Las células producidas por el meristema apical van a formar los tejidos primarios, como por ejemplo: médula, cortex, epidermis. En las plantas jóvenes hay una predominancia del crecimiento apical, lo que explica la forma cónica de muchas especies cuando jóvenes, como *Araucaria angustifolia*.

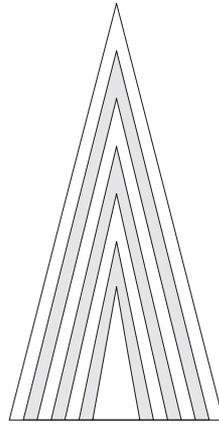


Gráfico 2 – Esquema de crecimiento secundario en el fuste de un árbol.

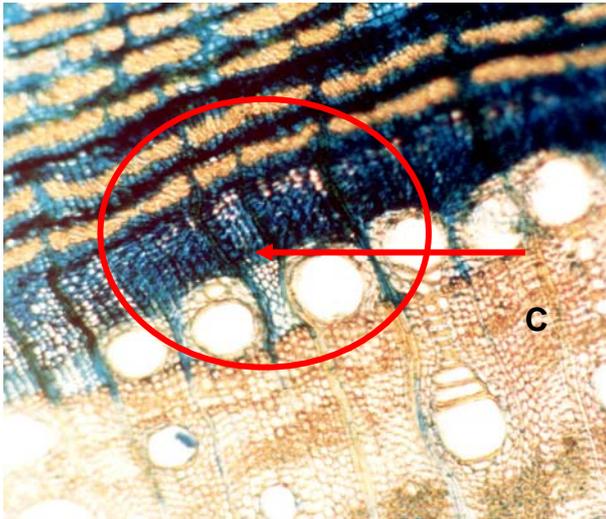
El **crecimiento en espesor** se debe al **meristema cambial**, tejido formado por una o algunas capas de células que se localizan entre el floema (corteza interna) y la albura.

**IAWA**, 1964, define “**Cambium Vascular**, a la capa de células en activa división que origina xilema y floema. Este meristema se divide periclinalmente en dos direcciones y dispuestas en filas radiales. Este término es preferentemente empleado para los dos meristemas laterales: cambium vascular y cambium suberoso o felógeno.”

Otra definición es la siguiente: “meristema lateral en plantas vasculares que produce xilema secundario, floema secundario y parénquima, generalmente en hileras radiales, consistente en una capa de células iniciales y sus derivadas indiferenciadas”(Little, Jones; 1980)

Durante la formación de la madera numerosos factores externos e internos inciden en el árbol produciendo variación en el tipo, tamaño, forma, estructura física, composición química de los elementos del leño.

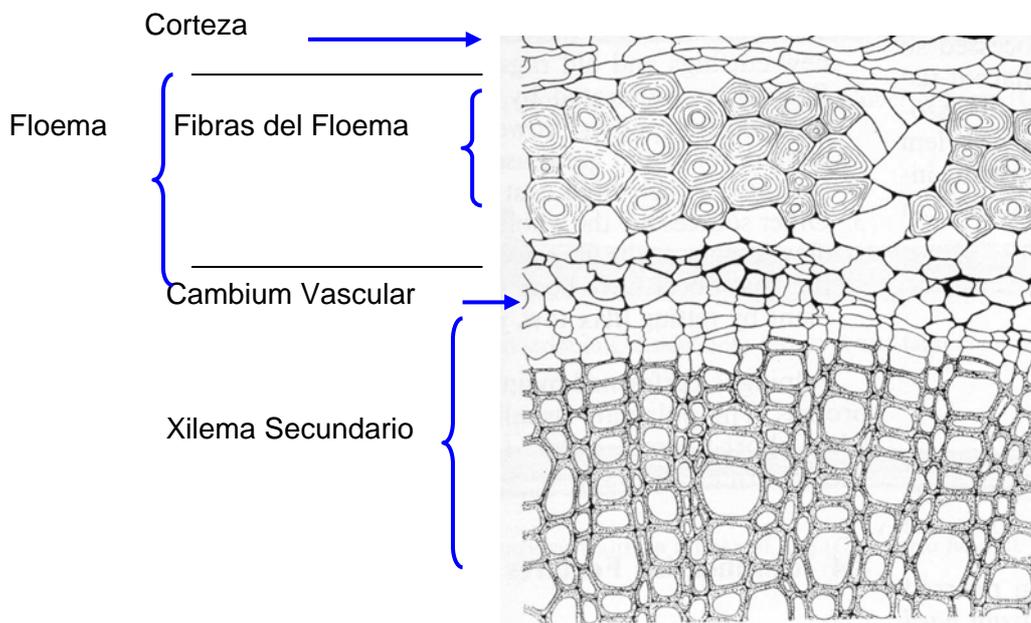
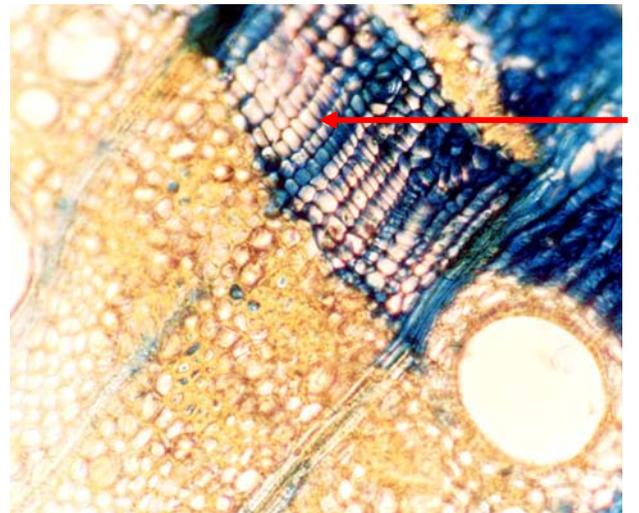
Es difícil visualizar el desarrollo del xilema en tiempo y espacio (Lam. V) Cada célula inicial cambial diferenciada a célula xilemática puede variar su desarrollo según la distancia del ápice del tallo y la edad, o bien la distancia a la médula.



**Lámina V- Localización del cambium.**

Zona cambial en el momento en que el cambium está en actividad (parte central de la fotografía).

Detalle de la zona cambial en el momento en que se produce la división de las células del cambium.



Consecuentemente, en cada posición pueden existir relaciones espacio- tiempo resultantes del efecto acumulativo del crecimiento estacional previo.

La zona cambial se divide siguiendo el gráfico 3. Este tejido se origina en la zona dispuesta en la parte externa del leño llamado cambium vascular (Cuadro 1).

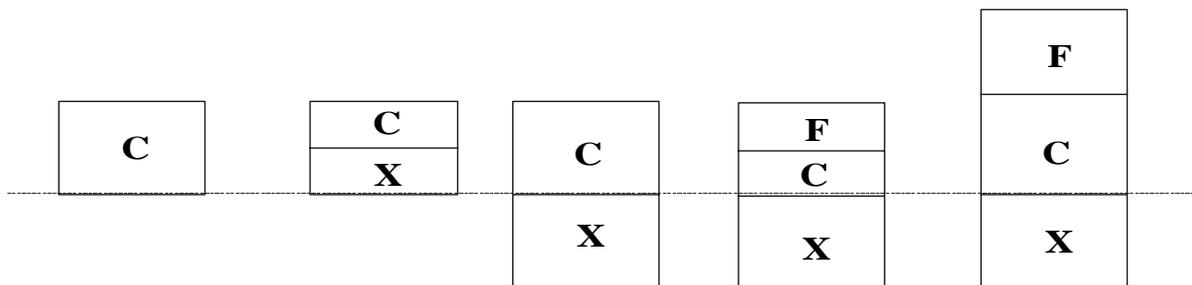


Gráfico 3 – Esquema de división de la zona cambial.

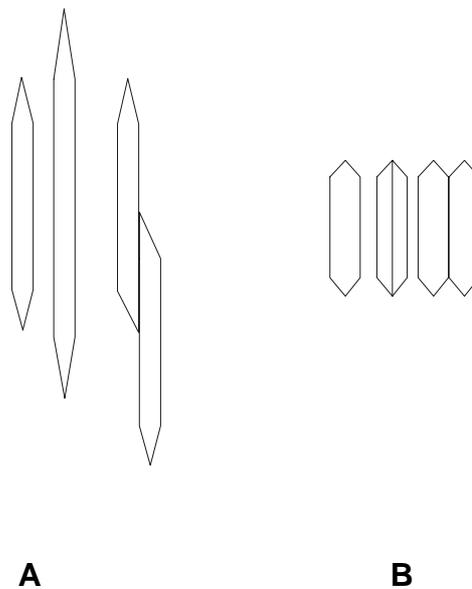
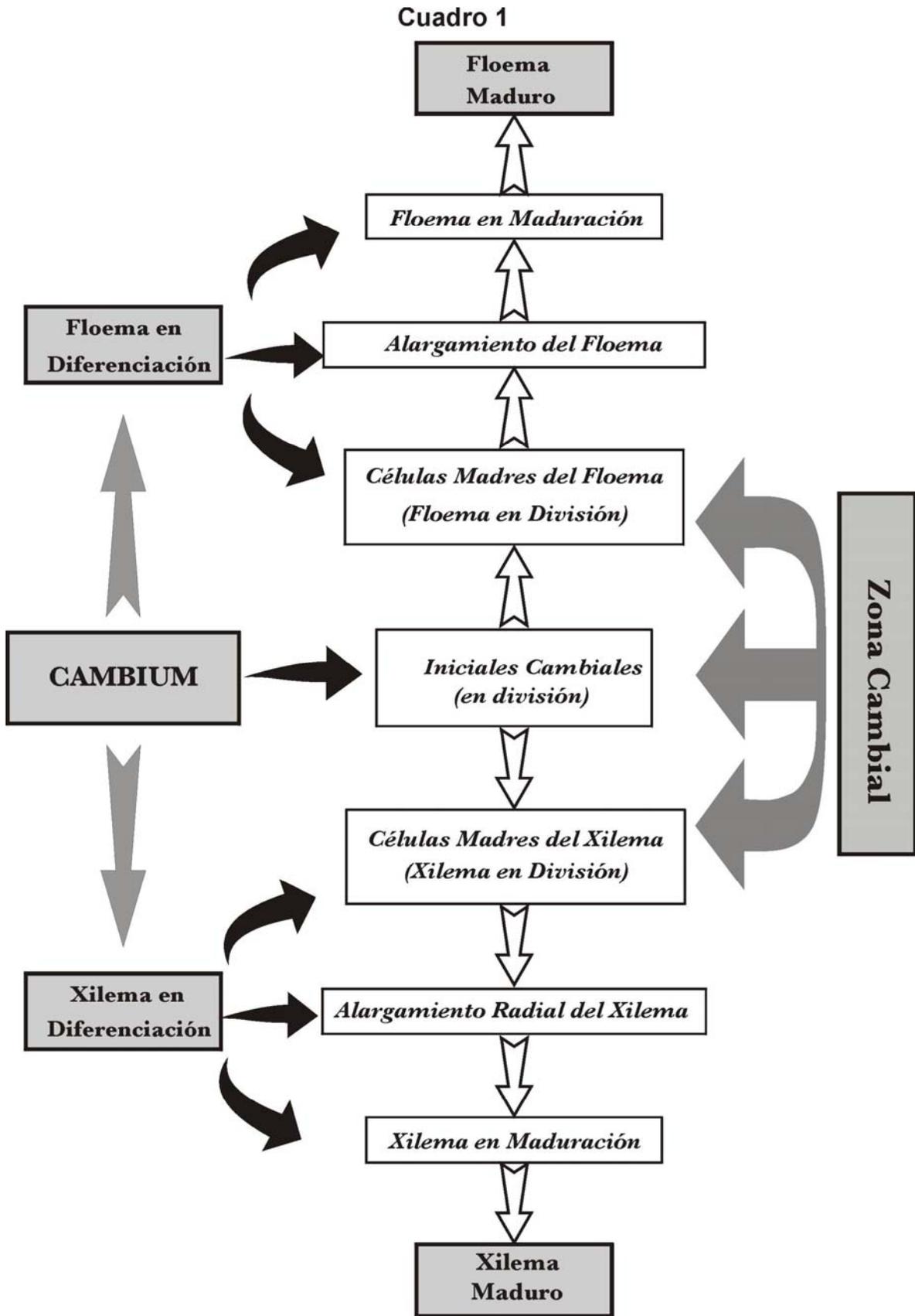


Gráfico 4 - División de las células cambiales: A) Leño no estratificado y B) Leño estratificado



El cambium vascular es un cilindro de células indiferenciadas, dispuestas en hileras radiales. Las células cambiales externas reciben el nombre de células madres del floema y las internas son las células madres del xilema. La transición entre la zona cambial y la diferenciación es gradual.

El cambium vascular es un meristema lateral constituido por dos tipos de células: **Células Iniciales Fusiformes (CIF)** y **Células Iniciales Radiales (CIR)**.

Las CIF son células alargadas axialmente y dan origen al sistema vertical del xilema y floema. Estas células son más largas en Gimnospermas (0,7-5 mm) que en las Angiospermas (0,14- 1,6 mm).

Las CIR son cortas, a menudo isodiamétricas y producen elementos que constituyen el sistema horizontal o radial.

El número o distribución de las células iniciales radiales y fusiformes en las capas iniciales del cambium es muy variable. Las CIF pueden ocupar el 50% del anillo cambial o ser muy escasas. Las CIR son abundantes en leños de radios multiseriados y escasas en estructuras xilemáticas con radios uniseriados.

Los grupos de CIR varían en ancho y longitud según el grupo taxonómico a que pertenecen. Cuando un grupo está constituido por varios tipos de células, estas pueden variar en forma.

Dos tipos básicos de patrones pueden diferenciarse en la distribución de las CIF. En las Gimnospermas y la mayoría de las Angiospermas la disposición de las CIF es irregular.

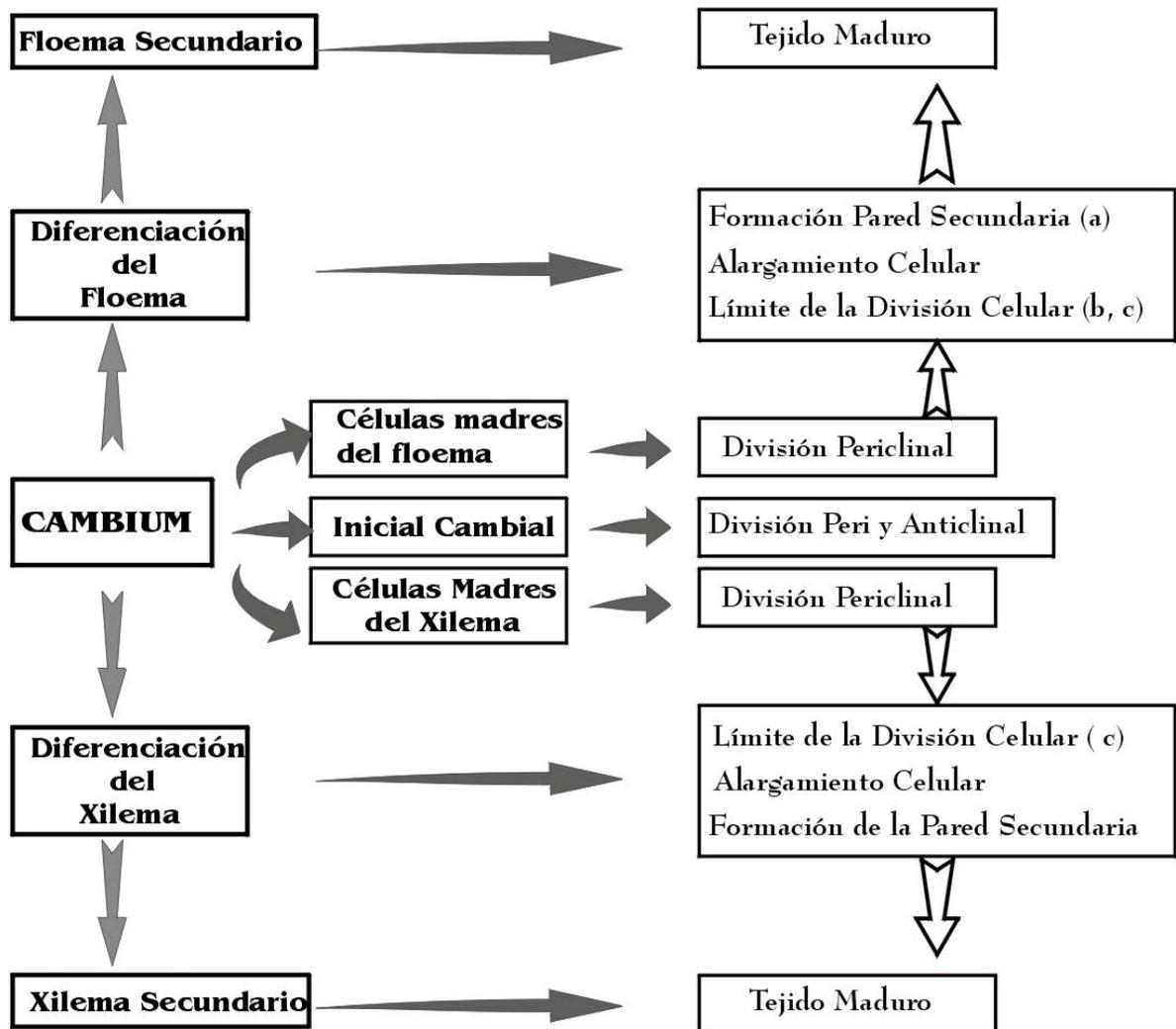
En algunas Angiospermas las CIF se disponen en bandas tangenciales y dan origen a un leño estratificado (Gráf. 4). La siguiente es la terminología propuesta por Wilson (1966) para el Cambium y sus derivadas.

En la zona cambial se producen divisiones periclinales y anticlinales.

La división **Periclinal** es paralela al órgano que se divide, la **Anticlinal** es perpendicular al órgano de división.

Las divisiones periclinales son las que producen el crecimiento en espesor del tejido vascular secundario. A medida que el volumen del xilema secundario aumenta se produce en el cambium un stress tangencial que es transmitido a la circunferencia cambial. Tal extensión es compensada por el aumento de las dimensiones tangenciales de las células iniciales del cambium, con crecimiento intrusivo, o por divisiones anticlinales de las mismas (Cuadro 2).

Cuadro 2



En el cambium estratificado el stress es compensado por divisiones longitudinales radiales seguidas por expansión tangencial. En el leño no estratificado las divisiones son oblicuas.

Butterfield, 1975, propone una terminología para explicar el cambium y sus derivadas.

A partir de una célula inicial cambial se diferencian en el xilema diferentes elementos. (Lam. VI):

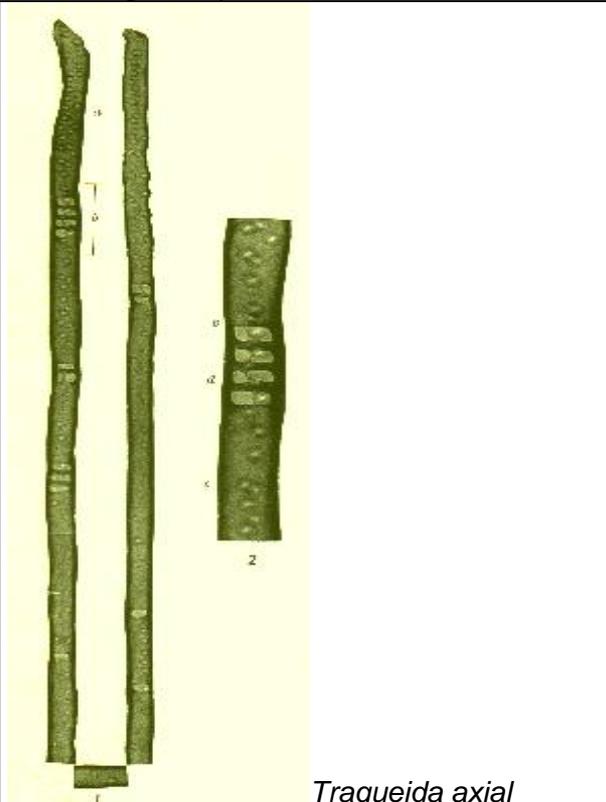
**De una célula inicial fusiforme:**

- ✓ **Traqueidas:** son células que desempeñan la función de transporte de agua y savia de la raíz a las hojas.
- ✓ **Vasos:** se forman a partir de hileras verticales de células. Su función es la de transporte de líquidos en el vegetal.
- ✓ **Fibras:** realizan la función mecánica.
- ✓ **Parénquima axial:** desarrollan la función de almacenamiento, traslocación de azúcares y agua dentro del leño. En algunos casos pueden desarrollar la función de soporte.
- ✓ **Células epiteliales axiales.**

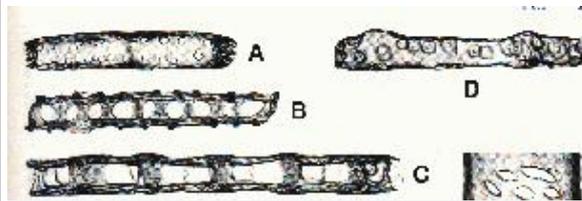
**De una célula inicial radial:**

- ✓ **Parénquima radial**
- ✓ **Traqueidas radiales**
- ✓ **Células epiteliales radiales**

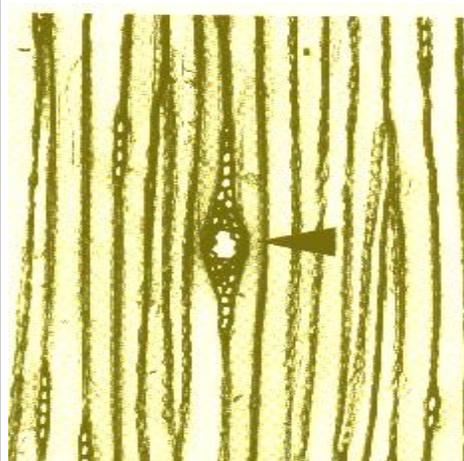
**Lámina VI- Elementos del leño que constituyen el sistema axial y radial**  
 Leño de gimnospermas Leño de angiospermas



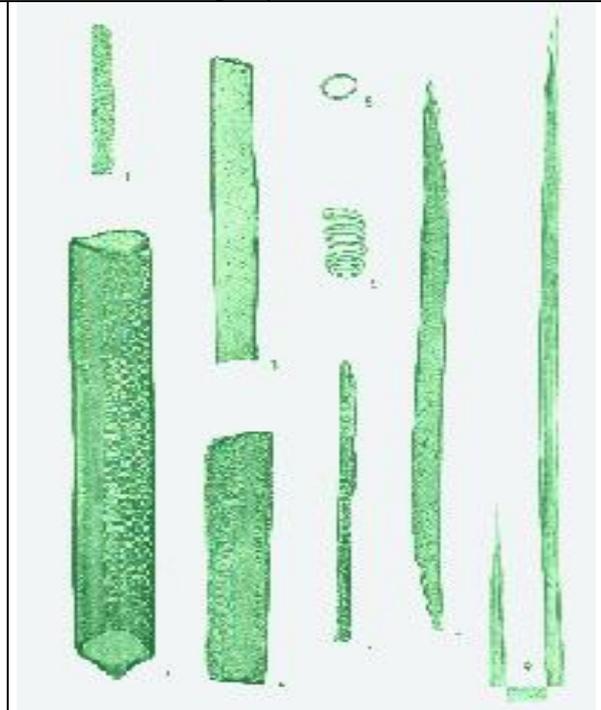
*Traqueida axial*



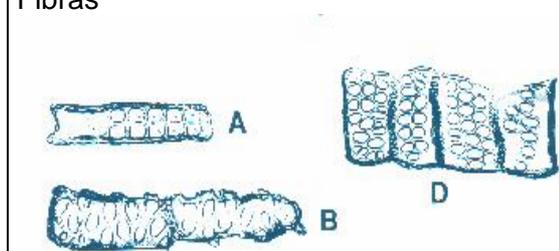
A-B-C- Parénquima radial  
 D- Traqueida radial



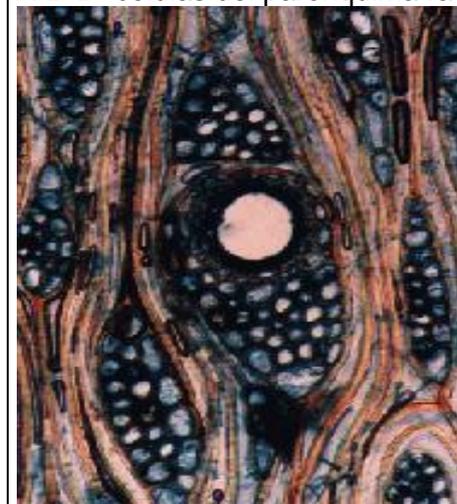
Canal secretor de resina



Miembro de vasos  
 Parénquima axial  
 Fibrotraqueidas  
 Fibras



A-B-D- células del parénquima radial



Canal secretor de tanino

### **3.2- CONDUCCION DEL AGUA.**

Las sustancias que se absorben por los pelos radicales (agua y minerales) ascienden en forma de savia bruta por la albura. Al llegar a las hojas, que poseen clorofila estas sustancias se transforman por el proceso de fotosíntesis en sustancias nutritivas (azúcares, almidones, etc.) que descienden por las regiones internas de la corteza (floema) alimentando al árbol (Graf. 5)

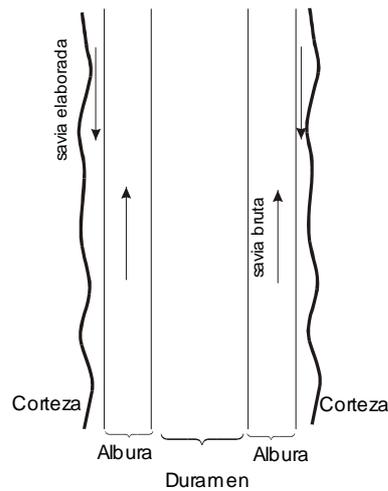


Gráfico 5 - Conducción del agua en el leño

### **3.3- SUSTENTACION DEL VEGETAL**

La función de sostén en las coníferas y latifoliadas está desempeñada por células alargadas que constituyen en general la mayor parte del leño: las traqueidas, en el caso de las coníferas, en una proporción del 95% en aquellas correspondientes al leño tardío; y las fibras en las latifoliadas representando entre el 20 y el 80% del xilema.

## 4- ANATOMIA DE LA MADERA.

### 4.1- ESTRUCTURA DE LA PARED CELULAR.

La **lámina media** es la primera membrana de separación entre un par de células nuevas en el proceso de división celular, está constituida principalmente por pectato de calcio y magnesio, cuya función es ligar una célula con otra. A partir de esta membrana se depositan en el interior de la célula microfibrillas de celulosa, formando una trama desorganizada, que constituye la **pared primaria** (Graf 6).

- M**= lámina media
- P** = pared primaria
- S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub>, S<sub>3</sub>** =capas de pared secundaria
- W** = capa verrugosa

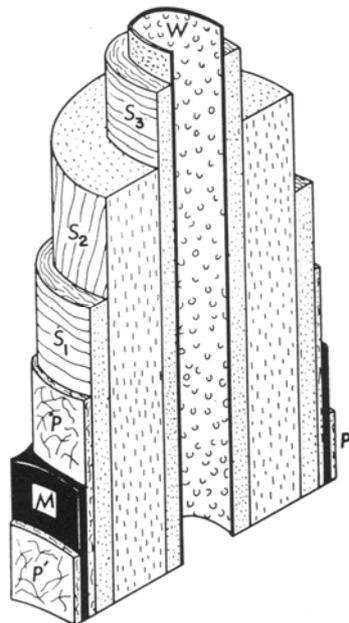


Gráfico 6- Pared de una traqueida mostrando sus diversas capas y la orientación característica de las microfibrillas.

La **pared primaria** es mucho más elástica y acompaña el aumento en dimensión de la célula en el momento de su diferenciación. Una vez alcanzado el tamaño definitivo se depositan, junto a la membrana primaria, microfibrillas de celulosa con cierta orientación, distinguiéndose **3 capas** bien nítidas. Estas tres capas se designan como **S<sub>1</sub>, S<sub>2</sub> y S<sub>3</sub>** y forman la **pared secundaria** de la célula.

Paralelamente al depósito de pared secundaria se inicia, de afuera hacia adentro, el proceso de lignificación que es mucho más intenso en la lámina media y en la pared primaria (las células meristemáticas y la mayoría de las parenquimá-

ticas no están lignificadas). Revistiendo el lumen aparece, en muchas células, una capa verrugosa que se interpreta como restos de protoplasma.

Los elementos estructurales fundamentales de la pared celular son las **microfibrillas**, las cuales están inmersas en una sustancia básica llamada **matriz**. (Graf. 7). La matriz está compuesta principalmente por pectinas y hemicelulosas, las microfibrillas por celulosa. Las microfibrillas son a su vez formadas por grupos de fibrillas elementales, las cuales encierran más o menos 36 cadenas de celulosa. Fajas de microfibrillas (más o menos 20) forman macrofibrillas y éstas finalmente las láminas de pared celular (Graf 8).

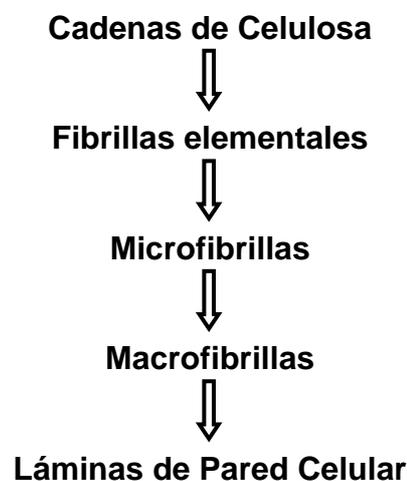


Gráfico 7- Esquema de organización de la celulosa en la pared celular.

El espesor de la pared celular varía enormemente entre especies vegetales y entre diferentes células, es normalmente más espesa en células cuya función es mecánica y de conducción, las que desempeñan primordialmente la función de almacenamiento.

En ciertas células aparecen **espesamientos especiales** en la pared secundaria, como espirales junto al lumen (antiguamente descritos como pared terciaria). Este espesamiento espiralado (Lam.VII) influenciado por los elementos celulares vecinos adquiere, visto al microscopio, un aspecto reticulado debido a la transferencia de cortes finos (*Pseudotsuga sp.*, *Ilex sp.*).

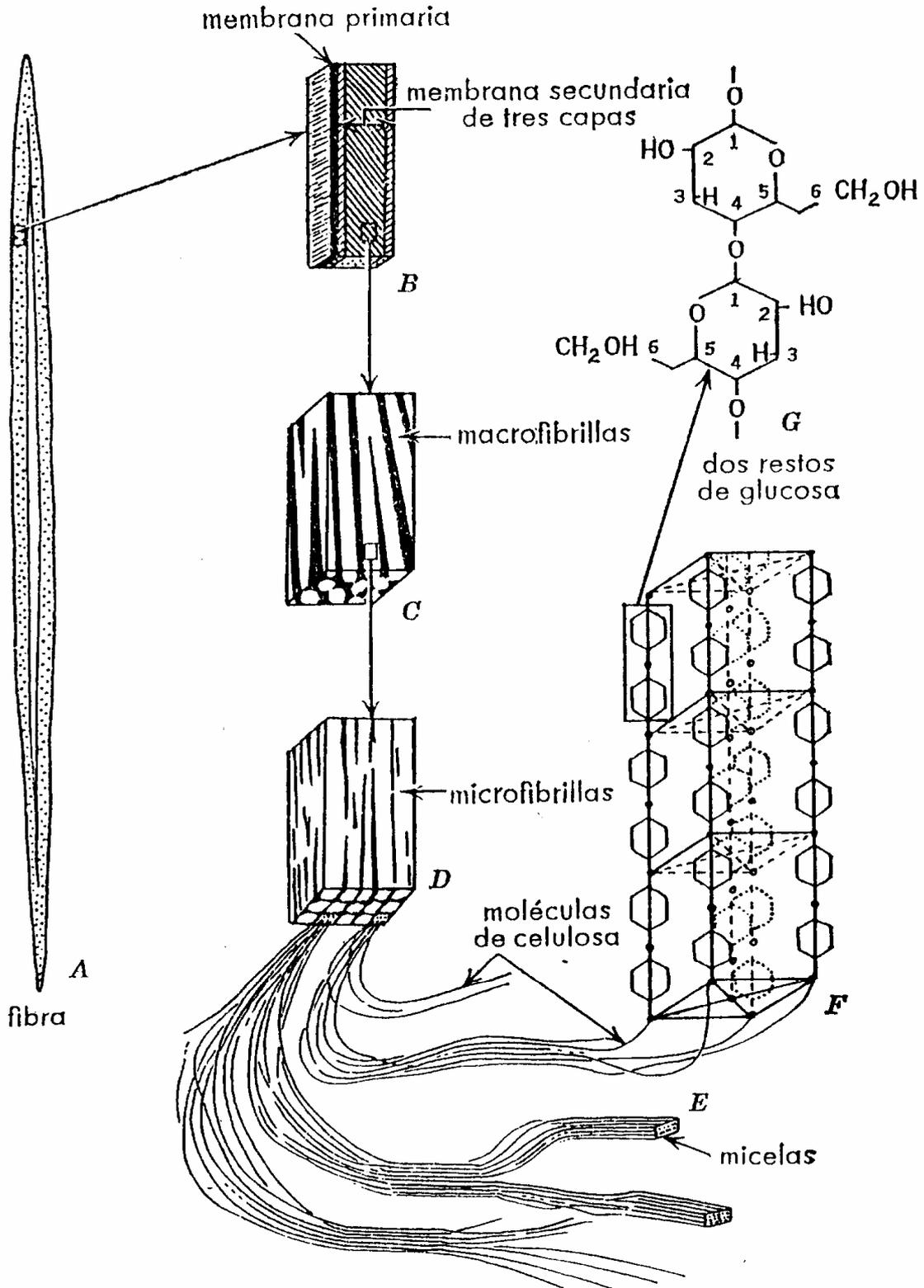
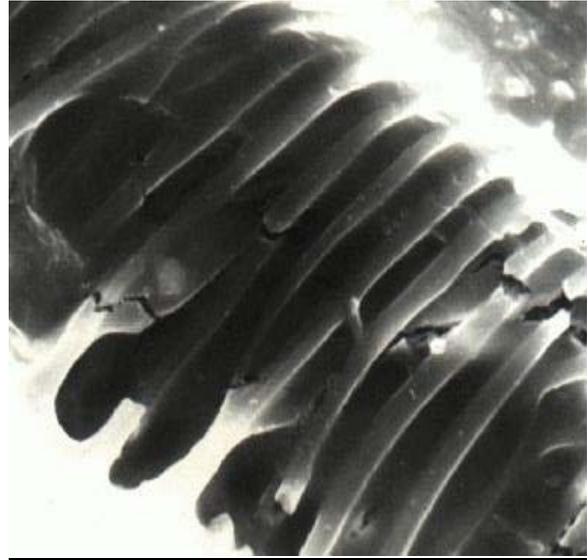


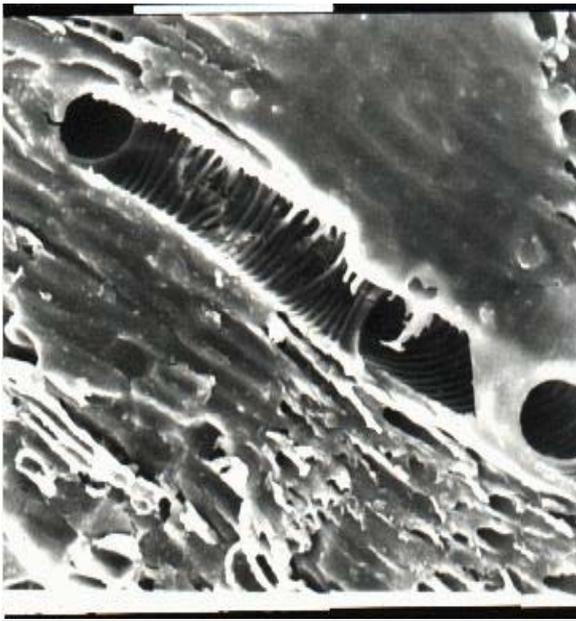
Gráfico 8.- Ultraestructura de la pared celular



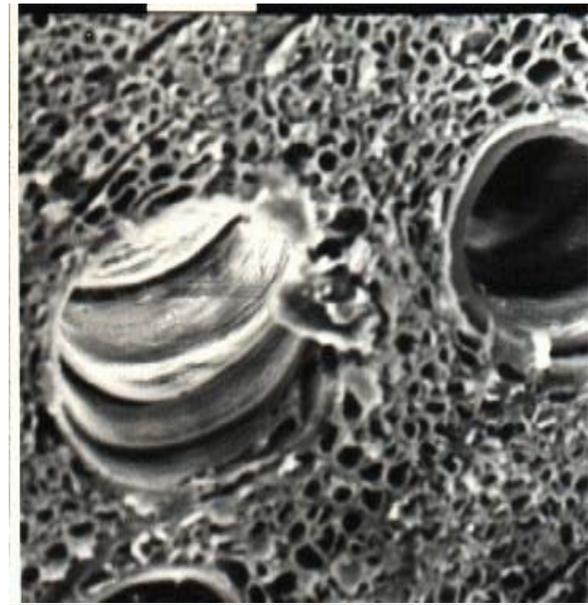
1-



2-



3-



4-

Lámina VII. Espesamientos espiralados de la pared secundaria en *Montthea aphylla*.

1- Sección tangencial . 2 y 3 Sección tangencial MEB. 4- Sección transversal MEB

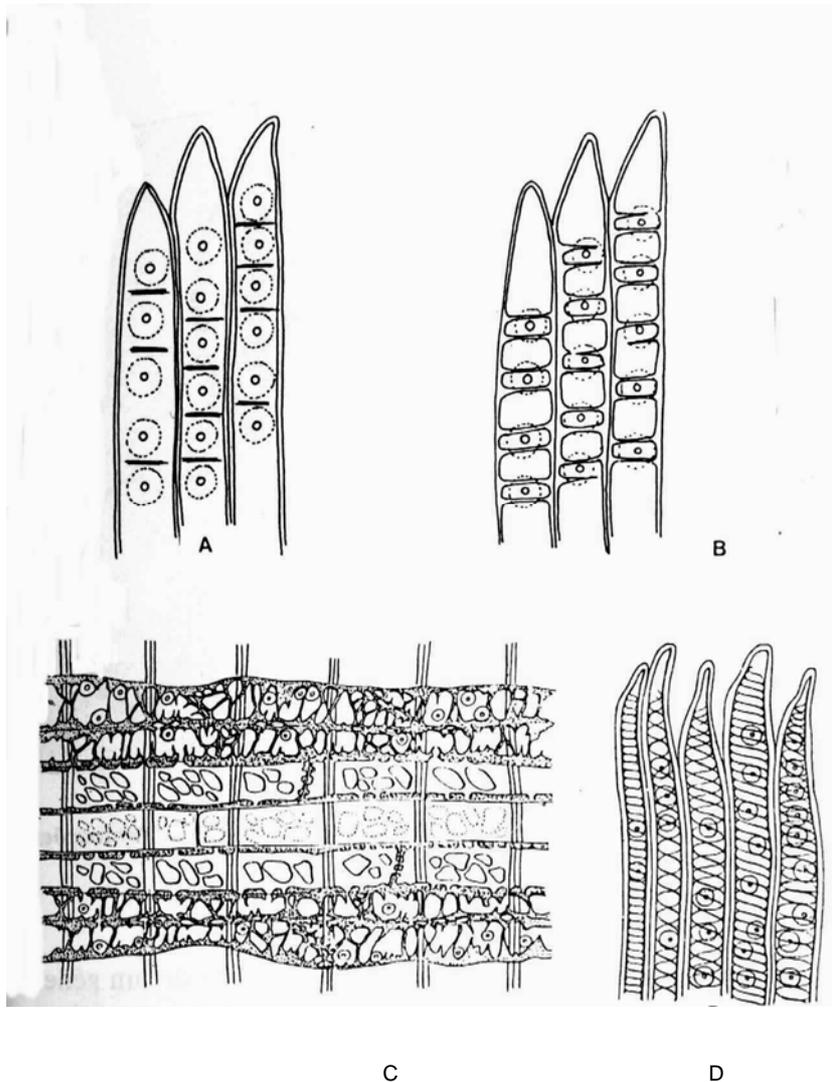


Gráfico 9 - Esposamientos de la pared celular: A- Crásulas; B- Esposamiento calitrsoide; C- Identaduras; D- Esposamiento espiralado.

Es común observar esposamientos en **barras horizontales** en las paredes radiales de las traqueidas de ciertas Coníferas llamadas **crásulas** o **barras de Sanio**. Estas barras son atribuidas a una mayor concentración de sustancia intercelular, probablemente para reforzar regiones vecinas a las puntuaciones, p.e.: *Picea abies*, *Pinus elliotii* (Graf. 9).

Otro tipo de esposamientos en las paredes son las **barras cilíndricas**, que se extienden a través del lumen de una pared tangencial a la otra, llamadas **trabéculas**. Las trabéculas aparecen especialmente en las Coníferas y son muy raras en las Latifoliadas.

Las traqueidas radiales, células presentes en ciertas Coníferas, también presentan esposamientos especiales en las paredes, irregularidades conocidas como **identaduras o esposamientos dentados**, de gran valor diagnóstico.

El depósito de sustancias que van a formar la pared celular no es igual en todo el interior de la célula pues hay puntos discontinuos llamados **puntuaciones**, cuya función es establecer la comunicación entre células contiguas. Se distinguen dos tipos básicos de puntuaciones: **simples y areoladas**. Para formar una puntuación areolada la pared secundaria desarrolla una extensión sobre la cavidad de la puntuación como una bóveda sobre ella, dejando apenas en el centro una abertura llamada poro.

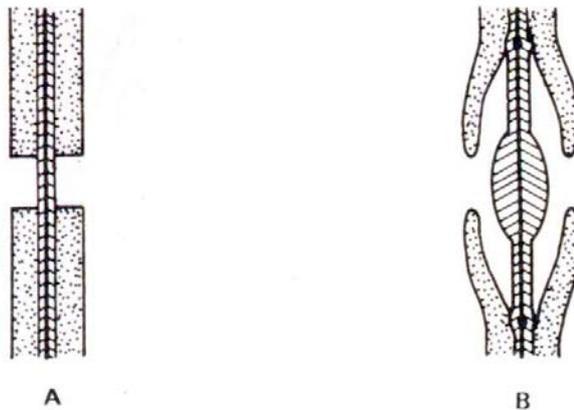


Gráfico 10- A- Puntuación Simple; B- Puntuación areolada.

En las coníferas la membrana primaria sufre un engrosamiento para formar un **torus** que está sustentado por un **margo o retículo de sustentación**, en las puntuaciones simples no se verifica este desplazamiento de la membrana secundaria (Gráf. 10).

En células esclerosadas las paredes muy espesas con tilos esclerosados pueden producir puntuaciones simples ramificadas.

Las puntuaciones varían mucho en su aspecto, su distribución, tamaño, profundidad y detalles estructurales tienen gran importancia en la identificación de maderas.

Las puntuaciones areoladas se observan de diferente forma de acuerdo al plano de observación. (Gráf. 11).

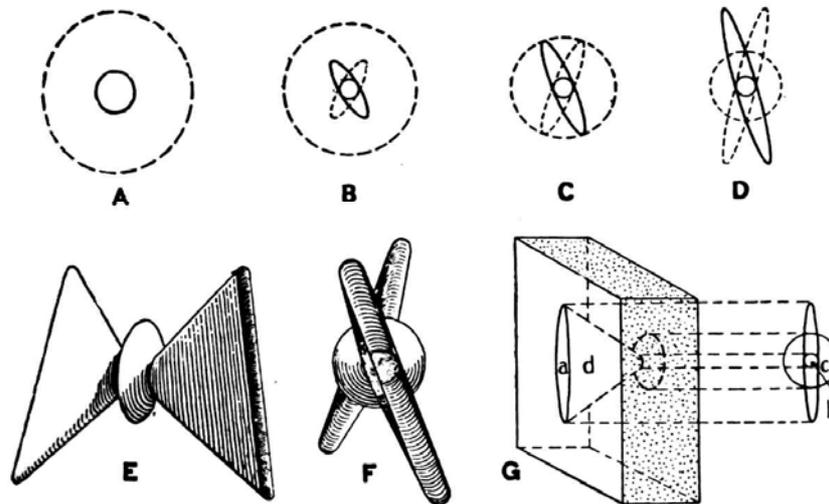


Gráfico 11- A, B, C, D- Distintos tipos de puntuaciones areoladas vistas de frente. Las líneas de puntos indican la parte del par de puntuaciones incluida en la pared celular; E, F- diagrama mostrando las cavidades de un par de puntuaciones: las aberturas internas en forma de fendas, las cámaras en forma de cúpulas achatadas, los canales; G- Puntuación localizada en la pared celular espesa: a- abertura interna; b- abertura externa; c- cámara; d- canal.

Cuando surgen proyecciones de paredes secundarias en la cámara de la puntuación (Lam. VIII), origina las llamadas **puntuaciones ornamentadas** (Gráf. 12).

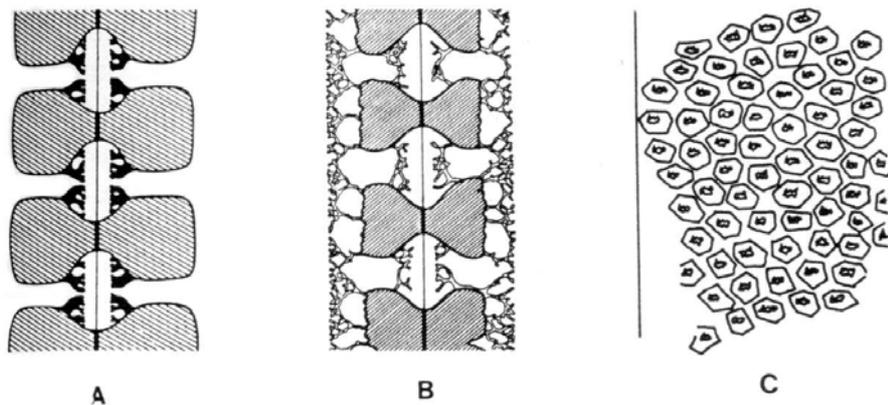
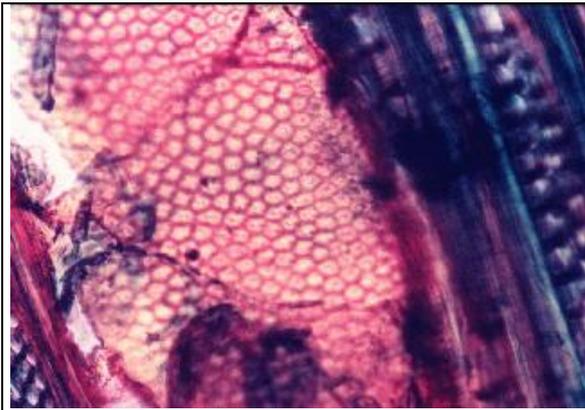


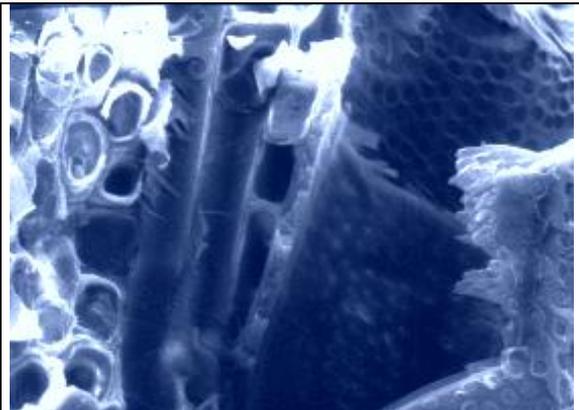
Gráfico 12 - Puntuaciones ornamentadas: A, B- vistas de perfil; C- vistas de frente.

Normalmente a las puntuaciones de una le corresponde otra puntuación en la célula vecina formando así un par de puntuaciones. Cuando esto no se verifica la puntuación es ciega.

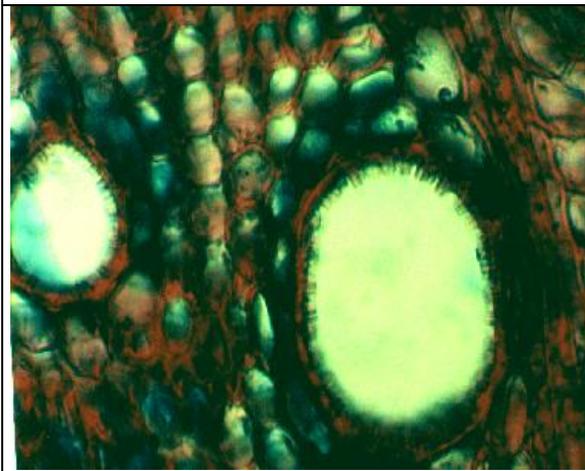
- Pares de puntuaciones simples se presentan entre células parenquimáticas o entre fibras libriformes.
- Pares de puntuaciones areoladas se presentan entre traqueidas axiales, traqueidas radiales, fibrotraqueidas, vasos, traqueidas vasculares.
- Pares de puntuaciones semiareoladas resultan de la comunicación entre una célula con puntuación simple y otra con puntuación areolada, p.e.: entre una traqueida y una célula parenquimática.



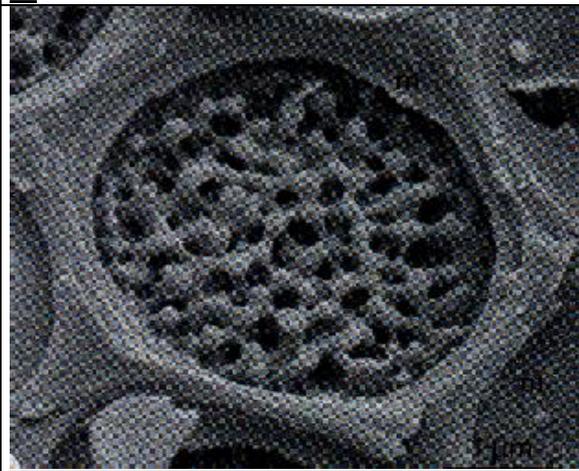
1-



2-



3- *Cercidium australe*. Puntuaciones hipocrateriformes.



4- Puntuación ornamentada



5-



6-

**Lámina VIII- Puntuaciones.**

Fig. 1-4 Puntuaciones intervasculares. 5-6 Puntuaciones parénquima-vasculares.

## 5 - ESTRUCTURA DE LA MADERA DE CONIFERAS.

Las Gimnospermas difieren botánica y estructuralmente de las Angiospermas.. El leño de las Gimnospermas (coníferas) es **homogéneo**, y el de las Latifoliadas es **heterogéneo**.

En el leño de las Coníferas se encuentran los siguientes elementos estructurales (Graf. 13):

- 1- TRAQUEIDAS AXIALES
- 2- PARENQUIMA VERTICAL O AXIAL
- 3- TRAQUEIDAS RADIALES
- 4- PARENQUIMA TRANSVERSAL- RADIOS
- 5- CELULAS EPITELIALES
- 6- CANALES RESINIFEROS
- 7- TRAQUEIDAS EN SERIES AXIALES

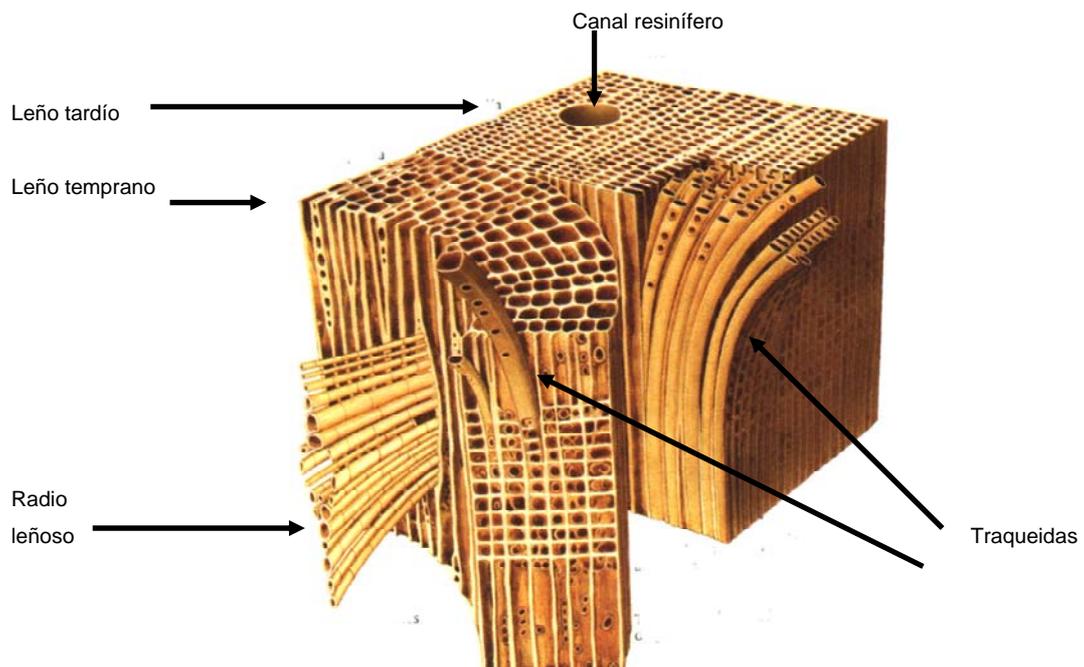


Gráfico 13.- Aspecto microscópico tridimensional de la madera de Coníferas.

## 5. 1- TRAQUEIDAS AXIALES.

Son **células alargadas y estrechas**, de extremos más o menos puntiagudos (Graf. 14), que ocupan el 95 % del volumen de madera. Estos elementos celulares tienen una longevidad muy corta una vez diferenciadas a partir de las células iniciales fusiformes del cambium; pierden su contenido celular, transformándose en tubos huecos de paredes lignificadas que desempeñan la función de conducción y sustentación del leño. Para que se produzca la circulación de sustancias en el leño, desde las raíces a las hojas, por las partes periféricas de la albura, las paredes de estas células presentan puntuaciones areoladas, a través de las cuales los líquidos pasan de una célula a otra.

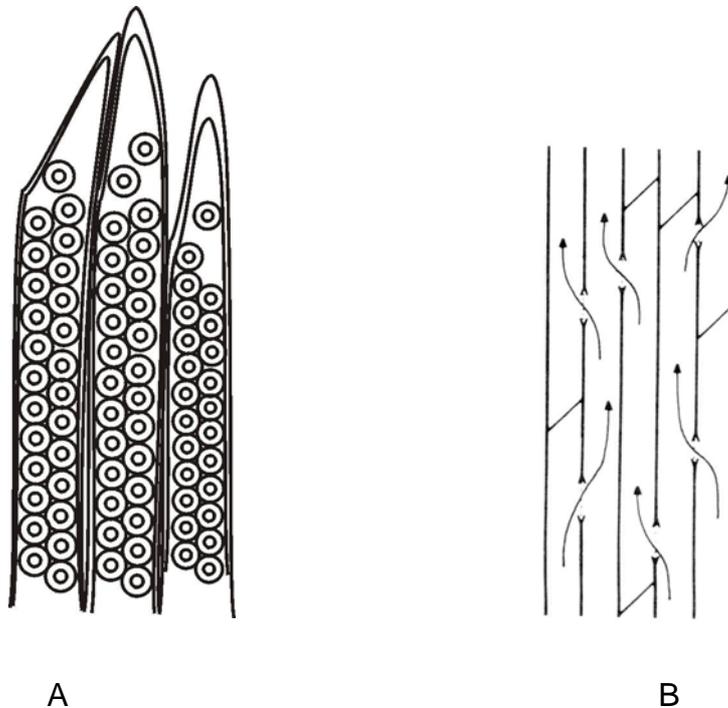


Gráfico 14 - Traqueidas axiales: A- traqueidas axiales con puntuaciones en sus paredes radiales; B- representación esquemática de la circulación de líquidos a través de las puntuaciones areoladas de las traqueidas axiales.

El estudio de estas puntuaciones y su disposición tiene gran valor en la identificación de maderas (Graf 15). Pueden disponerse en una o más hileras axiales u organizadas en las siguientes formas:

- **Uniseriadas aisladas o solitarias**
- **Multiseriadas opuestas**
- **Multiseriadas alternas**

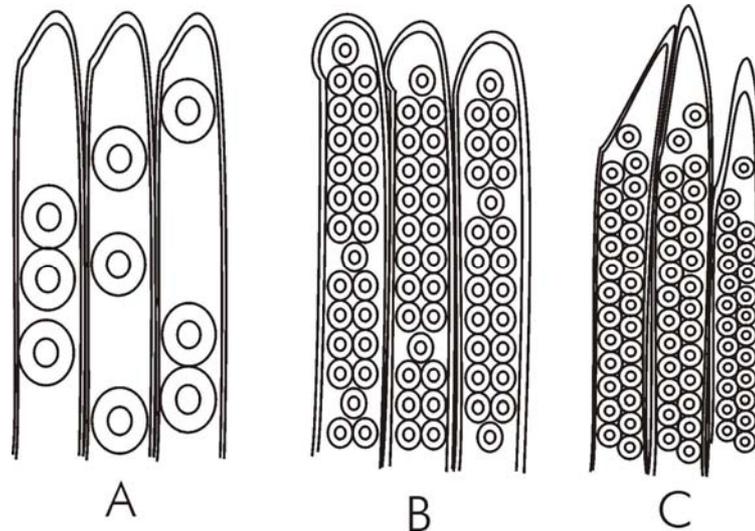


Gráfico 15- Disposición de las puntuaciones areoladas: A: Uniseriadas, solitarias o aisladas; B: Opuestas; C: Alternas.

En regla general, las puntuaciones areoladas se localizan en las paredes radiales de las traqueidas axiales y son ocasionales las tangenciales.

La morfología de las traqueidas correspondientes al inicio y final del período vegetativo es diferente:

1. **Las traqueidas del leño temprano** presentan paredes delgadas, lumen grande, muchas puntuaciones areoladas y vistas en sección transversal tienen forma poligonal.
2. **Las traqueidas del leño tardío** poseen paredes gruesas, lumen pequeño, pocas puntuaciones areoladas y tiene forma rectangular cuando son observadas transversalmente.

Esta diferencia morfológica de paredes se refleja en las propiedades físico-mecánicas de la madera. La función de conducción de líquidos se realiza principalmente por las células del leño temprano, y la función de sostén la desempeñan principalmente las células del leño tardío.

El largo de las traqueidas axiales, depende de la especie, edad del árbol, localización en el tronco, con longitud media de 2 a 5 mm.

La gran longitud de las traqueidas es una ventaja en la fabricación de la pulpa para papel, pues le otorga resistencia mecánica al producto.

Ciertas especies presentan engrosamientos espiralados especiales de celulosa en las paredes internas de las traqueidas axiales, detalle de gran valor para su identificación. Estos espesamientos pueden ser en forma de barras (crásulas) como en *Picea abies*, o en espiral como en *Pseudotsuga*.

## 5. 2- PARENQUIMA VERTICAL O AXIAL.

Son células de forma rectangular y paredes normalmente delgadas, no lignificadas, más cortas que las traqueidas axiales. Su función es el almacenamiento de sustancias nutritivas en el leño.

Este tipo de células no es común en las Coníferas, pero están presentes en géneros como *Podocarpus* y *Cupressus*.

Cuando están presentes pueden presentarse dispersos en el leño, parénquima axial difuso (*Podocarpus sp.*). Cuando forma fajas en los límites de los anillos de crecimiento se denomina parénquima axial marginal (*Tsuga heterophylla*), o asociadas a canales resiníferos como en *Pinus sp.* Como los demás elementos parenquimáticos, son longevas y tienen puntuaciones simples.

## 5. 3- TRAQUEIDAS RADIALES

Tienen la misma naturaleza que las traqueidas axiales con diferente orientación. Presentan puntuaciones areoladas en sus paredes, son de menor tamaño, de forma de paralelepípedo y **se encuentran asociadas a los radios** (radios heterogéneos). Normalmente forman sus márgenes inferior y superior y más raramente su interior.

Su presencia caracteriza a ciertas especies de los géneros *Picea* y *Pinus*. Su función es la conducción transversal de los nutrientes del leño y el sostén del vegetal. Frecuentemente sus paredes internas presentan espesamientos irregulares típicos (**espesamientos dentados o indentaduras**) de valor diagnóstico (Graf. 16).

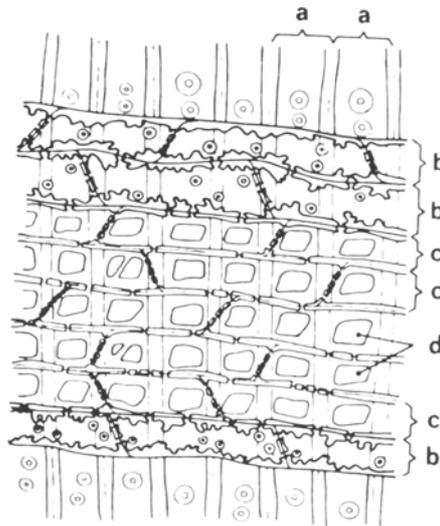


Grafico 16 - Sección Transversal de un radio de *Pinus sylvestris*: a) traqueida vertical; b) traqueida radial; c) células del parénquima radial; d) puntuaciones del campo de cruzamiento.

#### 5. 4- PARÉNQUIMA RADIAL (RADIOS)

Son fajas de células parenquimáticas de largo variable que se extienden radialmente en el leño, en sentido perpendicular a las traqueidas axiales y cuya función es almacenar y conducir transversalmente sustancias nutritivas (Gráfico 17).

**Las células parenquimáticas se caracterizan por presentar paredes delgadas, no lignificadas y puntuaciones simples.** Los radios de Coníferas pueden estar formados exclusivamente por células parenquimáticas: radios homogéneos, como en *Podocarpus*, *Araucaria*, o presentar traqueidas radiales, generalmente en sus márgenes: radios heterogéneos, como en *Pinus*, *Picea*. Son finos, normalmente uniseriados, biseriados o triseriados, según el número de hileras de células que los formen.

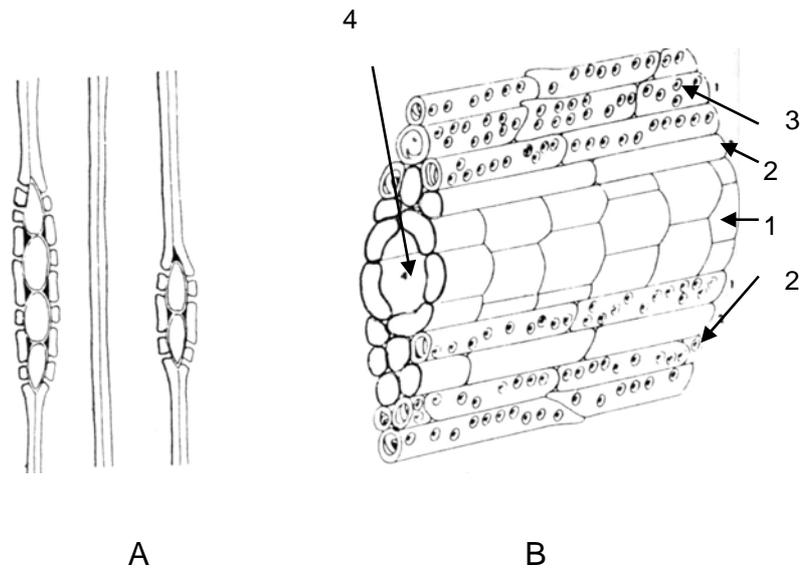


Gráfico 17- Aspecto de los radios en Coníferas: A) Radios Uniseriados; B) 1- traqueidas de los radios, 2- células parenquimáticas, 3- células epiteliales, 4- canal resinífero.

Cuando incluyen un canal resinífero en su interior son más alargados, recibiendo el nombre especial de **radios fusiformes**.

Es de gran importancia en la identificación de las maderas los diferentes tipos de puntuaciones que surgen en la zona de contacto entre las células parenquimáticas de los radios y las traqueidas axiales, llamadas campos de cruzamiento (Gráfico 18).

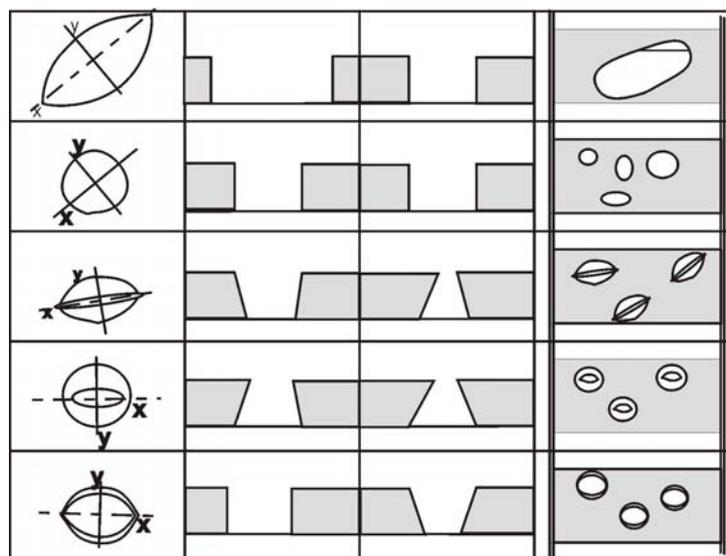


Gráfico 18- Puntuaciones en los Campos de Cruzamiento en Coníferas.  
a- fenestriiforme b- pinoides c-piceoide d- cupresoide e-taxodeoide

## 5. 5- CELULAS EPITELIALES.

Son **células de parénquima axial especializadas para la producción de resinas**, que circundan los canales resiníferos formando un epitelio. Morfológicamente se distinguen los elementos del parénquima axial normal por ser más cortas y hexagonales, con un núcleo grande y protoplasma denso.

Las células epiteliales pueden presentar paredes espesas y lignificadas como *Picea sp.*, o paredes finas no lignificadas como *Pinus sp.*, significando un detalle de valor diferencial.

## 5. 6- CANALES RESINÍFEROS.

Los canales resiníferos son espacios intercelulares revestidos por células epiteliales (epitelios) que vierten resinas producto de su secreción (Gráfico 19). En el leño pueden ocupar una posición:

- **Vertical:** canales resiníferos longitudinales o axiales.
- **Horizontal:** hileras de canales resiníferos transversales u horizontales dentro de un radio (radio fusiforme)

Constituyen un elemento importante en la diferenciación de las maderas, pues en algunas están siempre presentes (*Pinus sp.*, *Picea sp.*), y en otras están ausentes (*Sequoia sp.*, *Araucaria sp.*)

Sus diámetros (80- 100 $\mu$ ) y abundancia varían apreciablemente.

Los canales resiníferos verticales pueden surgir como resultado de heridas al árbol y reciben el nombre de canales resiníferos traumáticos. Estos canales presentan una distribución especial y características que los diferencian de los canales normales; estos últimos aparecen irregularmente en el leño, mientras que los canales resiníferos traumáticos aparecen en fajas regulares en los lugares correspondientes a la época en que se produjo la herida que los originó.

En este principio se basa la explotación de resina en árboles vivos y que sirve de materia prima en la fabricación de tintes, barnices, insecticidas, etc.

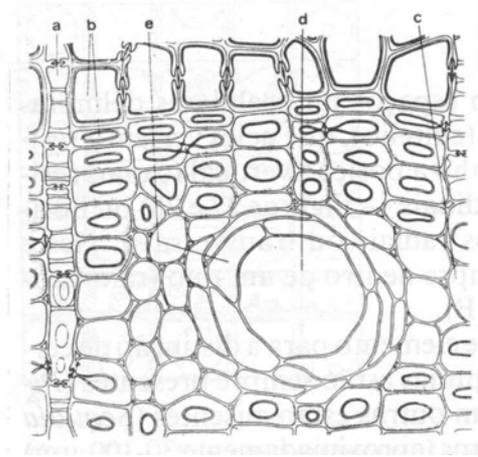


Gráfico 19- Canal resinífero de *Pinus* sp. circundado por células epiteliales, parénquima axial y traqueidas axiales.

### 5. 7- TRAQUEIDAS EN SERIES AXIALES.

En algunas especies, ocasionalmente, se observan ciertas traqueidas más cortas y de extremidades rectas, muy semejantes en su forma a las células del parénquima axial, pero se las distingue por la presencia de puntuaciones areoladas y paredes relativamente espesas y lignificadas. Estas células son probablemente vestigios de evolución de los vegetales y tienen como función la conducción de líquidos y la sustentación del vegetal.

Aparecen en el leño principalmente asociadas a los canales resiníferos junto a las células del parénquima axial.

## 6.- ESTRUCTURA DE MADERAS DE LATIFOLIADAS.

### (Angiospermas- Dicotiledóneas)

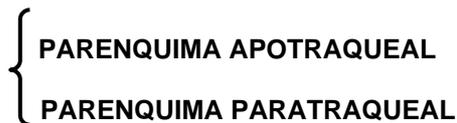
La estructura interna de las Latifoliadas es más especializada y compleja que las Coníferas. Debido a su mayor complejidad estructural tienen gran variedad de elementos que auxilian a su mejor identificación.

Las células del cambium de Latifoliadas, son menores que las de las Coníferas y también las células que originan. Esta diferencia de longitud es la razón por la cual el papel realizado a partir de Latifoliadas es, normalmente, de inferior calidad que el de Coníferas.

**En el leño de las Latifoliadas se encuentran los siguientes elementos estructurales (Graf. 20):**

1. VASOS

2. PARENQUIMA AXIAL



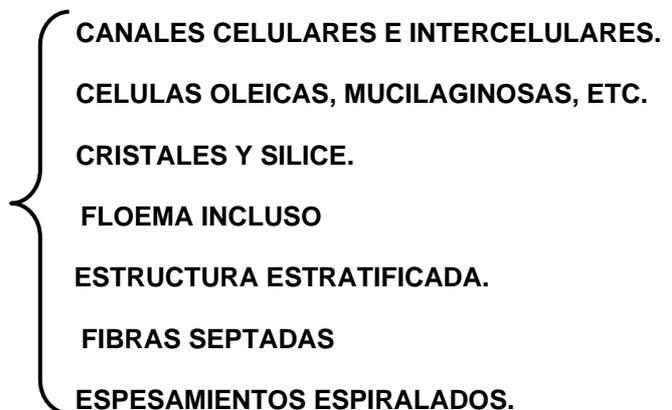
3. FIBRAS

4. PARENQUIMA RADIAL O RADIOS

5. TRAQUEIDAS VASCULARES.

6. TRAQUEIDAS VASICENTRICAS

7. CARACTERES  
ANATOMICOS  
ESPECIALES



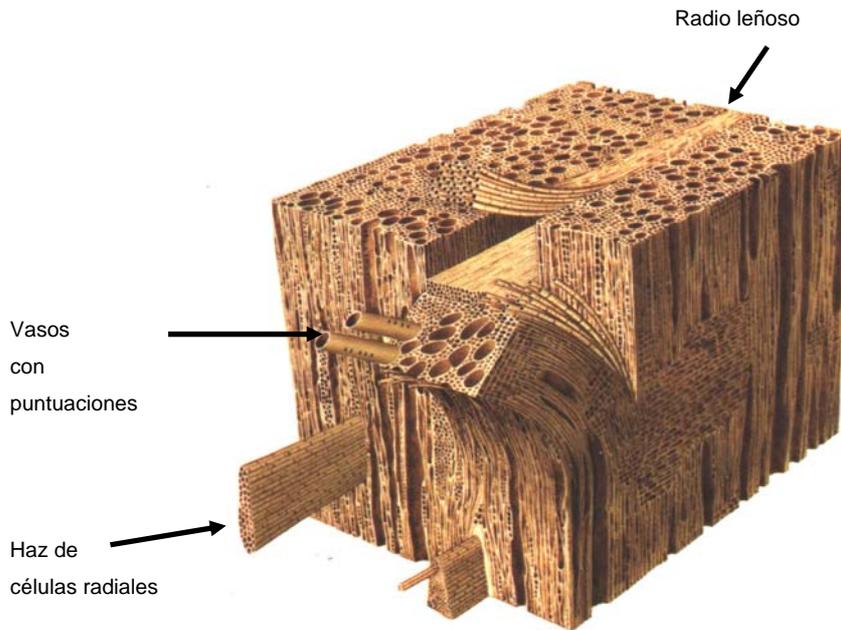


Gráfico 20 - Aspecto tridimensional de la madera de Latifoliadas.

### 6.1- VASOS.

Son elementos que aparecen únicamente en las Latifoliadas (Lam. IX) y constituyen por ello el principal elemento de diferenciación entre éstas y las Coníferas (Graf. 21).

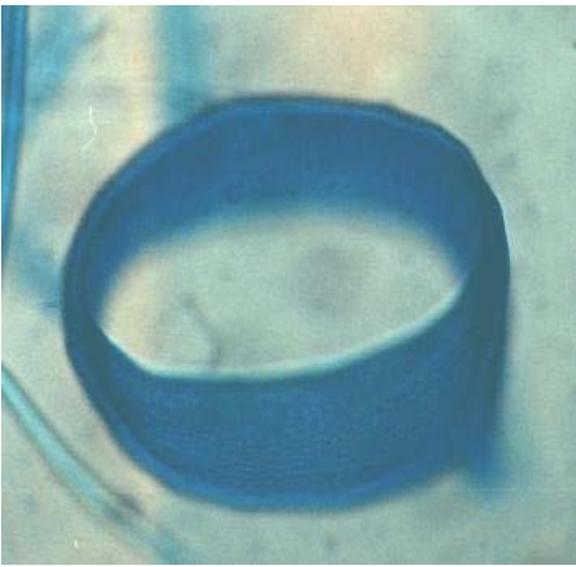
De acuerdo a Carlquist (1988) son células del xilema cuyas paredes finales (contacto entre un elemento de vaso y otro ) carecen de membranas y se encuentran perforadas.



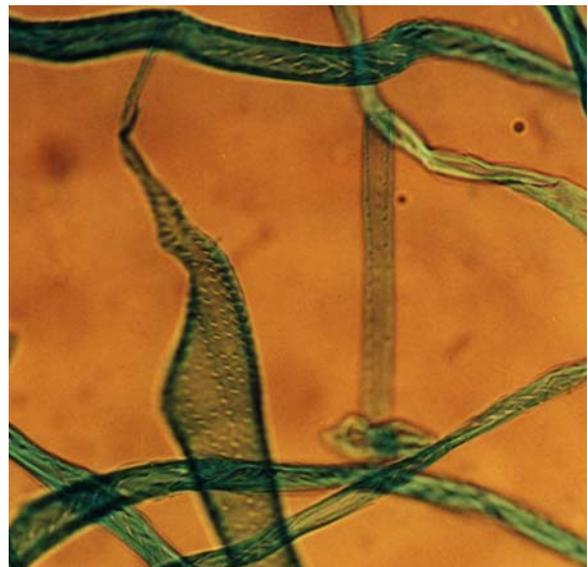
1-



2-



3-



4-

### Lámina IX- Miembros de vasos

Fig. 1-2-4 - - Miembro de vasos de *Aspidosperma quebracho-blanco*, con apéndices  
Fig. 3- Miembro de vasos de *Prosopis nigra*.

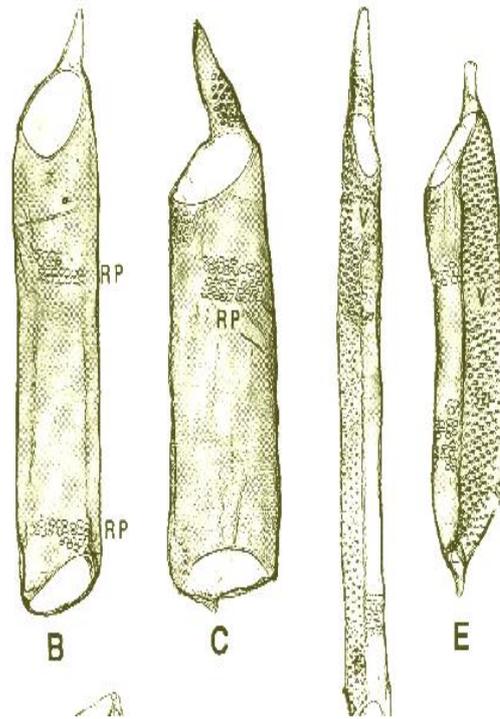
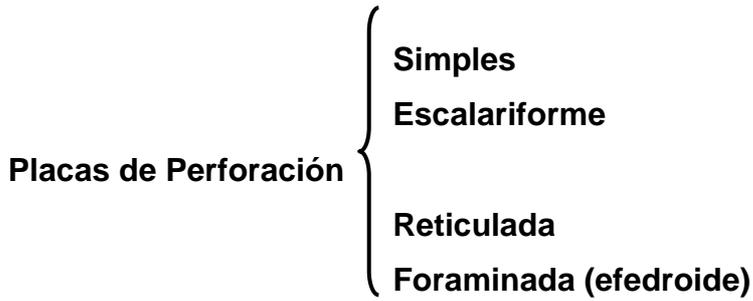


Gráfico 21-Esquema de un vaso. Diferentes tipos de elementos de vasos.

Un vaso es un conjunto axial (vertical) de células superpuestas, llamadas **miembros de vasos**, formando una estructura tubiforme continua de largo indeterminado, su función es la conducción de líquidos en la madera (Graf 21).

La circulación de sustancias líquidas a través de los elementos vasculares se efectúa por sus extremidades perforadas, denominadas **placa de perforación o lámina de perforación** (Graf 22).



**Simple:** presenta una sola y gran perforación, se presentan con mayor frecuencia que los otros tipos y pueden caracterizar a familias enteras.

**Escalariforme:** con numerosas perforaciones, en una misma placa, dispuestas en series paralelas.

**Reticulada:** cuando las perforaciones, de una misma placa, se disponen en forma de red.

**Foraminada:** las perforaciones de la placa son casi circulares.

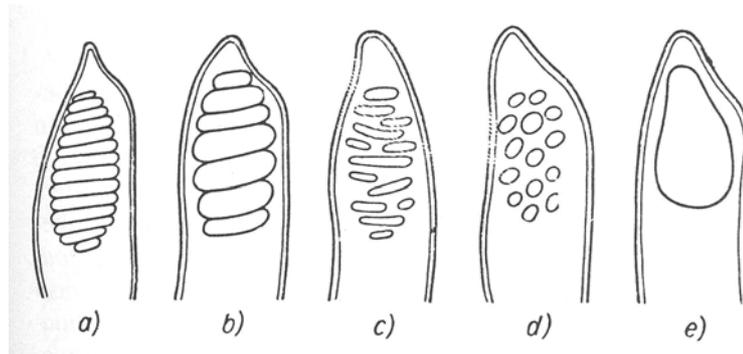


Gráfico 22- Tipos de Placas de Perforación: A y B) Múltiples escalariformes; C) Múltiple reticulada; D) Múltiple foraminada; E) Simple.

El grado de inclinación de la placa de perforación y el aspecto de los elementos de los vasos ( Graf 23), son característicos para cada especie y también un signo de evolución, siendo mas evolucionada las placas simples y los vasos cortos. Estas perforaciones se originan durante el crecimiento de la membrana secundaria. Después que las membranas se han desarrollado completamente y lignificado, las partes delgadas de las membranas se rompen.

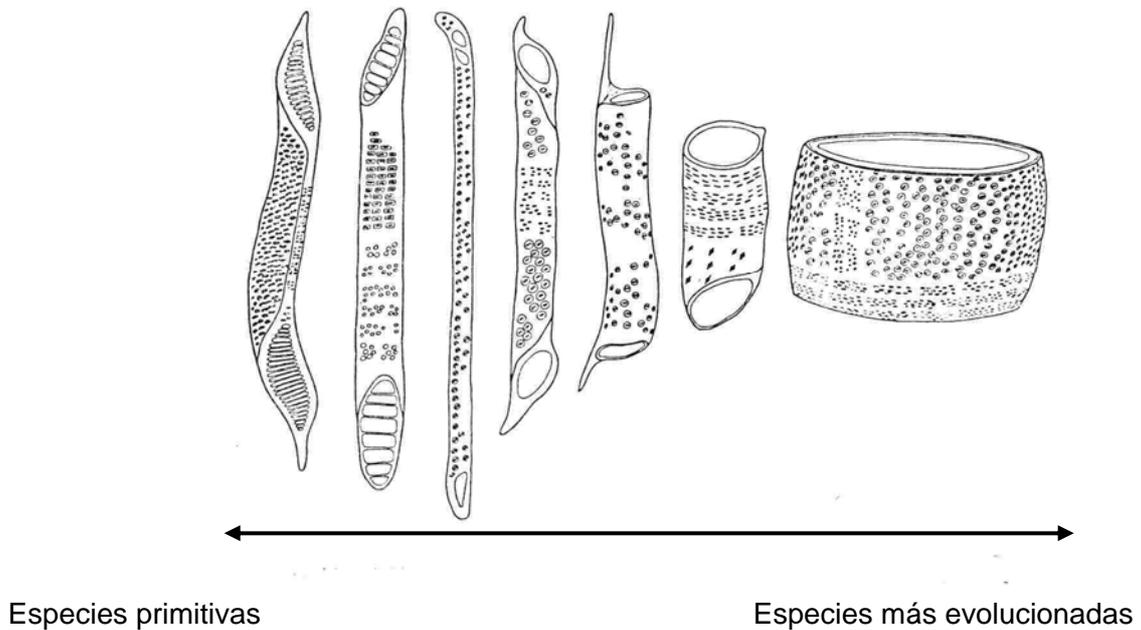


Gráfico 23-Tipos de Elementos de Vaso.

Además de la lámina de perforación, gran parte de los vasos presentan puntuaciones areoladas en sus paredes laterales, cuya disposición, aspecto, tamaño y forma son características y constituyen un importante elemento para la identificación. Estas puntuaciones hacen el intercambio de líquidos de vaso a vaso y por eso se llaman **puntuaciones intervasculares**. Es obvio entonces que los vasos que aparecen aislados en el leño no presentan puntuaciones intervasculares en sus paredes. La comunicación vaso-parénquima se produce a partir de una puntuación del tipo semiareolada. Las puntuaciones varían también en su forma, disposición y aspecto.

En cuanto a la **disposición**, las puntuaciones pueden ser:

- **Alternas**
- **Opuestas**
- **Escalariformes**

La **forma o aspecto** de las puntuaciones (Graf. 24) pueden ser:

- **Redondeadas.**
- **Poligonales.**
- **Ovaladas.**

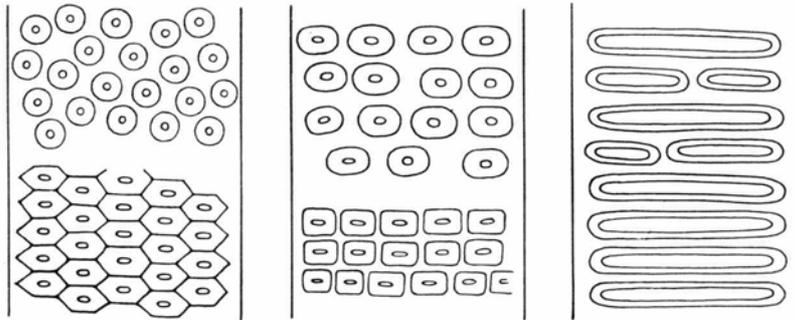


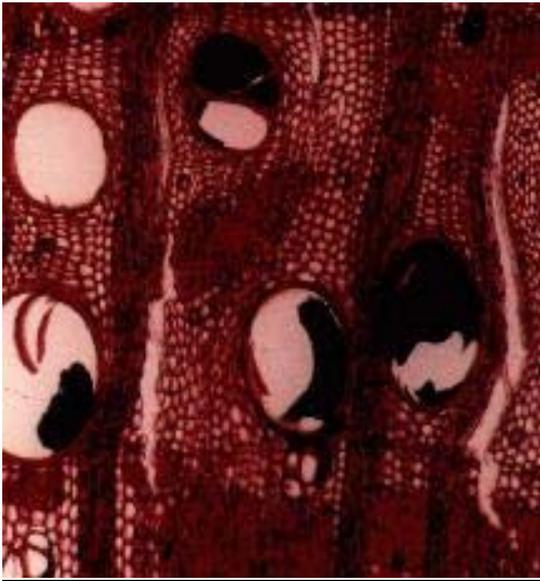
Gráfico 24- Tipos de puntuaciones intervasculares en cuanto a su disposición: A) Alternas; B) Opuestas; C) Escalariformes.

Las puntuaciones ornamentadas, conocidas en inglés como “vestured pits” son características de las leguminosas y otras familias.

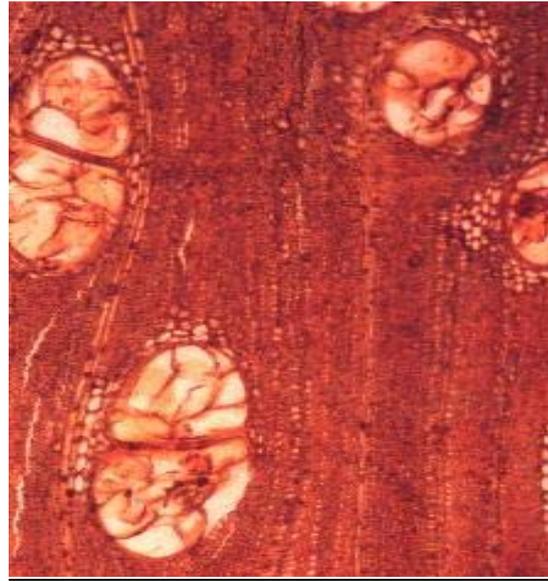
Es evidente que el tejido conductor de las Latifoliadas es mucho más eficiente que el de las Coníferas en la conducción de agua en el vegetal, esto explica la existencia de grandes superficies cubiertas por Latifoliadas en comparación a la superficie ocupada por Coníferas.

Algunos vasos presentan espesamientos espiralados en sus paredes internas, siendo una característica de gran valor diagnóstico.

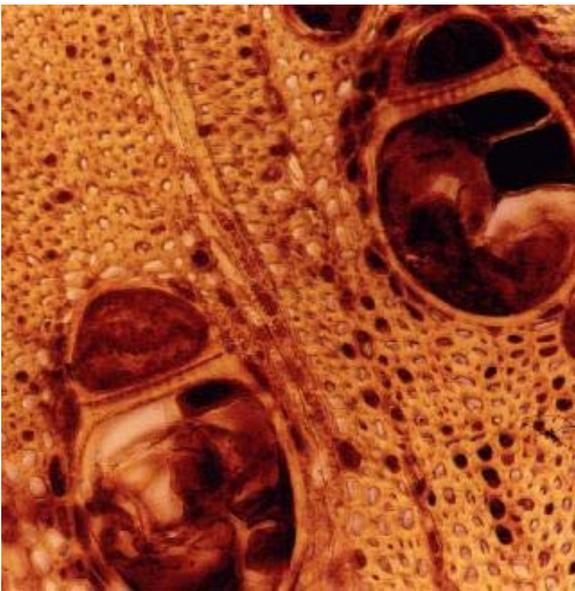
En **sección transversal**, los vasos reciben el nombre de **POROS**, y su distribución, disposición, abundancia, tamaño y agrupamiento son características importantes en la identificación de especies, calidad de la madera (peso específico, densidad) y también en el secado e impregnación por tratamientos preventivos. Tiene gran importancia además la obstrucción por tálides o contenidos como: gomas, resinas, óleo-resinas, etc. (Lam. X)



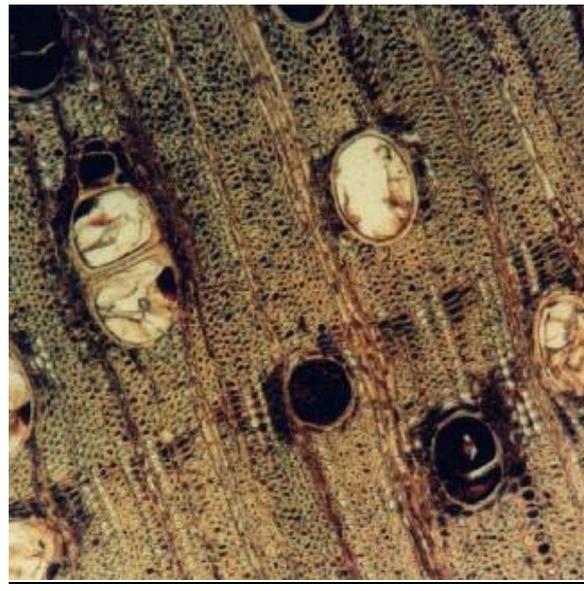
1-



2-



3-



4-

**Lámina X.- Oclusión de vasos por gomas y tálides.**

Fig. 1- Leño de *Pterogyne nitens* cuyos vasos están ocluidos por gomas

Fig. 2- Leño de *Clorophora tinctoria* cuyos vasos están ocluidos por tálide

Fig. 3 y 4- Leño de *Schinopsis lorentzii* cuyos vasos están ocluidos por tálide

**Agrupamiento de los poros** (Graf. 25)

Los poros según se agrupan (Lam. XI) se clasifican en:

- **Solitarios**
- **Múltiples**
  - **Múltiples radiales**
  - **Múltiples tangenciales**
  - **Múltiples diagonales**
  - **Múltiples racemiformes (sin dirección definida)**

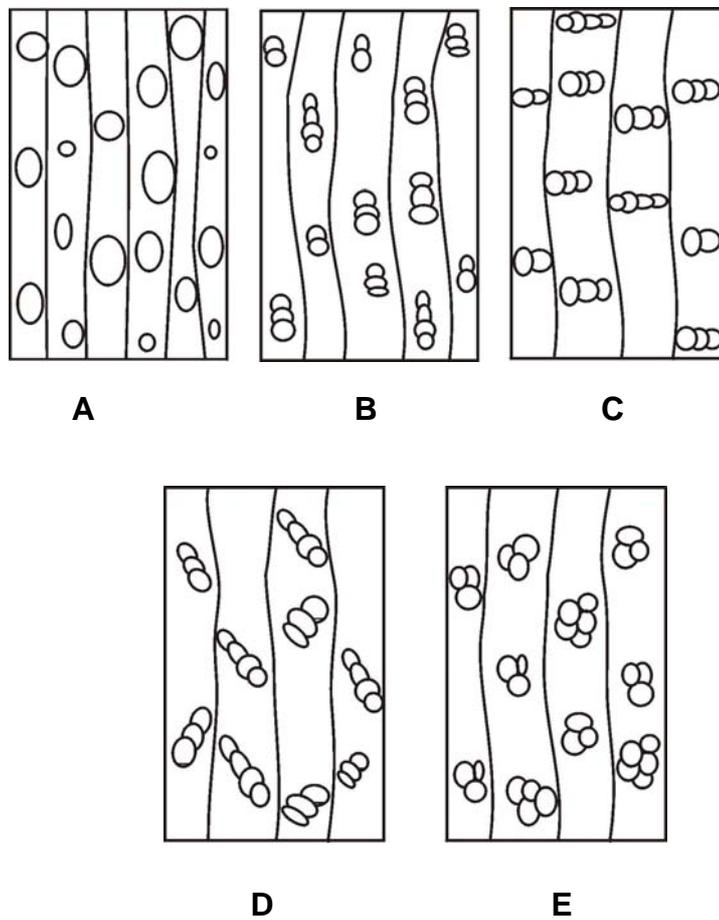
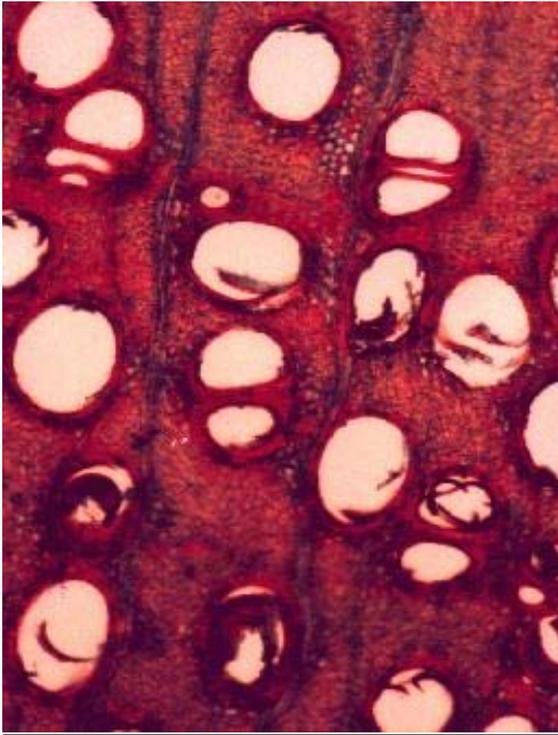
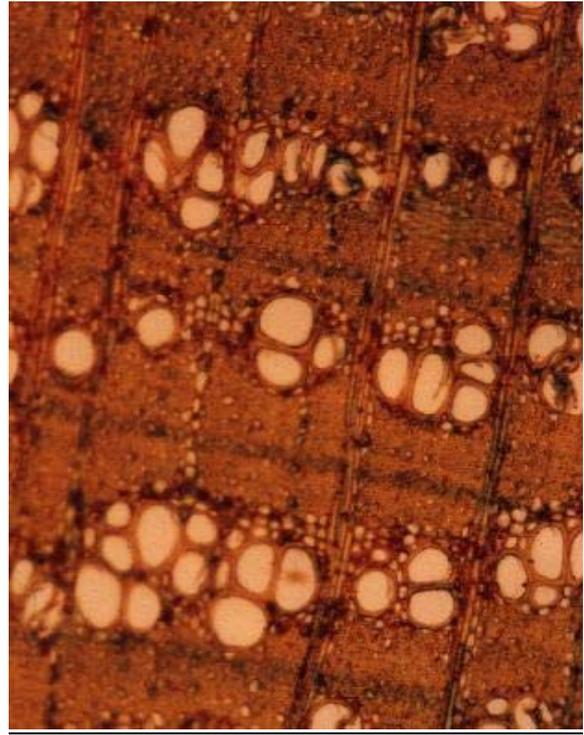


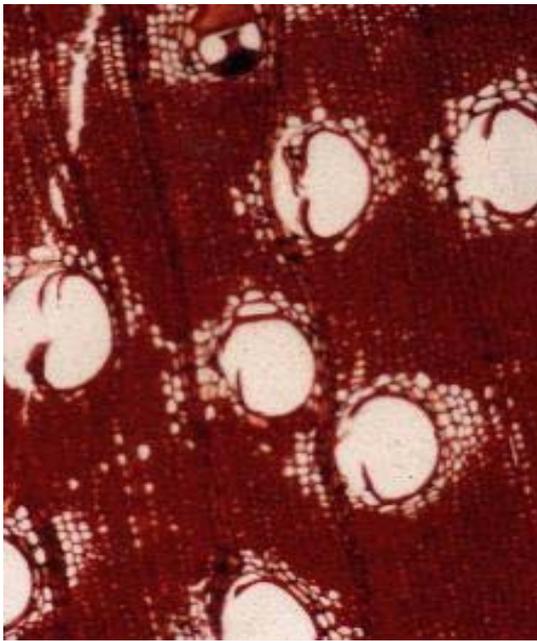
Gráfico 25.- Aspecto de los poros y su agrupamiento (Plano transversal): A) Solitarios; B) Múltiples Radiales; C) Múltiples Tangenciales; D) Múltiples Diagonales; E) Múltiples Racemiformes.



1-



2-



3-



4-

### Lámina XI - Tipos de poros

Fig. 1- Poros solitarios y múltiples radiales en *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* –

Fig. 2 – Poros múltiples tangenciales y racemiformes en *Patagonula americana*

Fig. 3- Poros solitarios en *Pterogyne nitens*

Fig. 4- Poros solitarios en *Heliocarpus popayanensis*

**Disposición de los poros- POROSIDAD.**

La disposición de los poros en el leño se denomina **porosidad** (Graf. 26). La misma puede ser:

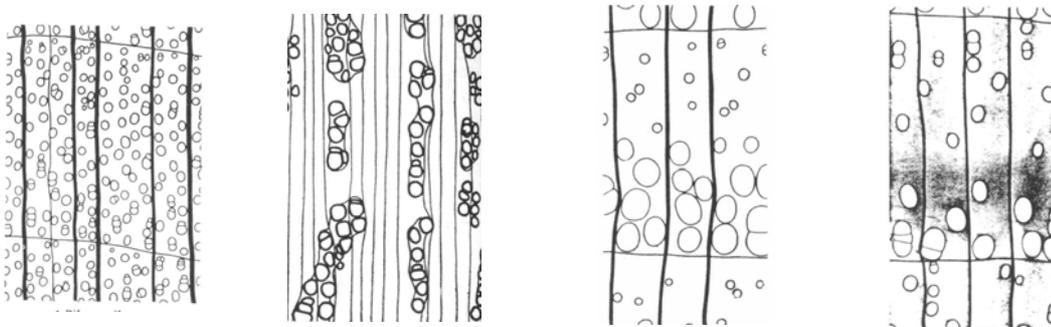
**A) DIFUSA:** *Celtis spinosa, Aspidosperma quebracho-blanco, Nectandra saligna, Schinopsis lorentzii*

- **Uniforme** : poros dispersos uniformemente a lo largo de los anillos de crecimiento.
- **No Uniforme:** poros dispersos desigualmente a lo largo de los anillos de crecimiento.

**B) EN ANILLOS:**

Concentración o dimensión especial de poros en el inicio del período vegetativo.

- **En Anillos Circular:** brusca disminución del diámetro de poros dentro del anillo de crecimiento (*Melia asedarach, Quercus robur, Cedrela balansae*).
- **En Anillos Semicircular:** disminución gradual del diámetro de los poros en el anillo de crecimiento (*Prosopis alba, P. kuntzei, Juglans australis*).
- 



A –difusa uniforme    b- difusa no uniforme    c -circular    d-semicircular

Gráfico 26.- Tipos de porosidad de la madera.

**Disposición de los poros- Orientación**

Además de estos agrupamientos y disposición de los poros hay maderas que se destacan por una organización u orientación marcada de estos elementos (Graf. 27).

**A) Dendrítica o Flamiforme:** arreglo de los vasos en un patrón ramificado, siguiendo la dirección de los radios (*Bulnesia sarmientoi, Bumelia obtusifolia*).

- B) En Bandas Tangenciales o Ulmoide:** arreglo de los vasos en bandas tangenciales cortas o largas orientadas en forma perpendicular a los radios y siguiendo los anillos de crecimiento. Las bandas pueden ser rectas u on-deadas (*Ulmus pumila*, *Patagonula americana*).
- C) Diagonal y/o Radial:** vasos radialmente dispuestos o en forma oblicua a los anillos de crecimiento (*Eucalyptus globulus*, *Eucalyptus viminalis*).

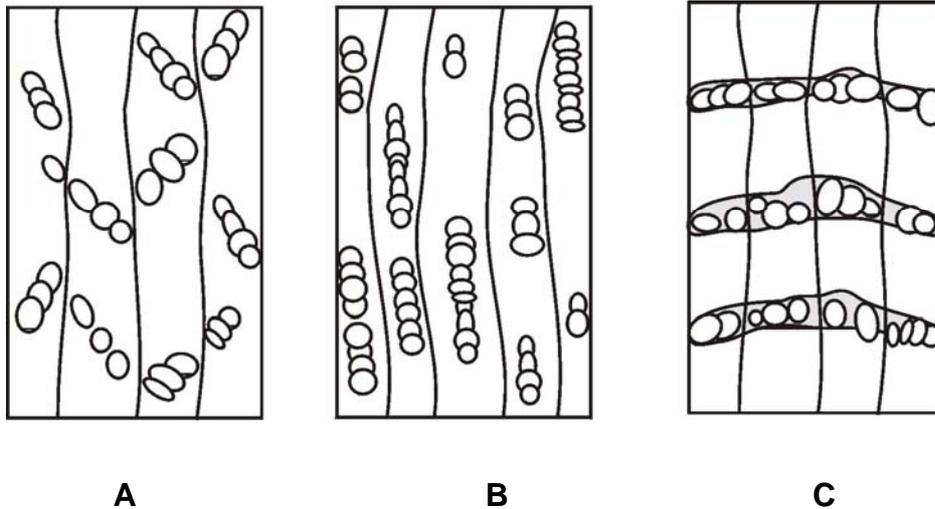
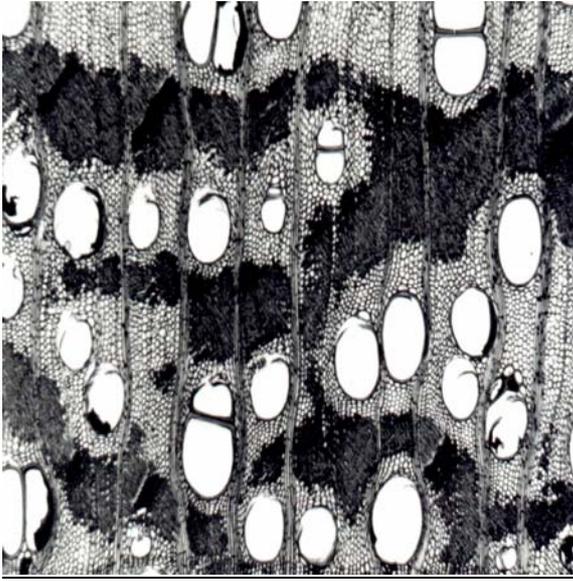


Gráfico 27.- Orientación de los poros: A) Orientación diagonal, B) Orientación radial, C) Orientación Tangencial.

La abundancia de poros (poros/mm<sup>2</sup>) o su frecuencia, su forma (oval o cuadrangular), el espesor de sus paredes, presencia de tilosis y contenidos, son caracteres cuantitativos muy importantes en la identificación de maderas.

## 6.2- PARENQUIMA AXIAL.

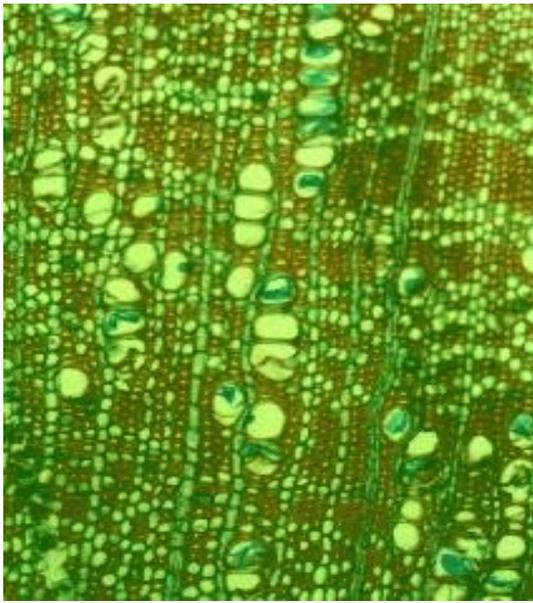
El parénquima axial desempeña la función de almacenamiento en el leño y normalmente en mayor proporción en las Latifoliadas que en Coníferas. Sus células se destacan de las demás por presentar paredes delgadas, no lignificadas, puntuaciones simples y por su forma rectangular y fusiforme en los planos longitudinales (Lam. XII).



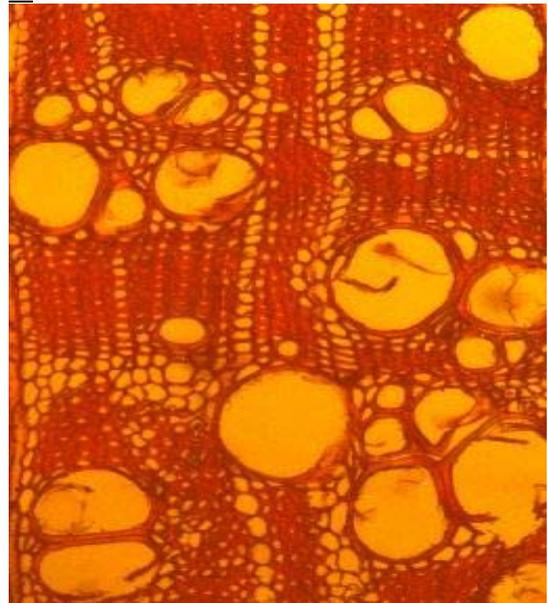
1-



2-



3-



4-

### Lámina XII- Parénquima axial

Fig. 1- Parénquima paratraqueal confluyente en *Prosopis alba* .

Fig. 2- Parénquima paratraqueal vasicéntrico aliforme en *Pterogyne nitens*.

Fig.3- Parénquima apotraqueal en *Chrysophyllum gonocarpum*

Fig.4- Parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso en *Cordia trichotoma*

La distribución del parénquima xilemático o axial muestra tipos intermedios. La relación espacial de los vasos, como se observa en cortes transversales, sirve para su división en dos tipos principales:

<b><u>Parénquima Apotraqueal</u></b>	{	<b>Difuso.</b>
		<b>En Agregados.</b>
		<b>En Bandas, Marginal.</b>
<b><u>Parénquima Paratraqueal</u></b>	{	<b>Escaso</b>
		<b>Unilateral</b>
		<b>Vasicéntrico</b>
		<b>Aliforme</b>
		<b>Confluente</b>

1)- **Parénquima Apotraqueal**: no asociado a los vasos. Puede a su vez presentarse de las siguientes maneras (Graf. 28):

- a) **Difuso**: Células parenquimáticas aisladas o cordones de parénquima dispersos entre las fibras (*Aspidosperma quebracho blanco*, *Eucalyptus camaldulensis*, *Salix sp.*)
- b) **Difuso en Agregados**: Pequeños grupos de células agrupadas en líneas cortas discontinuas, tangenciales u oblicuas (*Aspidosperma polyneuron*).
- c) **En Bandas, Marginal**: con células aisladas o una banda final (terminal) o inicial en una capa de crecimiento.

Existen numerosas denominaciones para designar las diferentes formas con que estos dos tipos se encuentran en el leño.

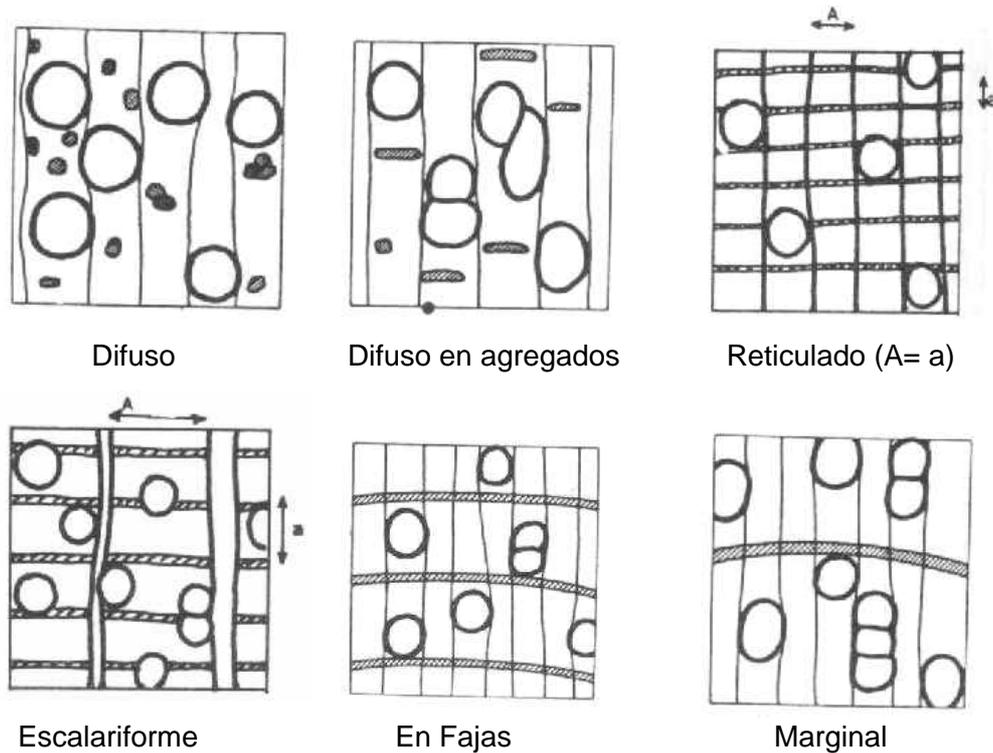


Gráfico 28.- Tipos de Parénquima Apotraqueal.

2)- **Parénquima Paratraqueal:** sistemáticamente asociado a los vasos. Se presenta de diferentes formas (Graf. 29).

- d) **Escaso:** células parenquimáticas aisladas alrededor de los vasos (*Nothofagus pumilio*, *Nothofagus dombeyi*).
- e) **Unilateral:** células parenquimáticas formando vaina incompleta alrededor del poro. (*Astronium balansae*, *Lomatia hirsuta*, *Clorophora tinctoria*).
- f) **Vasicéntrico:** células parenquimáticas formando una vaina completa alrededor del poro (*Prosopis sp.*, *Parapiptadenia rígida*, *Pelthophorum dubium*).
- g) **Aliforme:** con extensiones tangenciales como alas (*Amburana cearensis*).
- h) **Confluente:** formando bandas tangenciales o diagonales irregulares. Si en el xilema aparecen fibras septadas en vez de parénquima axial, tiene diseños de distribución similares a los adoptados por parénquima xilemático axial.

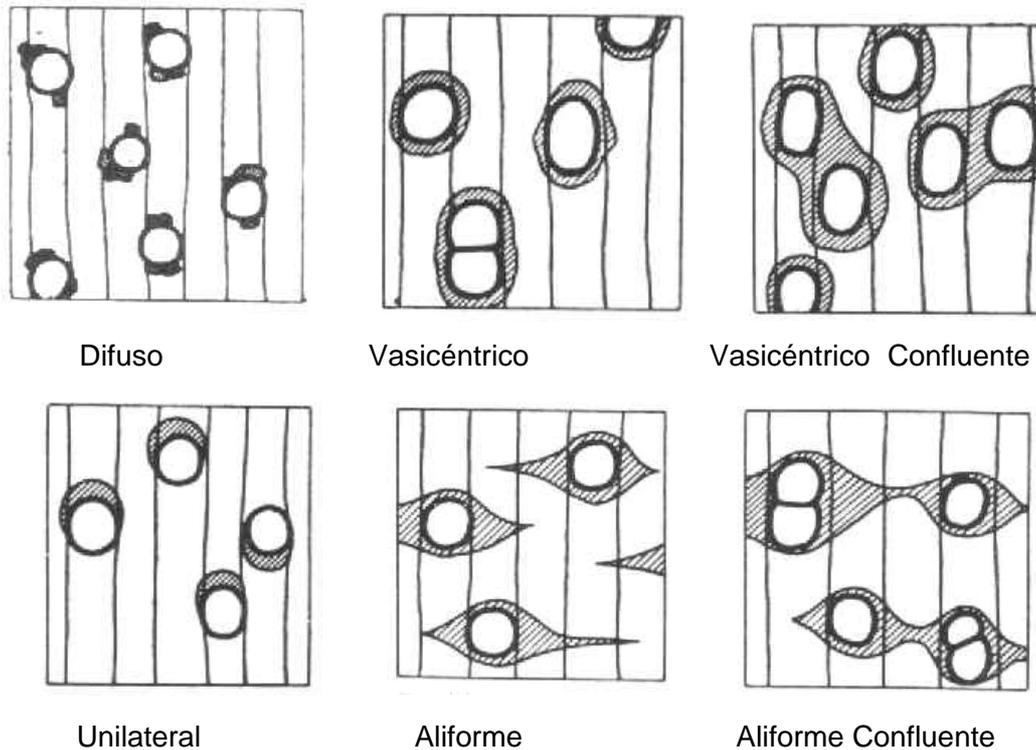


Gráfico 29.- Tipos de Parénquima Paratraqueal.

En una misma especie pueden existir dos o más tipos de parénquima, no obstante uno de ellos es dominante.

La extrema abundancia de parénquima (axial o transversal) hacen que la madera sea muy liviana, de baja resistencia mecánica y poca durabilidad natural.

En algunas especies se encuentran células parenquimáticas especializadas como células epiteliales, células oleíferas, etc., característica diferencial de gran importancia.

### 6.3- FIBRAS

Son células existentes solamente en Latifoliadas, constituyendo el mayor porcentaje de su leño y con función única de sustentación. Su proporción en el volumen total y el espesor de sus paredes influyen directamente en el peso específico, grado de variación volumétrica e indirectamente en las propiedades mecánicas de la madera.

Las fibras son células alargadas y estrechas, de extremidades afiladas que se parecen ligeramente a las traqueidas del leño tardío de Coníferas, de las que se diferencian por ser más cortas, punteagudas y con pocas y pequeñas puntuacio-

nes. En algunas especies las cavidades de las fibras son divididas en pequeños compartimentos por finas barras horizontales que reciben el nombre de fibras septadas.

Se clasifican en: fibrotraqueidas y fibras libriformes. La base de la distinción de ellas es la naturaleza de las puntuaciones, las fibrotraqueidas poseen puntuaciones areoladas y las fibras libriformes puntuaciones simples.

Desde el punto de vista evolutivo las fibras se desarrollaron a partir de las traqueidas, esta suposición está sustentada por el hecho de que muchas formas de transición entre ambos tipos de elementos pueden encontrarse en algunas Angiospermas, por ejemplo en *Quercus sp.* Esos fenómenos pueden resumirse en un engrosamiento progresivo de la pared, una reducción del número de las puntuaduras, del tamaño y número de las mismas, que trae como consecuencia la desaparición eventual de las puntuaciones areoladas, y por último un acortamiento de las células. Este supuesto acortamiento se refiere al sufrido por las células iniciales de las fibras del cambium y no a las fibras maduras. En los tejidos maduros de una planta las fibras libriformes son normalmente más largas que las traqueidas, pero esta mayor longitud es una consecuencia secundaria que resulta del crecimiento adicional de los extremos de las fibras.

### **Origen y desarrollo filogenético de las tráqueas en las Angiospermas**

Para entender los problemas de la filogenia vegetal se han utilizado métodos fundamentados en la Lógica Frost (1930- 1931), definió claramente algunas de estas suposiciones lógicas fundamentales al tratar de establecer el origen de las tráqueas en las Dicotiledóneas, las principales suposiciones de Frost son las siguientes:

**El Método de Asociación:** este método enuncia que si es posible determinar cual de las dos estructuras es la primitiva y si se supone que las dos estructuras tienen una relación directa será posible concluir que la condición genética primitiva de la estructura más avanzada será semejante a la condición primitiva. Si la semejanza no es grande, entonces no es correcta la suposición de una relación directa o los elementos en cuestión están aparentemente tan separados en la escala evolutiva que ha perdido la forma primitiva del elemento evolucionado.

**El Método de Correlación:** este supone que en un tejido homogéneo (p.e. Xilema) existirá una correlación estadísticamente significativa entre los grados de

especialización de las características principales de una estructura. Todo esto tomando una gran muestra al azar. O sea que los distintos rasgos han sufrido cambios evolutivos de una manera simultánea. Estas correlaciones expresan sólo la tendencia general del desarrollo evolutivo, pero pueden haber excepciones. El desarrollo de algunos rasgos puede involucionar mientras que el de otros puede avanzar. La investigación de estas excepciones puede indicar las líneas de especialización secundaria.

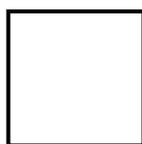
**El Método Secuencial:** permite realizar la reconstrucción de la variabilidad evolutiva basándose en la variación que puede observarse en las formas vivientes. Estas variaciones pueden observarse tanto en la ontogenia de una especie, como comparando distintas especies pertenecientes a un mismo grupo taxonómico.

#### 6.4- RADIOS O PARENQUIMA RADIAL.

Los radios de las Latifoliadas tienen la misma función que los de las Coníferas: almacenamiento y conducción transversal de las sustancias nutritivas. Presentan gran variedad en forma, tamaño y número de células (Graf. 30). Por este motivo, junto con el parénquima axial (vertical) es uno de los elementos más eficaces en la diferenciación de maderas de Latifoliadas.

Los radios pueden ser:

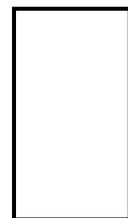
- **Homogéneos:** uni o multiseriados.
  - **Heterogéneos:** uni o multiseriados.
- A) **Radios Homogéneos:** formados por un único tipo de células. Normalmente se refiere el término homogéneo a radios cuyo tejido está formado apenas por células horizontales o procumbentes.
- B) **Radios Heterogéneos:** están formados por más de un tipo de células: procumbentes, cuadradas o verticales, en diversas combinaciones.



Cuadrada



Horizontal o Procumbente



Vertical o erecta

Gráfico 30.- Formato de las células que constituyen los radios.

Los radios homogéneos y heterogéneos pueden ser **uniseriados**, es decir constituidos por una hilera de células en la sección tangencial; o **multiseriados** (Lam.XIII), formados por más de una hilera de células en la sección tangencial (Graf. 31).

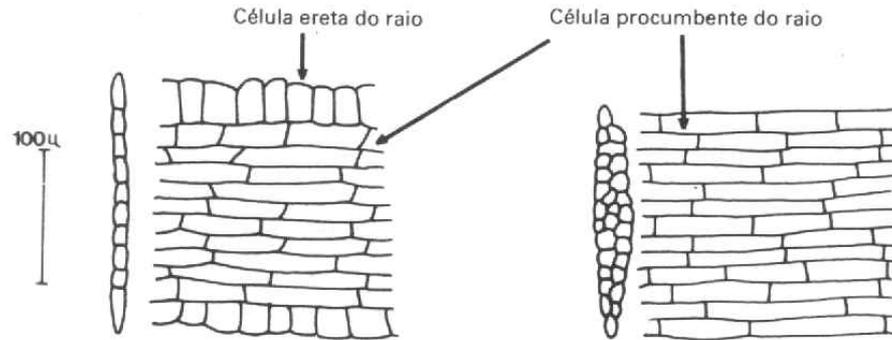
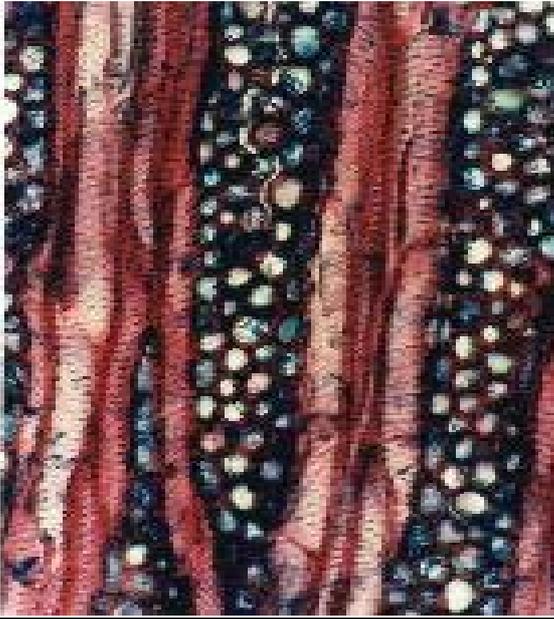


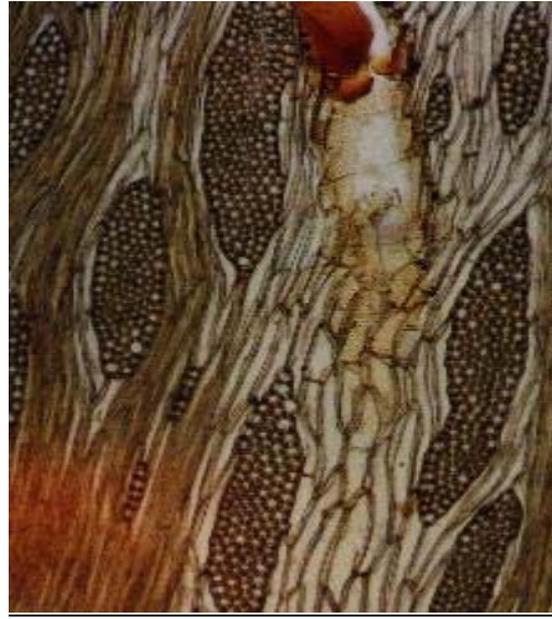
Gráfico 31.- Tipos básicos de radios: A) Uniseriado Heterogéneo; B) Multiseriado Homogéneo

Además de estos tipos los radios pueden tener otros aspectos especiales como (Graf. 32):

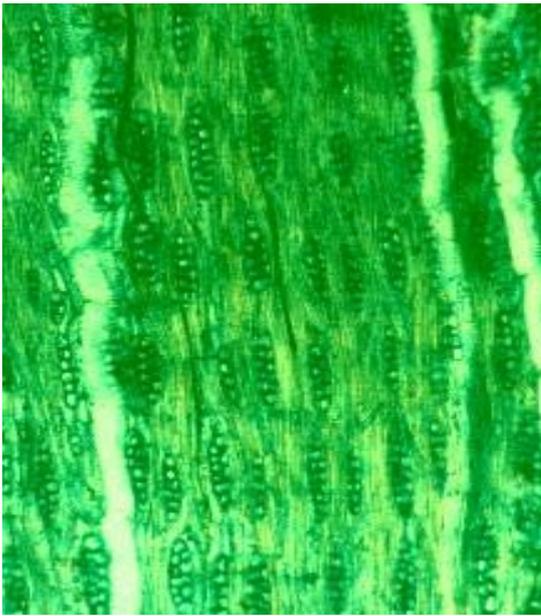
- **Radios con canal.**
- **Radios fusionados.**
- **Radios agregados.**
- **Radios con células envolventes.**



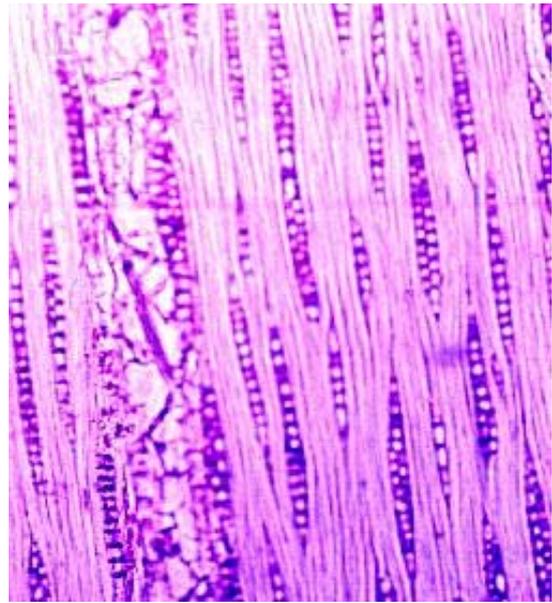
1-



2-



3-



4-

### Lámina XIII- Radios leñosos

Fig.1-Radios multiseriados en *Monthea aphylla*-

Fig. 2- Radios multiseriados en *Prosopis alba*.

Fig. 3- Radios uni y biseriados en estructura estratificada *Tabebuia avellanedae*-

Fig. 4- Radios uni y biseriados en *Juglans australis*.

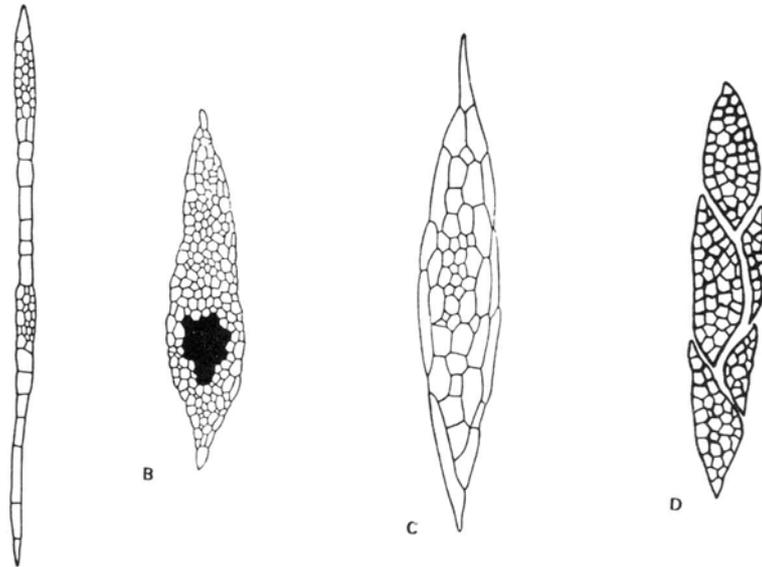


Gráfico 32.- Tipos especiales de radios (Plano Tangencial): A) Radios fusionados; B) Radio conteniendo canal secretor transversal; C) Radio con células envolventes; D) Radios en Agregados.

Kribs clasifica los radios en:

**Homogéneos:** este tipo incluye radios compuestos de células procumbentes (horizontales), con una hilera de células marginales por lo general más altas que las del centro, siendo lo mismo procumbentes (Graf. 33).

**Heterogéneos** (Graf. 34):

**Tipo I:** radios multiseriados compuestos de células erectas o cuadradas, o multiseriados con extremidades uniseriadas del mismo espesor o más largas que la parte multiseriada. Los extremos son uniseriados y formados por células verticales o cuadradas.

**Tipo II:** radios uniseriados, compuestos de células verticales y cuadradas. Radios multiseriados con una hilera marginal de células erectas o con colas uniseriadas, más cortas que las partes multiseriadas, siendo éstas compuestas por células erectas.

**Tipo III:** radios multiseriados con células procumbentes o células cuadradas, o una mezcla de ambas. Radios multiseriados con células marginales cuadradas

(normalmente en hilera), habiendo colas presentes están compuestas únicamente por células cuadradas.

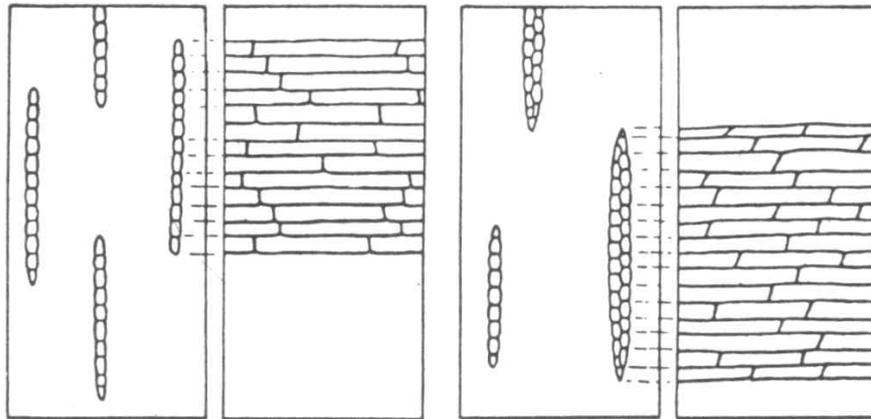


Gráfico 33.- Radios Homogéneos.

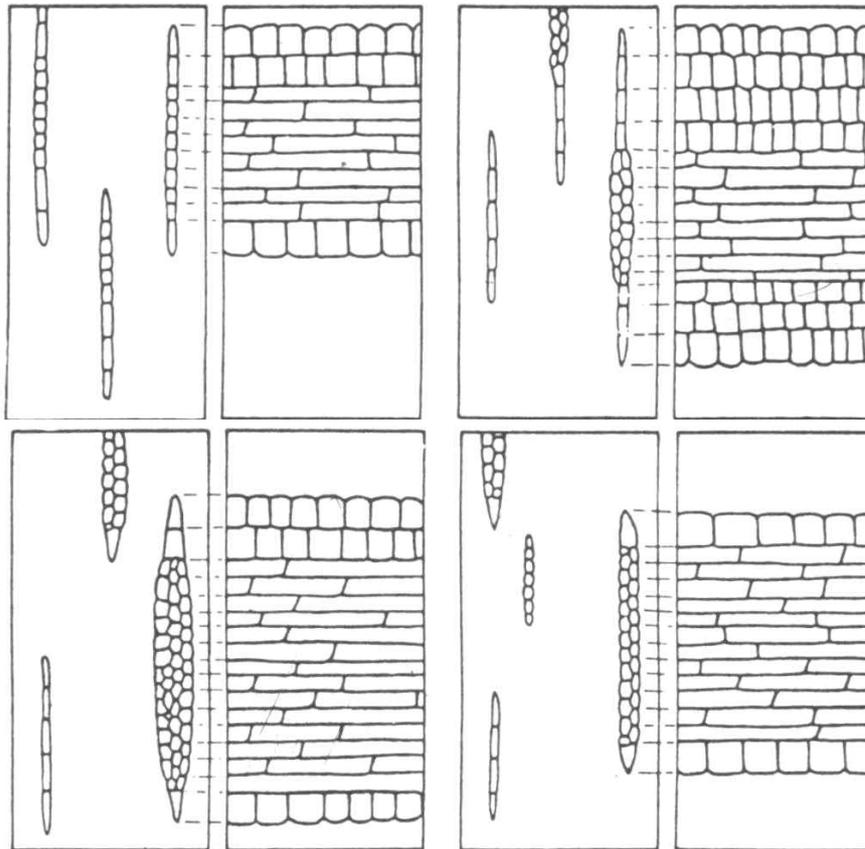


Gráfico 34.- Radios Heterogéneos.

## **6.5- TRAQUEIDAS VASCULARES.**

Las traqueidas también aparecen en ciertas Latifoliadas como resultado de la evolución producida en el Reino Vegetal.

Las traqueidas vasculares se asemejan a pequeños elementos de vasos de leño tardío, pero sus extremos no son perforados y como cualquier traqueida presenta puntuaciones areoladas en sus paredes. Aparecen organizadas en series verticales, y en sección transversal se confunden con poros pequeños. Desempeñan la función de conducción.

## **6.6- TRAQUEIDAS VASICENTRICAS.**

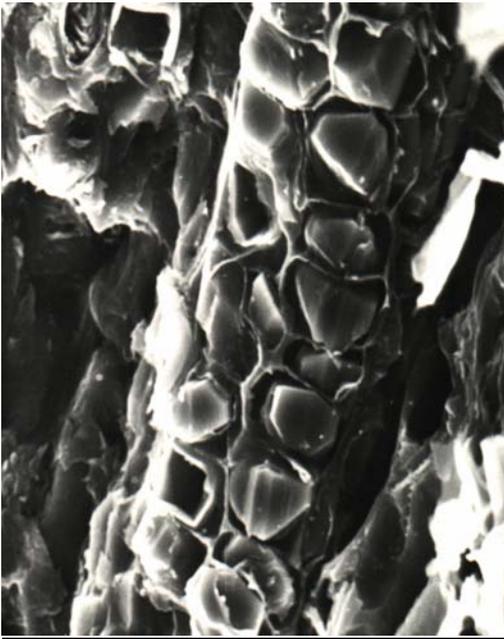
Son células más cortas e irregulares que las traqueidas vasculares, de extremos redondeados y puntuaciones areoladas en sus paredes. Se encuentran asociadas al parénquima axial, a lo que se asemeja en sección transversal. Vistas en esta sección no presentan la disposición típica de las traqueidas axiales de las Coníferas.

## **6.7- CARACTERES ANATOMICOS ESPECIALES.**

Además de los elementos comunes en el leño, pueden aparecer en algunas maderas, elementos especiales que constituyen un aspecto importante desde el punto de vista tecnológico y diagnóstico (Lam. XIV).

### **6.7.1- CANALES CELULARES E INTERCELULARES.**

Así como se encuentran en las Coníferas canales para la conducción de resinas, algunas Latifoliadas pueden presentar análogamente canales para el almacenamiento y conducción de ciertas sustancias como: Myristicáceas, Moráceas. Estos canales pueden ser:



1-



2-



3-



4-

**Lámina XIV Caracteres anatómicos especiales.**

Fig. 1- Cristales de oxalato en *Aspidosperma quebracho-blanco*

Fig. 2- Cristales de oxalato en *Prosopis alba*

Fig. 3- Canal secretor de tanino en *Schinopsis lorentzii*

Fig. 4- Gránulos de almidón en el parénquima axial y radial de *Capparis speciosa*

A) **Canales intercelulares:** son espacios de estructura tubular y largo indefinido, sin paredes propias, circundados por células parenquimáticas especiales (células epiteliales). P.e.: *Balfourodendron riedelianum*

B) **Canales celulares:** conjunto tubiforme de células parenquimáticas, con paredes propias.

Los canales pueden ocupar en el leño una posición tanto vertical (**canal axial**) como horizontal (**canal transversal**). Los canales transversales siempre se encuentran dentro de un radio.

### 6.7.2- CELULAS OLEICAS, MUCILAGINOSAS, ETC.

Son células parenquimáticas especializadas que contienen aceites, mucílagos, resinas, etc., fácilmente distinguibles de las demás por sus grandes dimensiones. Las células oleicas y mucilaginosas son características de la familia Lauráceas, encontrándose dispersas en el leño y asociadas al parénquima axial o radial. La presencia de sustancias especiales en la madera permiten aumentar apreciablemente el peso específico y, en ciertos casos, el aprovechamiento industrial como látex, tanino, óleos especiales, etc. P.e.: *Schinopsis balansae*.

### 6.7.3- CRISTALES Y SILICE.

Los cristales son depósitos, en su gran mayoría, de sales de calcio, especialmente oxalato de calcio, que se encuentran principalmente en células parenquimáticas. Su presencia es bastante rara en Coníferas, más común en Latifoliadas. En algunos casos la presencia de cristales es de gran valor diagnóstico.

Pueden presentarse en distintas formas (Graf. 35):

- ✓ **Agregados:** cristales finos reunidos en masa granular.
- ✓ **Rafidios:** cristales en forma de agujas formando grupos compactos.
- ✓ **Drusas:** agrupamientos globulares de cristales.
- ✓ **Estiloides**
- ✓ **Romboides**

El sílice es un material que por su fórmula química y su gran dureza se asemeja al diamante. Puede aparecer en el interior de las células como una inclusión, generalmente en los radios y el parénquima axial, en casos más raros, en los elementos verticales.

Los cristales y depósitos de sílice, tienen gran importancia en las cualidades de trabajabilidad de la madera. Un elevado contenido de sílice puede tornar antieconómica la conservación en estivas de madera aserrada, debido a sus efecto abrasivo sobre los dientes de las sierras. Por otro lado le da a la madera una alta resistencia natural a los agentes marinos.

Además de los cristales y sílice, puede haber en la madera otras sustancias orgánicas como compuestos fenólicos e inorgánicos (carbonatos, sulfato de calcio).

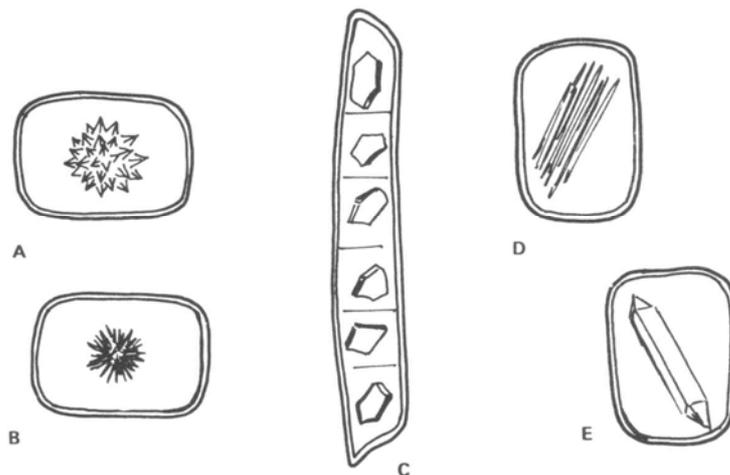


Gráfico 35.- A y B) Drusas; C) Cristales romboédricos en cámara; D) Ráfides; E) Estiloide.

#### 6.7.4- FLOEMA INCLUSO.

Es una estructura típica, floema dentro del xilema o corteza dentro del leño. Hay dos tipos principales.

- **Concéntrico (Circunmedular):** formando fajas concéntricas en el leño.
- **Foraminoso:** esparcido por el leño. P.e.: Nictagináceas.

### 6.7.5- ESTRUCTURA ESTRATIFICADA.

En especies más evolucionadas los elementos axiales pueden estar organizados formando fajas horizontales regulares o estratos, esto más evidente en cortes tangenciales (Graf. 36).

- **Estratificación parcial:** se limita a algunos elementos estructurales del leño (radios: *Phyllostylon rhamnoides* ).
- **Estratificación total:** todos los elementos del leño están organizados en fajas (*Pterogyne nitens*, *Apuleia leicarpa*, *Tipuana tipu*, *Tabebuia ipe*, *Geoffroea decorticans*)

El efecto visual de la estratificación puede ser evidente macroscópicamente, siendo una característica muy importante para la Anatomía de Madera.

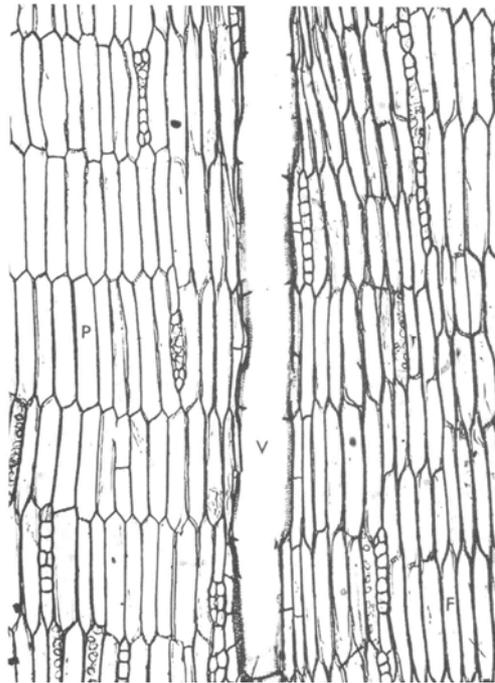


Gráfico 36.- Estructura estratificada

### 6.7.6- FIBRAS SEPTADAS.

En algunas especies, antes de la muerte de las fibras, surgen paredes transversales dividiendo su interior en compartimentos. Estas fibras, donde el lumen

está dividido en septos, reciben el nombre de fibras septadas (*Nectandra*, *Quercus robur*, *Patagonula*, *Cordia*, *Melia*).

### 6.7.7- ESPESAMIENTOS ESPIRALADOS.

Los espesamientos espiralados de los miembros de vasos son engrosamientos en la pared secundaria con un patrón helicoidal (Graf. 37). Pueden presentarse ocasionalmente en algunas familias: Anacardiaceas, Bignoniaceas, Leguminosas.

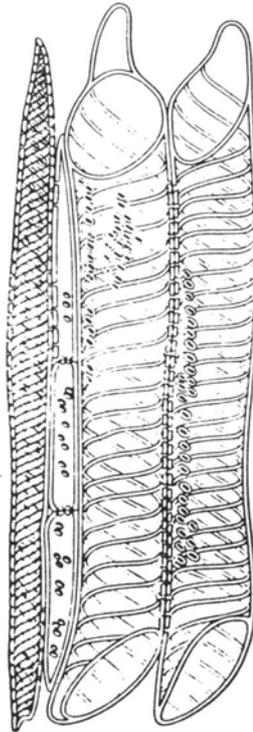


Gráfico 37.- Espesamientos espiralados en elementos anatómicos de Angiospermas

## 7- ASPECTOS ECOLOGICOS DE LA EVOLUCION DEL XILEMA.

La anatomía ecológica es desde hace unos años sinónimo de anatomía ecofilética, término empleado por Philip Rury. Sobre la base de las correlaciones entre factores ambientales y ciertos caracteres anatómicos del leño, se han realizado hipótesis sobre estrategias evolutivas y otros mecanismos en el origen de la diversidad anatómica del leño en el curso de la evolución.

La anatomía ecológica también se define al mismo como el estudio directo de las modificaciones fenotípicas de la estructura del leño como respuesta a uno o más factores ecológicos cambiantes.

Actualmente se ha propuesto como una interpretación ecológica de la evolución del xilema (Carlquist, 1975; Baas, 1976). De acuerdo con Carlquist la diversidad estructural del xilema que presentan las plantas vivas es el resultado de adaptaciones a diversos hábitats. Estos cambios evolutivos se llevaron a cabo por presión selectiva en diferentes ambientes en los que se desarrollaron los diferentes taxones. Así se contempla entonces la adaptación de los rasgos anatómicos del leño como relacionados con la disponibilidad de humedad, la transpiración y los requerimientos de resistencia.

Carlquist (1975) considera por ejemplo que la gran longitud de los segmentos traqueales con placas perforadas escalariformes reducen la resistencia al paso del agua; los miembros de vasos cortos y estrechos, con paredes gruesas, aumentan la resistencia al paso del agua por presión negativa, tal como ocurre en los ambientes xéricos. Las plantas con perforaciones escalariformes se consideran desventajosas al compararlas con las simplemente perforadas debido a la resistencia que ofrecen a la circulación del agua. El leño con perforaciones escalariformes es raro en plantas de lugares xéricos y no se ha encontrado en plantas que crezcan en los desiertos. En ambientes mesofíticos el leño con esta característica no parece factor limitante para su éxito evolutivo, debido a la poca velocidad del agua en sus vasos.

## - 7. 1 RELACIÓN ENTRE LOS CARACTERES ANATÓMICOS Y EL AMBIENTE.

Los factores ambientales han sido estudiados desde el siglo pasado como codeterminantes en la diversidad y especialización del leño. Vesqué (1876), citado por Baas (1982), analizó las variables estructurales de las plantas tolerantes a la sequía.

La naturaleza adaptativa del sistema conductivo de las dicotiledóneas está mejor estudiada en las áreas con un marcado estrés en regiones cálidas y secas donde se encuentran más delineados, de cómo el estrés de agua tiene una influencia adaptativa en el xilema secundario.

En la primera mitad de este siglo, la anatomía comparativa continuó atrayendo la atención de los investigadores incluyendo algunos estudios fisiológicos primitivos de factores que influyen la xilogénesis. Webber (1936), citado por Baas (1982), observó que las plantas esclerófilas presentan anillos de crecimiento pequeños, poros numerosos y diminutos, y elementos de vasos cortos. Estos estudios sirvieron de base a las propuestas de Bailey y sus discípulos (1944 a 1953) citado por Baas (1982), para determinar las tendencias filogenéticas en el xilema, aún hoy aceptadas.

El florecimiento de la anatomía ecológica es reciente, y reconoce a Carlquist como su iniciador. En 1975 este autor encontró correlaciones positivas entre la estructura de la madera y la ecología, y formuló importantes relaciones que reinterpretan la diversidad de los vegetales como un resultado de una evolución funcionalmente adaptativa. Estableció que existe una clara correlación entre la morfología de los elementos traqueales (especialmente vasos) y el aumento de la presión negativa al aumentar la aridez (Baas, 1982).

En los últimos años hubo un incremento del interés por estudiar las adaptaciones ecológicas con el propósito de entender los mecanismos responsables de las mayores tendencias evolutivas filogenéticas en el xilema establecidos por Bailey, (1920) Carlquist, (1975,1980); y Baas, (1976, 1982). El énfasis se puso en la dependencia de los caracteres de la madera con respecto a la disponibilidad de agua y en la relación entre la temperatura, estacionalidad, altitud y distribución geográfica con características anatómicas cuantitativas. (Baas, 1973, 1982, 1986; Baas y Carlquist, 1985; Baas et.al., 1983; Barajas -

Morales, 1985; Carlquist, 1975, 1980; Carlquist y Hoekman, 1985; Fahn, 1964; Fahn et al., 1986; Graaff Van der y Baas, 1977; Den Outer et al., 1976; Zweypfenning, 1978; y Lindorf, 1994).

Muchos estudios anatómicos se llevaron a cabo en áreas con un marcado estrés hídrico o en zonas muy frías. En las zonas áridas, el problema principal que deben enfrentar los árboles es la alta presión negativa y los altos riesgos de bloqueo de la conducción debido a la cavitación y embolias. En la conducción por vasos influye el diámetro, el tipo de placa de perforación, la longitud y las puntuaciones de las paredes laterales. Los miembros de vasos, en función de la aridez, decrecen en diámetro y largo, aumentan su número por mm<sup>2</sup>; aumentan la pared celular, y se agrupan para prevenir el colapso bajo las condiciones de presiones negativas. Esto ha sido considerado como una estrategia para una segura conducción. (Zimmermann, 1982; Zimmermann y Brown, 1971).

La alta frecuencia de vasos agrupados, es otro carácter xeromórfico importante, (Baas et al., 1983; Baas y Carlquist, 1985; Carlquist, 1975, 1980, 1988; Carlquist y Hoekman, 1985), que asegura la conducción, debido a que la inactivación de cualquiera de estos vasos pequeños es menos perjudicial. Estos resultados fueron confirmados por Baas, (1982) y Wheeler y Baas, (1991).

Se ha observado que la longitud de los elementos vasculares disminuye con la aridez. Los elementos vasculares más cortos permiten resistir grandes presiones y deformaciones relacionadas con las tensiones de las columnas de agua (Carlquist, 1975; Novruzova, 1972).

Lindorf (1994) encontró que la presencia de vasos solitarios en *Aspidosperma cuspa*, *Guaicum officinale*, *Beureria cumanensis*, especies de una región de Venezuela con precipitaciones similares a las del Parque Chaqueño, está asociada a la presencia de traqueidas vasicéntricas. Carlquist (1988), en la flora de California; Barajas-Morales (1986) en una región de Brasil; Moglia y Gimenez (1998), en las especies del Chaco, encontraron similares resultados.

La existencia de elementos imperforados (traqueidas) como sistema subsidiario de conducción, ha sido descrita por diferentes autores (Baas, 1976; Baas y Carlquist, 1985; Baas et al., 1983; Baas y Schweingruber, 1987; Braun, 1961; Carlquist, 1984, 1985; Carlquist y Hoekman, 1985).

Carlquist (1977), propuso un índice llamado "Índice de vulnerabilidad", que se obtiene dividiendo la media del diámetro de vasos por la media de número de

vasos por  $\text{mm}^2$ , este índice indica la seguridad en la conducción de la madera. Bajos valores de este cociente indican alto valor de “redundancia” o maderas poco vulnerables. En diferentes floras de Australia, este autor encontró que los valores de estos índices siguen la secuencia que el meso o xeromorfismo de los hábitats basadas en los datos de lluvia, concluyendo que este índice es útil como indicador ecológico. Cuando los valores de este índice difieren del esperado, por ejemplo cuando se encuentra anatomía de madera mesomorfa en especie xeromorfas, debe suponerse un efecto “mitigante” debido a la presencia de otros caracteres vegetales. (Carlquist, 1977); y Rury y Dickinson, (1984) citado por Lindorf (1994).

Otra característica importante asociada con especies que sufren estrés hídrico es la presencia de puntuaciones ornadas. Estas puntuaciones están citadas por Sidayasa y Baas (1998), en vasos de *Alstonia iwahigensis*, Apocinácea. Jansen y Smets (1998) citan este tipo de puntuaciones en *Tachiadenus longiflorus*, que presenta vasos solitarios. Carlquist (1988) afirma que pueden presentarse en las paredes internas de elementos imperforados como las encontradas en traqueidas en Winteráceas, por Butterfield (1974, 1978) citado por Carlquist (1988). Jansen et al. (1998) citan la presencia de fibrotraqueidas con puntuaciones ornadas.

Diversos autores estudiaron la variación de algunas estructuras anatómicas en función de la disponibilidad de agua. En este sentido Bissing (1982), estudió la variación de caracteres anatómicos cualitativos de madera en 39 especies y en relación con la disponibilidad de agua, plantando especies de zonas xéricas en lugares húmedos. Los resultados muestran que la porosidad cambia de circular a difusa cuando disminuye la disponibilidad de agua. Se observó que la producción de poros solitarios es mayor en las especies xéricas que se transplantaron a lugares más húmedos. También se encontró una reducción en la producción de poros solitarios bajo condiciones más secas.

February et al.,(1995) estudiaron caracteres selectivos de los vasos en función de la disponibilidad de agua en plántulas de *Eucalyptus grandis* con el objeto de determinar la sensibilidad y respuesta ante un incremento en la disponibilidad de agua para seleccionar individuos para mejora genética.

En la Región Chaqueña, son pocos los estudios sobre anatomía ecológica del xilema, Giménez, Moglia y Juárez (1993) demostraron el aumento de vasos racemiformes y agregados en *Prosopis kuntzei*, con el aumento de la aridez. Villagra y Roig (1997) encontraron diferencias de porosidad en dos especies de *Prosopis*, en condiciones edáficas diferentes en la Región del Monte. Moglia y Giménez (1998) estudiaron las estrategias adaptativas del hidrosistema de 46 especies de la región Chaqueña, comparándolas con otras observadas en estudios de regiones climáticas similares. Los resultados mostraron que existe predominancia de especies con caracteres que contribuyen a la seguridad en la conducción de agua.

El ancho y longitud de los vasos leñosos son parámetros indicadores de la eficiencia y seguridad en la conducción del agua. Cuanto más anchos y largos los vasos resulten, más alto y efectivo es el transporte de agua. Analizando dos muestras de diferentes sitios que proveniente uno de un lugar con buena disponibilidad de agua hídrica y otro con menor disponibilidad hídrica se notaba un aumento del número de vasos pequeños (múltiples), y también una reducida área basal por anillo de crecimiento. Los poros pequeños son menos eficientes en el transporte de agua pero mucho más seguros y resistentes a las fuertes presiones negativas que ocurren.

## 8 - Variabilidad de la Madera

La madera es una materia prima heterogénea y extremadamente variable. Las propiedades de la madera varían debiéndose comprender la magnitud y las causas de estos cambios.

La variabilidad de los elementos estructurales de la madera y sus propiedades físico- mecánicas, reconoce diversas fuentes que abarcan las variaciones originadas por razones geográficas, así como las variaciones entre y dentro de individuos.

El término Calidad de la madera alude al efecto acumulativo de las propiedades del leño en productos específicos. La industria actual requiere madera uniforme (Zobel et al., 1983). Numerosos esfuerzos hacen actualmente los genetistas forestales para obtener individuos de calidad uniforme y así mayor utilidad. Los primeros trabajos importantes se inician en 1944 con Tiemann, destacándose Zimmermann (1964); Larson (1969), Zobel (1972) y Baas (1982) entre otros. La variabilidad del leño no sólo es una de las fuentes de atractivo estético sino también la causa de las dificultades para catalogarla y tipificarla así como de predecir su comportamiento (Keating y Bolza, 1982).

A medida que aumenta la producción industrial maderera, mayor uniformidad de materia prima se requiere. Las propiedades del leño como el conjunto de características anatómicas, físicas y químicas de la madera es un tema tratado ampliamente: Zimmermann (1983); Larson (1994), Zobel y Van Buijtenen (1989) y Baas (1982), fundamentalmente en Gimnospermas y Angiospermas de rápido crecimiento.

Dentro del árbol mismo, existen dos fuentes de variabilidad: radial y longitudinal. La fuente de variabilidad radial de los elementos anatómicos del leño, está determinada por la edad cambial. Esto confirma los postulados de Sanio que se refieren al patrón de variación del tamaño de los elementos del leño dentro del mismo árbol (Larson, 1994).

Las propiedades del leño de numerosas especies varían de la base al ápice (Zobel y van Buijtenen, 1989). Esta variación es frecuente en especies con grandes diferencias entre leño juvenil y maduro. El cambio de las propiedades del

leño se produce automáticamente en altura en función a la proporción de leño juvenil.

El vaso es el carácter anatómico seleccionado en numerosos trabajos para interpretar el comportamiento del leño a lo largo de la vida del árbol. El mismo tiene fundamental importancia desde un aspecto biológico y fisiológico. El diámetro del vaso es probablemente el rasgo más importante en las Angiospermas, ya que la conductividad hidráulica es proporcional a la cuarta potencia del radio. Así un pequeño aumento del radio, puede aumentar considerablemente la conductividad (Zimmerman, 1983). En zonas áridas el diámetro de los vasos disminuye, pero aumenta su frecuencia.

Existe un gradiente radial de los elementos del leño. El número de poros / mm<sup>2</sup> varía con la edad, disminuyendo de médula a corteza (Cheng y Bendtsen, 1979; Giménez, 1998; Moglia, 2000, entre otros).

El diámetro de poros presenta un gradiente radial que asciende de médula a corteza. Knigge y Koltzemburg (1965) citan para *Fagus* un aumento del diámetro de vasos hasta los 30 años y luego decrece.

El área neta de poros es un parámetro que indica la capacidad de transporte, interpretado como un índice ecológico de la vitalidad del árbol (Sab y Eckestein, 1995). En *Schinopsis quebracho-colorado* (Giménez, 1998) se incrementa de médula a corteza.

Fue usada por Giménez et al. (1994) para caracterizar ecológicamente a *Prosopis kuntzei*. El área neta de poros aumenta con la edad de la planta, a mayor volumen del árbol, es necesario mayor transporte de agua y sales minerales.

La longitud de miembros de vasos por lo general, se incrementa de médula a corteza en función de la edad cambial

Knigge y Koltzemburg (1965) encontraron un rápido aumento de la longitud de las células vasculares a edades tempranas en maderas duras.

Los radios leñosos pueden variar en el leño a lo largo del tiempo (Cumbie, 1984). Su función es permitir el transporte lateral entre el xilema y el floema. Los radios, producen profundos cambios fisiológicos y funcionales en concordancia de los cambios estructurales originados durante el crecimiento. El cambio más

relevante se produce en el aumento ó decrecimiento del tamaño de los radios, directamente relacionado con las células cambiales (Larson, 1994).

El incremento de la longitud de los radios no es indefinido. A medida que los árboles alcanzan su madurez, la altura de los radios tiende a estabilizarse y durante períodos de evidente disminución del crecimiento, declina.

La altura de los radios disminuye cuando la producción de células de las bandas marginales comienza a ser más esporádica, y las células terminales se vuelven maduras. Los radios de angiospermas tropicales y subtropicales son altos, y propensos a incrementar su longitud con la edad (Iqbal y Ghouse, 1985).

Los radios pueden engrosar su ancho por divisiones anticlinales de las células iniciales del mismo radio. El desarrollo de los radios tiene un patrón típico en numerosas angiospermas. Los radios nuevos biseriados provienen de uniseriados en su origen, así la condición multiseriada se va adquiriendo gradualmente (Carlquist, 1988).

Como regla general los radios multiseriados aumentan con la edad, durante la edad juvenil, para posteriormente fluctuar. Las estructuras de secreción disminuyen con la edad (Fahn, 1979). Ello concuerda con la disminución de los radios con canales secretores, según lo expresado en el histograma de tipos de radios.

Muñiz (1993) cita para *Pinus elliotii* y *Pinus taeda* la disminución del número de canales secretores de resina con la edad, así como la disminución del diámetro de los mismos. Giménez et al. (1994) indican en *Pinus taeda* la disminución de los canales resiníferos axiales con la edad del árbol

En referencia a las fibras, hay una tendencia de incrementar la longitud de médula a corteza. Las fibras xilemáticas varían su longitud con la edad y por elongación intrusiva extracambial. Por regla general las fibras son de mayores dimensiones que las iniciales fusiformes.

Las fibras de las Angiospermas presentan el mismo patrón de edad que el descrito para las Gimnospermas por Bailey y Sherpard (1915). El mismo se modifica por los cambios producidos año a año en las divisiones anticlinales asociadas a la edad y modificadas por los rangos de crecimiento (Larson, 1994). La dimensión de fibras tiende a expresar un incremento de longitud de médula a

la corteza. No obstante en algunas especies el patrón tiene un máximo y luego decrece con la edad (Taylor, 1977).

El tamaño de las células xilemáticas influye en la calidad de la madera y del producto final. La longitud de fibras, espesor de pared, diámetro de elementos son variables que influyen directamente en las propiedades mecánicas de la madera (Bisset et al., 1951).

Esto confirma los postulados de Sanio que la mayor fuente de variación de la madera es dentro del mismo árbol (Keating y Bolza, 1982).

Los caracteres del leño varían en función de la edad según un gradiente radial de médula a corteza. Esto hace al leño un material sumamente variable (Zobel y van Buijtenen, 1989). La continua extensión radial en el árbol exige un activo cambium vascular. Numerosos autores trabajaron en el análisis de cómo el cambium permanece activo durante largo tiempo (Zelawsky, 1980.)

Bosshard (1965) examinó el cambium y el xilema en términos del proceso de la edad. Sus estudios muestran que el cambium exhibe procesos cuantitativos de envejecimiento, que son repetitivos, pudiendo ser reconocidos tanto sobre un tiempo individual ó sobre varias unidades de tiempo. Las derivadas del xilema, por el contrario, exhiben un proceso de envejecimiento cualitativo que resulta en la maduración de los elementos individuales.

## **9. BIBLIOGRAFIA**

- Bailey, Y.** 1920. The cambium and its derivative tissues II. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. Amer. J. Bot.: 417- 434.
- Baas, P.** 1976. Some functional and adaptive aspects of vessel member morphology. Leiden Botanical Series N°3, 157 -181.
- Baas, P.; Weker, E.; Fahn, A.** 1983. Some ecological trends in vessel characters. IAWA Bull. New Series N° 4: 141-159.
- Baas, P. y Carlquist, S.** 1985. A comparison of ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel. IAWA. Bull. New Series N° 8: 245-274.
- Baas, P., Schweingruber, F.,** 1987. Ecological Trends of trees, shrubs, and climbers from Europe. IAWA Bull.n.s.8:245-274.
- Baas, P.** 1982. New perspectives in Wood Anatomy . W. Junk Publ. 252 p.
- Baas, P.; Wheeler, E.; Gasson, P.** 1989. IAWA List of Microscopy features for Hardwood Identification. IAWA Committee. 322 p.
- Bisset, I.; Dadswell, H.; Wardrop, A.** 1951. Factors influencing tracheid length in conifers stems. Aust. For. 8: 86-96.
- Bosshard, H.** 1965. Aspects of the aging process in cambium and xylem. Holzforschung 19: 65- 69.
- Burger, L M; Richter, H G.** 1991. Anatomia da madeira. Ed. Nobel.- 153 pp.
- Carlquist, S.** 1975. Ecological strategies of xylem evolution. Univ. California Press, Bekerley, Los Ángeles, London.
- Carlquist, S.** 1977. Ecological factors in wood evolution. A floristic approach. Am. J. Bot. 64: 887-896.
- Carlquist, S.** 1980. Further concepts in ecological wood anatomy, with comments on recent work in wood anatomy and evolution. Aliso 9: 499-553.
- Carlquist, S.** 1984. Wood and stem anatomy of *Bergia suffruticosa*: relationship of Elatinaceae and broader significance of vascular tracheids,

vasicentric tracheids, and libriform vessel elements. *Ann. Mo. Bot. Gard* 71:232-242.

**Carlquist, S.** 1985. Vasicentric tracheids as drought survival mechanism in the woody flora of southern California and similar regions; review of vasicentric tracheids. *Aliso* 11: 37-68.

**Carlquist, S.** 1988. Comparative wood anatomy. Systematic, Ecological and evolutionary aspect of Dicotyledons wood. Springer Series of wood Science. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. 460 p.

**Carlquist, S.; Hoekman, D.** 1985. Ecological wood anatomy of woody southern California flora. *IAWA Bull. n.s.* 6: 319-347.

**Cheng, W.; Bendtsen, D.** 1979. Anatomical properties of selected *Populus* clones grown under intensive culture. *Wood Science* 11: 182- 187.

**Cumbie, B.** 1967. Developmental changes in the vascular cambium of *Leitneria floridana*. *Am. J. Bot.* 54: 414- 424.

**Esau, K.** 1965. *Plant Anatomy. Second Edition*. New York, John Wiley, Sons.

**Fahn, A.** 1962. Xylem structure and annual rhythm of cambial activity in woody species of the east Mediterranean region. *IAWA Bull.* 1962 (1): 2- 6.

**Hughes, J. F.** 1973. The wood structures of *P. caribaea* (Morelet) in relation to use characteristics, growth conditions and tree improvement. In Burley J. Nikkles D. G. Selection and breeding to improve some tropical Conifers Oxford Commonwealth Forestry Institute. 13-22.

**Giménez, A. M.** 1983. Apuntes de Cátedra: Anatomía de Madera. P 1-40

**Giménez, A. M.** 1997. Apuntes de Cátedra: Crecimiento. 14 pp.

**Giménez, A. M.** 1993. Rasgos estructurales característicos del leño secundario de las especies arbóreas de la región chaqueña seca. *Rev. Quebracho* 1: 1- 14.

**Giménez, A. M.** 1998. Influencia de la edad en los caracteres anatómicos del leño y el crecimiento en *Schinopsis quebracho-colorado*, Anacardiaceae. Tesis doctoral. 104 p.

- Giménez, A.; Moglia, G.** 1993 (a). Manual de reconocimiento a campo de especies leñosas de la región chaqueña. Serie Técnica Forestal Proyecto GTZ/UNSE. Volumen 2: 1- 90.
- Moglia, J. G. y Giménez, A. M.** 1998. Rasgos anatómicos Característicos del Hidrosistema de las principales especies arbóreas de la Región Chaqueña Argentina. Revista de Investigación Agraria Sistema y Recursos Forestales . ISSN 1131-7965. Vol 7. N°1 y 2. 53-71.
- Giménez, A.; Moglia, G.; Juárez, M.** 1994. Variabilidad ecológica de *Prosopis kuntzei* Influencia del déficit hídrico en la estructura interna. Actas del Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Comisión V, Bosques nativos.
- Iqbal, M.; Ghose, A.** 1985. Cell events of radial growth with special reference of cambium of tropical trees. Cosmo, New Delhi, 218- 256.
- Jane, F.** 1970. The structure of wood. London. Adam, Charles, Black. 478p.
- Keating, W.; Bolza, E.** 1982. Characteristics, properties and uses of timbers. Texas A, M. Univ Press, College Station, Texas.
- Knigge W.; Koltzemburg, C.** 1965. The influence of timber qualities and ecological conditions on the cells sizes and on the proportions of types of cells in hardwoods in temperate zones. IUFO Sect 41 Comm Fiber Char Melbourne, Australia, Vol 2, 51 p.
- Phillipson, W.; Ward, J.; Butterfield, B.** 1971. The vascular Cambium. Its development and activity. Chapman y Hall Ltd. London. 181 p.
- Larson, P.** 1994. The Vascular Cambium. Development and Structure. Springer Series in Wood Science, 720 p.
- Marja –Sisko; Ilvesalo-Pfaffli.** 1995. Fiber Atlas- Identification of papermarking fibers-Ed. Springer-381 p.
- Metcalf, C.; Chalk, L.** 1983. Anatomy of the dicotyledons, 2<sup>nd</sup> Ed. Vol. II. Wood structure and conclusion of the general introduction. Claredon Press, Oxford. 279 p.

- Moglia, J.** 1995. Apuntes de Anatomía de Angiospermas. Apuntes de la Cátedra de Dendrología. 25 p.
- Moglia, J.** 2000. Variabilidad de los caracteres anatómicos del leño de *Aspidosperma quebracho-blanco*. Tesis doctoral. 91 p.
- Muniz, G. Bolzón.** 1993. Caracterizacao e Desenvolvimento de Modelos para estimar as propriedaes e Comportamento na Secagem da Madeira de *Pinus elliottii* e *Pinus taeda*. Tesis Doctoral. Universidad Federal Parana. 1-235.
- Philipson, W R.** 1971. The vascular cambium. Ed. Chapman & Hall LTD.182 p.
- Roth, I.; Giménez Bolzón, A.** 1997. Argentine Chaco Forests. Dendrology, tree structure, and economic use. 1-The Semid-arid Chaco. Encyclopedia of Plant Anatomy. Gerbruder Borntraeger Berlin Stuttgart. 180 p.
- Sab, U.; Eckestein, D.** 1995. The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. Trees 9: 123-145.
- Shimaji, K.** 1950. On the relation between fiber length of some dicotyledonous woods and the tension wrought on the cambium. J. Jap. For. Soc. (32): 371-372.
- Taylor, F.** 1977. Variation in specific gravity and fiber length on selected hardwood throughout the Mid South. For. Sci. (23): 190-194.
- Tortorelli, L.** 1956. Maderas y bosques argentinos. Editorial ACME, SACI, Buenos Aires. 891 p.
- Villagra,P.E. y Roig, F.** (1997) Wood structure of *Prosopis alpataco* and *P. argentina* growing under different edaphic conditions. IAWA. Journal Vol 18: (1) 37-51.
- Zelawsky, W.** 1980. Aging of the plant organism (A survey of experiments and hypotheses). Sov. Plant. Physiol (Transl.) 27 (4): 658-665.
- Zimmermann, M.**1964. The formation of wood in forest trees. Academic Press. New York, 562 p.

- Zimmermann, M. H.**1982. Functional xylem anatomy of angiosperm trees. In.: P. Baas (de). New perspectives in wood anatomy: 59-70. Nijhoff /Junk, The Hague.
- Zimmermann, M. H.**1983. Xylem structure and the ascent of sap. Springer Verlag- Berlin- Tokio- New York. 125p.
- Zimmermann, M. H. y Brown, C.** 1971. Trees Structure and Function. Springer Berlin Heildeberg New York, 336 p.
- Zobel, B.** 1972. Genetic effects on wood qualities. For Biol. Comm. Meet TAPPI Appleton, Wisconsin. 9 p.
- Zobel, B.; Van Buijtenen, J.** 1989. Wood variation. Its causes and control. Springer Series in wood Science. Springer, Verlag. 355 p.