



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

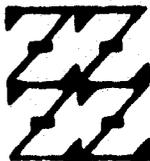
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
"ZARAGOZA"

COMPARACION DE LAS CARACTERISTICAS
ANATOMICAS DEL XILEMA SECUNDARIO
(ELEMENTOS DE VASO Y FIBRAS) ENTRE
INDIVIDUOS DE Neobuxbaumia tetetzo (Coulter)
Backeberg var. tetetzo PRESENTES EN LADERAS
Y VALLES DE LA COMUNIDAD DE ZAPOTITLAN
DE LAS SALINAS, PUEBLA.

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
LICENCIADO EN BIOLOGIA
P R E S E N T A :
ISAIAS SERGIO BERNAL SALAZAR

U N A M
F E S
Z A R A G O Z A



10 FEBRERO DE
DE 1996

ASESOR: DRA. TERESA TERRAZAS SALGADO

MEXICO, D. F.

1996

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

**Un 29 de febrero vi la luz por primera vez
Tiempo después supe que era la luz de la vida
Y sólo fue posible gracias a ustedes
Mis Padres**

**En mi vida existe una flor que perfuma mi existencia
Y una estrella que ilumina mi camino**

Rosalinda y Citlali.

AGRADECIMIENTOS

Un agradecimiento muy especial a la Dra. Teresa Terrazas Salgado por la excelente dirección y las facilidades otorgadas para la realización de esta investigación.

Al Dr. Alfonso Valiente-Banuet al señalar las diferencias geológicas entre sitios ladera-
valle en el Valle de Tehuacán, Puebla.

Se agradece la ayuda de la recolecta y corte del material al Dr. Alfonso Valiente-Banuet y
equipo, a la M. en C. Sofia Loza Comejo y a la Dra. Teresa Terrazas Salgado.

Al Sr. Miguel Vega por el trabajo fotográfico de cuarto oscuro.

Y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo a esta
investigación con una beca otorgada a través del convenio CP-CONACYT 0370-N.

CONTENIDO

	pag.
Índice de Cuadros	ii
Índice de Figuras	iii
Resumen	iv
Introducción	1
Objetivos	7
Zona de estudio	8
Material y Método	9
Recolecta	9
Microtecnia	9
Análisis Estadístico	12
Resultados	13
Morfología del tallo	13
Descripción anatómica del xilema secundario de <i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	13
Variación entre los individuos	18
Variación de los individuos en sentido radial y longitudinal	20
Variación radial	23
Variación longitudinal	29
Discusión	33
Variación entre los individuos	33
Variación de los individuos en sentido radial y longitudinal	34
Variación radial	36
Variación longitudinal	38
Conclusiones	41
Bibliografía	42

ÍNDICE DE CUADROS

1.- Características morfológicas de los individuos recolectados	14-15
2.- Comparaciones múltiples de la media de siete caracteres anatómicos	19
3.- Correlaciones de Spearman entre los caracteres anatómicos y a la posición radial en la rodaja basal	21
4.- Correlaciones de Spearman entre caracteres anatómicos en sentido radial	21
5.- Correlaciones de Spearman entre los caracteres anatómicos y su posición longitudinal en las rodajas en sentido acropétalo	22
6.- Correlaciones de Spearman entre caracteres anatómicos en sentido longitudinal	22

ÍNDICE DE FIGURAS

1.- Diagrama de la anatomía y morfología del tallo de <i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	10
2.- La madera cerca del ápice presenta radios secundarias incipientes	17
3.- La madera en la base del tallo presenta radios secundarios bien establecidos	17
4.- Xilema secundario cerca de la medula con dimorfismo	17
5.- Parénquima paratraqueal escaso y vasicéntrico	17
6.- Variación radial de la longitud de la fibra de la medula a cámbium	23
7.- Variación radial del diámetro tangencial del lumen de la fibra de la medula a cámbium	24
8.- Variación radial del grosor de la pared de la fibra de la medula a cámbium	24
9.- Variación radial del diámetro tangencial de la fibra de la medula a cámbium	25
10.- Variación radial de la longitud del elemento de vaso de la medula a cámbium	26
11.- Variación radial del diámetro tangencial del lumen del vaso de la medula a cámbium	26
12.- Variación radial del número de vasos/mm ² de la medula a cámbium	27
13.- Variación longitudinal en sentido acropétalo de la longitud de la fibra	28
14.- Variación longitudinal en sentido acropétalo del diámetro tangencial de lumen de la fibra	29
15.- Variación longitudinal en sentido acropétalo del grosor de la pared de la fibra	29
16.- Variación longitudinal en sentido acropétalo del diámetro tangencial de la fibra	30
17.- Variación longitudinal en sentido acropétalo de la longitud del elemento de vaso	30
18.- Variación longitudinal en sentido acropétalo del diámetro tangencial del lumen del vaso	31
19.- Variación longitudinal en sentido acropétalo del número de vasos/mm ²	32

RESUMEN

La variación anatómica del xilema secundario fue determinada en cuatro individuos maduros de *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg var. *tetetzo* que crecen en laderas y valles de la comunidad de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Los individuos se muestrearon en sentido radial a intervalos de 4 mm de la medula al cámbium y, en sentido longitudinal a cada 30 cm de altura a partir de la base. Se evaluó la variación de los siguientes caracteres anatómicos: longitud de los elementos de vaso y fibras, diámetro tangencial del lumen del vaso y de las fibras, diámetro tangencial y grosor de la pared de la fibra y número de vasos/mm², dentro y entre los individuos. Los resultados muestran que existen diferencias significativas entre individuos que crecen bajo condiciones contrastantes y aun entre individuos que se desarrollan en el mismo sitio, pero de distinta talla, lo cual sugiere que estas diferencias pueden estar asociadas a la edad de los individuos. La mayoría de los caracteres anatómicos analizados presentan patrones de maduración cambial similares a los reportados para otras angiospermas. El patrón de variación en sentido radial aumenta de la medula al cámbium para la longitud de los elementos de vaso y fibras, el grosor de la pared de la fibra y el diámetro tangencial del lumen del vaso. El diámetro tangencial del lumen de la fibra, disminuye en sentido radial; el diámetro tangencial de la fibra aumenta cerca de la medula y disminuye hacia el cámbium, el número de vasos/mm² no presenta un patrón definido. En sentido longitudinal la longitud de los elementos de vaso y fibras, el diámetro tangencial del lumen, el diámetro tangencial y grosor de la pared de la fibra disminuyen de la base hacia el ápice, mientras el número de vasos/mm² aumenta hacia el ápice y el diámetro tangencial del lumen del vaso no presenta un patrón definido.

INTRODUCCIÓN

En las plantas vasculares el crecimiento es promovido por tejidos indiferenciados que reciben el nombre de meristemas. Existen meristemas primarios y secundarios; los primarios se localizan en los extremos de crecimiento de las plantas, la porción terminal del tallo, ramas y el extremo subapical de las raíces y promueven el crecimiento en longitud. Mientras que los meristemas secundarios, como el cámbium vascular y el felógeno, son los encargados del crecimiento en diámetro (Esau, 1976).

Los tejidos diferenciados que se originan del cámbium vascular son el xilema y el floema secundario. La división de las células del cámbium dan origen a distintos elementos del xilema secundario que pueden tener funciones diversas, como por ejemplo la conducción de agua y sales minerales, almacenamiento y resistencia (Esau, 1976).

En las plantas superiores se reconocen dos grandes grupos. El de las gimnospermas que se caracterizan por ser plantas con óvulos descubiertos y el de las angiospermas, plantas donde los óvulos se encuentran protegidos por el ovario. La madera o xilema secundario de gimnospermas está formada principalmente de elementos longitudinales, llamados traqueidas. Las traqueidas tienen forma tubular con terminaciones cerradas y ahusadas con lumen grande y de longitud variable. La comunicación entre traqueidas se lleva a cabo por pequeñas regiones donde la pared es más delgada, conocidas como punteaduras, que permiten se lleve a cabo la conducción de agua de una célula a otra (Raven *et al.*, 1987).

Las traqueidas son los elementos responsables de la conducción de agua y sales minerales de la raíz hacia las hojas y del soporte mecánico. Una característica distintiva de algunas gimnospermas es la presencia de células epiteliales que rodean a los canales de resina, estas células tienen la peculiaridad de verter resinas a dichos canales. Las células parenquimatosas de la madera constituyen los elementos de almacenamiento; las células de parénquima axial son de corta dimensión, de forma cúbica a prismática-rectangular, no son abundantes longitudinalmente y algunas veces están ausentes. Las células de parénquima radial

están presentes en series verticales delgadas y cortas, tienen paredes delgadas y puntuaduras simples (Raven *et al.*, 1987).

En la madera de angiospermas hay mayor diversidad de elementos. La estructura más característica son los vasos, formados por cadenas de células tubulares, conocidas como elementos de vaso, los cuales se ensamblan uno a otro para formar un sistema de conducción ascendente de agua. Otros elementos presentes son las células de parénquima, que tienen la función de almacén. Las células de parénquima axial y radial tienen forma cúbica; distinguiéndose del resto de los elementos celulares por sus paredes ligeramente lignificadas. Las fibras son los elementos encargados del soporte mecánico, su forma es fusiforme, alargada, delgada y el grosor de su pared y su tamaño es característico de cada especie, sus puntuaciones son comúnmente simples (Raven *et al.*, 1987).

La mayoría de angiospermas y gimnospermas forman un cilindro sólido de xilema secundario, donde hay fusión de cámbium fascicular e interfascicular y comúnmente la medula es imperceptible. Sin embargo, algunas especies no presentan el cilindro completo (Carlquist, 1988). En las cactáceas, esta condición es más evidente en numerosos géneros de la subfamilia Cactoideae (Gibson, 1978; Gibson y Horak, 1978). En algunos géneros como *Stenocereus* y *Acanthocereus*, la fusión se inicia a temprana edad, mientras que en especies de *Neobuxbaumia* y *Pachycereus* no existe fusión de los haces vasculares, o bien, sólo ocurre en la base del tallo, muy cerca del cuello de la raíz (Gibson, 1978; Terrazas, com. per.).

En aquellos casos donde se forma un cilindro completo de madera, la variación de los elementos del xilema secundario en relación a su posición radial y longitudinal con respecto al eje de la planta es ampliamente reconocida (Bailey y Tupper, 1918; Panshin y De Zeeuw, 1980; Phillipson y Butterfield, 1967; Prichard y Bailey, 1916). El pionero en este tipo de trabajos fue Sano (1872), quien estudió el comportamiento anatómico de la madera en *Pinus sylvestris*. A partir del trabajo de Sano, la mayoría de los estudios se ha enfocado a gimnospermas y dicotiledóneas de zonas templadas (Bailey y Tupper, 1918; Panshin y De Zeeuw, 1980) y poco se conoce para especies de zonas tropicales, áridas o semiáridas (Butterfield *et al.*, 1993; Iqbal y Ghouse, 1983; McDonald *et al.*, 1995; Wilkes, 1988).

Con respecto a la variación radial en relación al eje del tallo Panshin y De Zeeuw (1980) mencionan tres tendencias para la longitud celular. La primera es un aumento en la longitud de fibras o traqueidas seguido de un tamaño constante de la medula a la corteza y se ha reportado para *Sequoia sempervirens* (Bailey y Faull, 1934) y *Pinus sylvestris* (Sanio, 1872). La segunda tendencia es un incremento en longitud de la medula a la corteza, presente en *Thuja plicata* (Wellwood y Jurazs, 1968) y la tercera es un incremento de la medula a la corteza hasta llegar a una longitud máxima a partir de la cual disminuye gradualmente, esta tendencia se presenta en *Liriodendron tulipifera* (Foulger et al., 1975).

La longitud de los elementos de vaso se incrementa de la medula a la corteza como lo hacen las fibras pero con una menor extensión en *Liriodendron tulipifera* y *Fraxinus pennsylvanica* (Saucier y Hamilton, 1967). El diámetro de los vasos también se incrementa de la medula a la corteza en *Celtis laevigata* (Taylor y Wooten, 1973), *Eucalyptus pilularis* (Bamber y Curtin, 1972), *Liriodendron tulipifera*, *Salix nigra* (Taylor y Wooten, 1973) y cinco especies de *Shorea* (Aung, 1962). Este comportamiento también se presenta para el diámetro de las fibras, aunque para éste el incremento es moderado en *Salix nigra*, *Eucalyptus pilularis*, *Liriodendron tulipifera* y *Platanus occidentalis* (Taylor y Wooten, 1973).

Un incremento progresivo en el grosor de la pared de la fibra de la medula a la corteza se presenta en *Araucaria angustifolia* (Mainieri et al., 1974). Sin embargo en *Cryptomeria japonica* (Ohta, 1972), después de 20 años de crecimiento, el grosor de la fibra es constante, y en *Chamaecyparis obtusa* (Ohta, 1972) posterior al incremento en grosor de los primeros 20 años hay un decremento relacionado con una mayor edad.

Mientras que para la variación longitudinal con respecto al eje del tallo Bamber y Curtin (1972) mencionan que la longitud de traqueidas y fibras muestra incrementos de la base a un punto cercano de la base de la copa y después decrece hacia los meristemas apicales de las ramas para *Eucalyptus regnaris*. Panshin y de Zeeuw (1980) reportan que este patrón puede ser modificada de dos formas. En el primero, la longitud de los elementos traqueales imperforados puede tener un máximo hasta la copa como en *Abies concolor* (Anderson, 1951) y *Thuja plicata*.

En el segundo, hay un decremento general en la longitud celular desde la base para *Pinus ponderosa* (Voorhies y Jameson, 1969), *Liriodendron tulipifera* y *Platanus occidentalis*.

La longitud de los elementos de vaso a diferentes alturas del árbol indica que la variación es paralela a las tendencias para las fibras o traqueidas pero con menor extensión. El diámetro de los vasos y las fibras, y el grosor de la pared de las fibras generalmente decrecen de la base del tallo al ápice. Esto se encontró para el diámetro de las fibras en *Liriodendron tulipifera* y *Platanus occidentalis*, el diámetro de los vasos *Liriodendron tulipifera* y el grosor de la pared de las fibras *Populus hybrids* (Griffioen, 1972) y *Quercus phellos* (Taylor y Wooten, 1973).

Para Cactáceas, en general y en especial para aquellas que no forman un cilindro completo, no existe información sobre estos patrones de variación longitudinal y radial con respecto al eje del tallo.

Por otra parte, comparaciones anatómicas hechas entre individuos de la misma especie reflejan una reducción en el tamaño celular cuando crecen bajo condiciones de estrés (Baas *et al.*, 1984; Bailey y Tupper, 1918; Bannan, 1965). De Kort (1990) y Hunter y Goggans (1969) encuentran que los elementos traqueales imperforados disminuyen en longitud en sitios con menor disponibilidad de agua. Kubo y Koyama (1993) en individuos de *Cryptomeria japonica*, sometidos a diferentes intensidades luminosas, encontraron que aquellos que reciben menor cantidad de luz tienen elementos traqueales imperforados más cortos. Así mismo, la ubicación geográfica y las condiciones del sitio donde se desarrollan las plantas también pueden afectar la expresión fenotípica de los caracteres cuantitativos del xilema secundario (Baas, 1986; Bailey y Tupper, 1918; Carlquist, 1975) este comportamiento se presenta en varias dicotiledóneas (Burley, 1982).

Dodd (1985) estudio el efecto de la altitud en la longitud de las traqueidas de *Abies concolor* y encontró que el tamaño de las mismas disminuye con incrementos en la altitud. Además de las variaciones geográficas se han detectado diferencias individuales entre los árboles dentro de las mismas poblaciones. Esto ha sido determinado en propiedades morfológicas y anatómicas, lo cual es atribuido al control genético que es afectado gradualmente por factores

ambientales (Burley, 1982). Ismail *et al.* (1995), Paraskevopoulov (1991) y Wilkes (1989) encuentran diferencias entre los individuos en las poblaciones estudiadas y lo atribuyen a factores ambientales y genéticos.

Para cactáceas, Gibson (1973) señala una fuerte relación entre la talla de la planta y el tamaño de los elementos longitudinales del xilema secundario (elementos de vaso y fibras). Sin embargo, se desconoce si individuos de la misma especie que crecen bajo diferentes condiciones de sitio siguen el patrón señalado anteriormente.

En Cactoideae, la subfamilia más grande de Cactaceae, se ha reconocido el significado adaptativo de ciertas características morfológicas y fisiológicas para resistir condiciones de sequía; sin embargo, los estudios del tejido vascular en los tallos suculentos son aun escasos (Gibson, 1973; Gibson y Nobel, 1986). El estudio del xilema secundario puede ayudar a explicar mecanismos de adaptación a condiciones de aridez y el género *Neobuxbaumia* ofrece excelentes oportunidades para investigar la expresión fenotípica de los elementos del xilema secundario en individuos que crecen bajo diferentes condiciones de sitio y para estudiar los patrones de variación longitudinal y radial de los mismos.

En la presente investigación se utilizó a *Neobuxbaumia tetetzo* (Coulter) Backeberg var. *tetetzo* por ser una cactácea columnar que llega a alcanzar hasta 15 m de altura; usualmente poco ramificada; el tronco principal varía entre los 30 y 60 cm de diámetro; el color de la planta es verde cenizo. Las ramas son erectas y poco divergentes. Presenta de 13 a 17 costillas, aunque en las partes más viejas puede ocurrir un número mayor, son apenas prominentes en la base pero abultadas hacia el ápice o en las ramificaciones. La altura de estas costillas es de 2 a 2.5 cm y suelen presentar tubérculos separados por una depresión transversal ligeramente triangular. Las areolas distan entre sí de 7 a 10 mm, son largamente obovadas, provistas de abundante fieltro de color moreno claro en el ápice donde nacen las flores, en el resto, es grisáceo y desaparece pronto. Presenta espinas radiales de forma acicular en las areolas jóvenes, en número de 7 a 13 con longitudes de hasta 20 mm; tiene de 1 a 3 espinas centrales, la mayoría de hasta 12 cm, de color oscuro. Las flores crecen en el ápice de las ramas, son nocturnas, de color blanco, tubular-infundibuliformes y de 5.5 cm de longitud. El fruto es ovoide, de aproximadamente 4 cm de

largo por 3 cm de diámetro, color verde que al madurar cambia a pardo rojizo, con o sin algunas espinas setosas. Las semillas son pequeñas, oblicuo-reniformes de 2 mm de largo, color moreno oscuro, brillantes (Bravo, 1978).

Estas características permitieron evaluar los patrones de variación longitudinal y radial de los elementos de la madera, sin influencia de la presencia de ramas que alteran la talla celular. Por otra parte, los estudios de geomorfología en relación a la comunidad vegetal, sugieren que existen dos sitios distintivos donde se desarrolla esta especie (Valiente, com. per.). En el primero los sitios son geológicamente más jóvenes y aquí *N. tetetzo* tiende a tener una mayor talla, mientras que en sitios geológicamente más viejos tiende a desarrollar menor altura y menor cobertura. Por lo tanto, las preguntas a responder en esta investigación son:

¿Existen diferencias significativas para la longitud de elementos de vaso y fibras, el diámetro tangencial del lumen del vaso y de las fibras, el diámetro tangencial y grosor de la pared de la fibra y el número de vasos/mm², entre individuos que crecen bajo diferentes condiciones, como una respuesta a la calidad de sitio?

¿Siguen los elementos del xilema secundario de *N. tetetzo*, que no forma un cilindro completo de xilema secundario, el mismo patrón de variación longitudinal y radial que aquellas especies diferentes a las cactáceas que si lo forman?

OBJETIVOS

Comparar los caracteres anatómicos del xilema secundario: longitud de elementos de vaso y fibras, diámetro tangencial del lumen del vaso y de las fibras, diámetro tangencial y grosor de la pared de la fibra y número de vasos/ mm², entre individuos de *Neobuxbaumia tetetzo* presentes en laderas y valles en la comunidad de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

Evaluar si la variación longitudinal y radial de los caracteres del xilema secundario siguen el modelo de maduración cambial de aquellas especies que forman cilindros sólidos de xilema secundario.

ZONA DE ESTUDIO

La selección y recolecta de los organismos se realizó en el Jardín Botánico de Cactáceas "Helia Bravo Hollis", del Instituto Nacional de Ecología. El Jardín Botánico se localiza en el Valle de Zapotitlán de las Salinas, el cual comprende una superficie aproximada de 86.74 km² y esta localizado a 18° 20' latitud N y 97° 28' longitud W en el sur del Estado de Puebla. Este valle se encuentra ubicado dentro de la provincia fitogeográfica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowski, 1978). La zona debe su aridez a la sombra orográfica producida por la Sierra Madre Oriental (Smit, 1965). La cual, por su ubicación dentro del trópico mexicano, presenta un clima seco con precipitación de tipo monzónico, con lluvias de verano más estacionales y predecibles que las de los desiertos del norte de México (Valiente, 1991). La precipitación media anual es de 380 mm y la temperatura media anual oscila entre los 18 y 22 °C (Zavala, 1982). La fórmula climática reportada para la estación meteorológica Zapotitlán-Salinas es BSohw (e) gw", de acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1981).

Es una zona fisiográficamente heterogénea, con suelos someros, pedregosos, en ocasiones halomórficos, con diferentes grados de alcalinidad y salinidad, derivados de rocas sedimentarias (Zavala, 1982). La vegetación ha sido clasificada como matorral xerófilo por Rzedowski (1978), la cual mantiene una flora de aproximadamente 1400 especies distribuidas en 630 géneros. En el Valle, uno de los grupos de plantas dominantes en varias de las comunidades vegetales es el de las cactáceas columnares, siendo la especie de más amplia distribución *N. tetelzo*, la cual ocupa grandes extensiones que forman bosques densos conocidos como tetecheras (Zavala, 1982).

MATERIAL Y MÉTODO

Recolecta

Se seleccionaron y derribaron cuatro individuos maduros, dos en laderas (Individuo N° 2 altura de 4.60 m, individuo N° 4 altura de 2.89 m) y dos en valles (Individuo N° 1 altura 5 m, individuo N° 3 altura 3 m), algunas características morfológicas de las cactáceas recolectadas de *N. tetelzo* se presentan en el cuadro 1.

De cada individuo a partir de la base y a intervalos de 30 cm se cortaron secciones transversales de 10 cm de grosor, obteniendo de 6 a 11 secciones por tallo (Cuadro 1; Fig. 1). En cada sección transversal se contaron el número de haces vasculares, la distancia de la cresta al haz y del valle al haz, así como el diámetro de la medula. Al término de las mediciones se eliminó el tejido cortical y la medula. Cuando los haces vasculares tuvieron el mismo diámetro, se fijaron dos haces por rodaja en FAA (formalina-ácido acético-alcohol-agua; Berlyn y Miksche, 1976). Cuando existieron diámetros diferenciales se seleccionaron tres haces, los cuales también se fijaron. Los haces restantes se secaron y se guardaron como material de referencia. Parte del material se depositará en la xiloteca de MEXUw y en la xiloteca de MAD-SJRw.

Microtecnia

En el laboratorio se lavó el material fijado y se colocó en una solución de GAA (alcohol etílico 50%, agua 25%, glicerina 25% y eosina 0.0002%), para conservar el tejido y evitar la proliferación de hongos.

Para la cuantificación microscópica se hicieron preparaciones fijas de cortes transversales y de material disociado. La metodología para la obtención de estas preparaciones fue la siguiente:

Cortes transversales. De cada haz se hicieron cortes de 20 a 30 μ de grosor utilizando un micrótopo de deslizamiento. Los cortes se colocaron en medio de dos portaobjetos y se dejaron remojar en agua durante 24 h para facilitar su manejo. Los cortes se colocaron en cajas de Petri

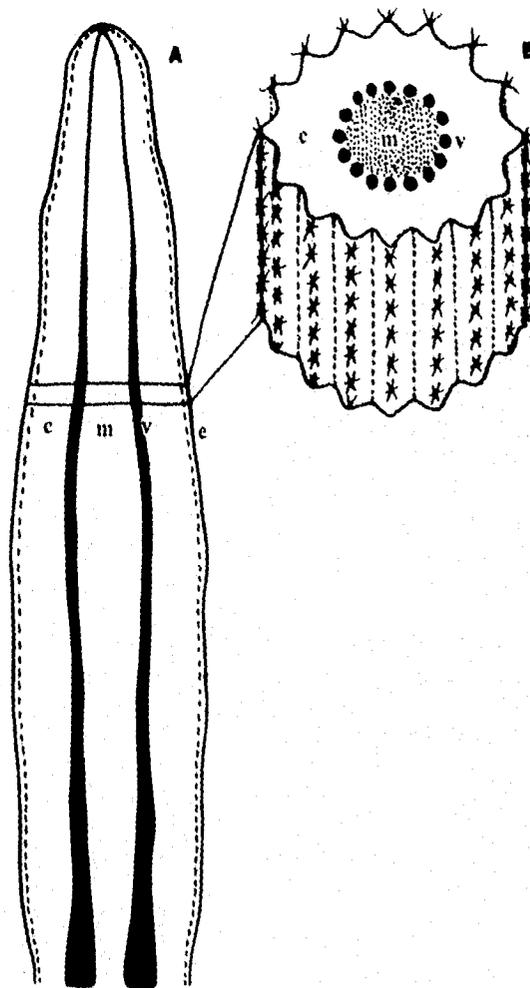


Figura 1. Diagrama de la anatomía y morfología del tallo de *Neobuxbaumia tetetzo*. (A) corte longitudinal, (B) corte transversal; e, epidermis; c, corteza primaria; v, tejido vascular; m, medula.

para su tinción. Primero se deshidrataron con cambios de alcohol etílico al 50%, 70%, 96%, se tiñeron con una solución de safranina (0.5% safranina, en alcohol etílico al 96%) durante 45 min, se eliminó el exceso de safranina con un lavado de alcohol etílico al 96%. Inmediatamente se tiñeron con verde fijo (verde fijo 0.12%, alcohol isopropílico 96%) durante 30 seg, el exceso fue lavado con alcohol etílico absoluto, después de lo cual fueron colocadas en xileno durante 2 h para aclarar el tejido. Finalmente se montaron con resina de *Abies religiosa* y brea (25%, 75%). Una vez secas las preparaciones permanentes, con un marcador se dividieron los haces vasculares a partir de la medula y con dirección al cámbium a intervalos de 4 mm.

El material a disociar se dejó remojar una semana en agua con formaldehído para evitar la proliferación de hongos. Enseguida, los haces vasculares se dividieron a partir de la medula y con dirección al cámbium en secciones de 4 mm de grosor, los cuales a su vez fueron cortados en astillas de no más de un mm de diámetro, posteriormente se colocaron en frascos individuales previamente etiquetados con la solución de Jeffrey hasta cubrir las muestras (10% de ácido crómico, 10% de ácido nítrico, 80% de agua; Berlyn y Miksche, 1976). Los frascos se colocaron en la estufa un tiempo variable, dependiendo de la dureza de la madera. Las muestras cercanas a la medula o ápice por espacio de 2-3 h, mientras la madera cercana al cámbium y en la base de los tallos de 24-48 h. Una vez disociado el material se decantó y lavó por lo menos cuatro veces con agua hasta que las células fueron casi blanquecinas. Se deshidrató el material con cambios sucesivos de alcohol etílico al 50%, 70%, 96%, se tiñeron con una solución de safranina durante 24 h. El exceso de safranina se eliminó con un cambio de alcohol etílico absoluto, enseguida se agregó xileno hasta cubrir las muestras para aclararlas. Después de 24 h en xileno, se tomó una muestra con un gotero y se montó con resina de *Abies religiosa* y brea (25%, 75%); las preparaciones permanentes se dejaron secar por 24 h.

La medición de los elementos se realizó con un microscopio compuesto marca Zeiss y con un micrómetro ocular. Se midieron y cuantificaron 25 unidades por muestra para cada carácter anatómico. Los caracteres cuantificados en el material disociado fueron: longitud de elementos de vaso y fibras, siguiendo el orden de la medula al cámbium de cada muestra por haz vascular. El diámetro tangencial del lumen del vaso y fibras, el diámetro tangencial y el grosor de

la pared de la fibra y el número de vasos/mm² fueron cuantificados en los cortes transversales, siguiendo el orden de las divisiones en su preparación. Esto hizo un total aproximado de 4950 mediciones por individuo.

Análisis Estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1988). Los análisis estadísticos realizados fueron: un análisis exploratorio descriptivo (Proc. Univariate) para conocer el tipo de distribución de los datos. Este fue seguido de un (Proc. Means) para obtener los estadísticos descriptivos básicos. Un análisis de varianza para un diseño desbalanceado usando el Modelo Linear General (Proc. GLM) fue usado para determinar si existían diferencias significativas entre los caracteres anatómicos dentro de los cilindros vasculares y entre cilindros vasculares, de la base hasta el ápice, para cada individuo y entre individuos que crecen bajo diferentes condiciones. Para conocer si existía asociación entre los caracteres anatómicos y la posición radial y vertical, así como entre los caracteres, se realizó un análisis de correlación de Spearman (Proc. Corr.).

RESULTADOS

Morfología del tallo

Los individuos recolectados presentan una circunferencia de 82 cm a la altura del pecho para los individuos 1, 2 y de 30 cm para los individuos 3, 4. Los individuos presentan entre 8 y 12 costillas en la base y tienden a aumentar en número con la altura, para llegar hasta 20 cerca del ápice. Las costillas tienen una altura promedio de 1.3 cm. La distancia de las costillas a los haces vasculares se incrementa gradualmente de 4.8 cm en la base a 7.7 cm a una altura de 1.80 m. A partir de esta altura disminuye la distancia entre las costillas y los haces vasculares hacia el ápice de hasta 4.0 cm (Cuadro 1). El diámetro de la medula sigue un patrón similar al de las costillas, en la base tiene un diámetro de 3.0 a 4.3 cm, a la altura de 1.80 m de 8.1 a 9 cm y cerca del ápice 3.0 a 6.3 cm (Cuadro 1). Los haces vasculares son anchos en la base 4.4 cm en los individuos 1, 2 y de 1.7 a 1.8 cm en los individuos 3, 4. Los haces vasculares disminuyen en grosor rápidamente en los primeros 40 cm de altura y después gradualmente hacia el ápice (Cuadro 1).

Descripción anatómica del xilema secundario de *N. tetetzo*

El xilema secundario presenta porosidad difusa (Fig. 2 y 3) con bandas periódicas donde existen mayor cantidad de vasos y el lumen de las fibras aumenta considerablemente. La frecuencia de los vasos es de 34 a 45 vasos/mm²; los vasos se arreglan solitarios y en grupos irregulares de 2 a 5 (Fig. 3). El diámetro tangencial varía de 30.6 a 45.9 μ con una media de 39.3 \pm 8.9 μ . La longitud del elemento de vaso varía de 239 a 364 μ con una media de 303 \pm 60 μ . Los elementos de vaso tienen placa de perforación simple y en las paredes laterales punteaduras intervasculares escalariformes.

Las fibras son libriformes no septadas y septadas. Las septadas tienen un septo por célula y se encuentran dispersas en el tejido. Las fibras tienen punteaduras semirebordeadas con un diámetro mayor de una μ y únicamente se observan en corte radial. La longitud varía de 528 a 801 μ con una media de 683 \pm 112 μ . El diámetro de la fibra varía de 20.5 a 21.2 μ con una

Cuadro 1. Características morfológicas de los individuos recolectados en el Jardín Botánico de Zapotitlán de las Salinas.

	RODAJA	Nº DE HACES	DISTANCIA DE CRESTA-HAZ*	DISTANCIA DE VALLE-HAZ	DIÁMETRO DEL HAZ	DIÁMETRO DE LA MEDULA
INDIVIDUO Nº 1	1	10	4.8 cm	3.8 cm	4.0 cm	4.3 cm
	2	12	7.3	5.3	1.6	7.0
	3	13	7.2	6.5	1.4	8.2
	4	13	8.8	8.2	1.1	7.8
	5	15	7.5	6.9	0.8	9.7
	6	15	7.6	6.3	0.6	10.2
	7	16	7.2	6.9	0.6	10.2
	8	18	7.0	6.2	0.5	7.7
	9	18	5.5	4.3	0.4	7.0
	10	18	5.8	4.6	0.3	6.9
	11	n.o.*	4.8	3.2	n.o.	5.2
	ÁPICE	n.o.	4.0	3.0	n.o.	3.8

INDIVIDUO Nº 2	1	11	4.8	3.8	4.0	3.5
	2	12	6.0	5.4	1.4	6.1
	3	13	6.5	5.3	1.4	7.2
	4	13	6.6	5.3	1.1	7.4
	5	14	7.2	5.8	1.0	7.9
	6	14	7.8	5.9	0.8	7.2
	7	14	7.8	5.8	0.7	7.1
	8	17	7.2	5.6	0.7	7.0
	9	18	7.0	5.2	0.4	7.0
	10	19	7.1	5.4	0.3	6.4
	11	20	7.2	5.1	0.1	6.6
	ÁPICE	n.o.	5.5	3.5	n.o.	6.3

Continuación Cuadro 1

	RODAJA	Nº DE HACES	DISTANCIA DE CRESTA-HAZ	DISTANCIA DE VALLE-HAZ	DIÁMETRO DEL HAZ	DIÁMETRO DE LA MEDULA
INDIVIDUO Nº 3	1	12	4.5 cm	4.0 cm	1.9 cm	4.3 cm
	2	13	6.8	4.3	1.0	6.0
	3	13	7.0	4.5	0.8	6.0
	4	15	7.5	5.0	0.5	6.5
	5	15	7.4	4.8	0.4	7.5
	6	15	7.0	5.5	0.3	6.0
	7	18	6.5	5.0	0.2	5.5
	8	n.o.	5.7	5.0	n.o.	5.0
	ÁPICE	n.o.	3.6	3.0	n.o.	3.0

INDIVIDUO Nº 4	1	8	5.3	3.4	1.7	3.0
	2	11	5.8	5.6	0.9	6.4
	3	12	6.4	5.8	0.8	6.8
	4	12	7.0	6.0	0.5	6.7
	5	12	6.5	5.0	0.4	5.6
	6	12	5.7	4.8	0.3	4.9
	7	n.o.	6.0	4.7	n.o.	5.2
	ÁPICE	n.o.	4.0	3.2	n.o.	4.3

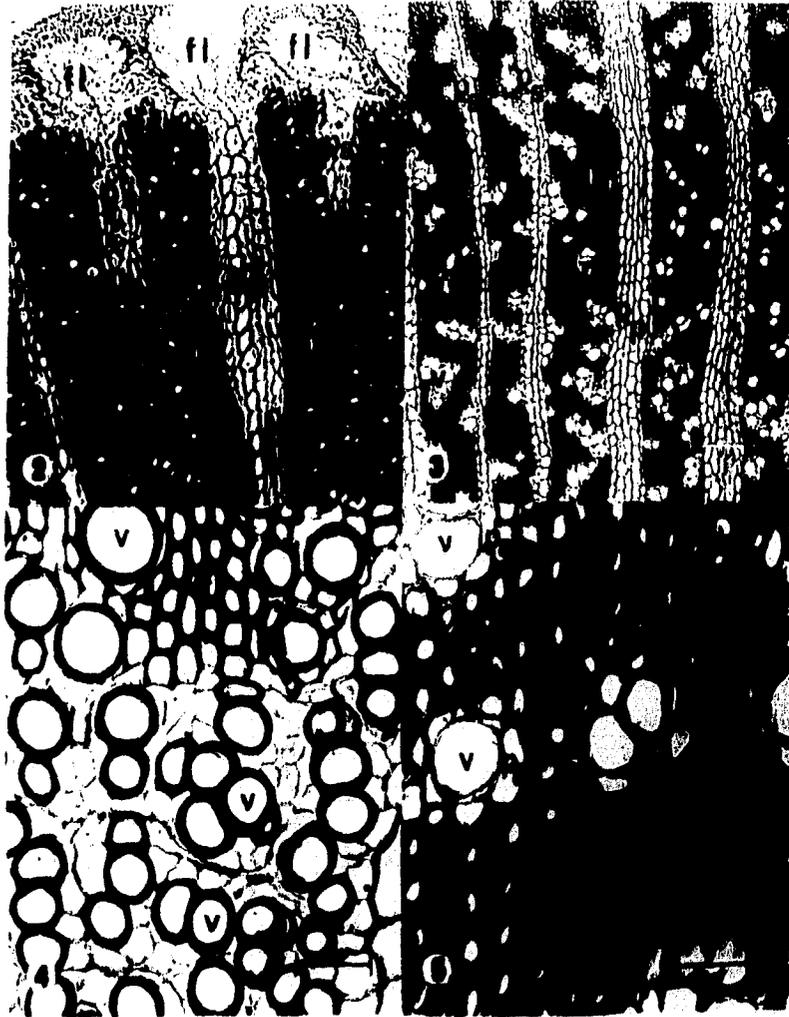
HAZ* = haz vascular

n.o.* = haces vasculares no observables a simple vista

media de $20.6 \pm 2.5 \mu$ y el grosor de la pared de la fibra es de 4.1 a 6.1 μ con una media de $5.0 \pm 0.9 \mu$.

El parénquima axial es paratraqueal escaso y vasicéntrico (Fig. 3 y 5) con series parenquimatosas de dos células por segmento parenquimatoso, aunque hay algunas células fusiformes. Es importante mencionar que en todos los individuos se observó una transición entre xilema primario y secundario. Durante el establecimiento del crecimiento secundario solo se diferencian vasos y parénquima (Fig. 4).

El parénquima radial es heterocelular, únicamente con radios multiseriados de 6 a 7 células de anchura. Los radios multiseriados son extremadamente altos constituidos por células erectas, cuadradas y procumbentes. Cerca del ápice se observan radios secundarios no lignificados (Fig. 2).



Figuras 2-5. Cortes transversales de la madera de *N. tetetzo*. 2. La madera cerca del ápice presenta radios secundarios incipientes, con células no lignificadas y vasos solitarios abundantes. 3. La madera en la base del tallo presenta radios secundarios bien establecidos con células ligeramente lignificadas y vasos arreglados en grupos de 2 a 5. 4. Xilema secundario cerca de la medula con dimorfismo, vasos en una matriz de parénquima y vasos en una matriz de fibras. 5. Parénquima paratraqueal escaso y vasicéntrico; F, fibras; fl, Floema; PA, parénquima axial; Rp, radios primarios; Rs, radios secundarios; V, vasos. Escala: 2,3 = 400 μ ; 4,5 = 50 μ .

Variación entre los Individuos

En el cuadro 2 A, B y C se presentan los valores de las medias y errores estándar para los siete caracteres anatómicos de la madera analizados. El análisis de varianza mostró que existen diferencias significativas para todos los caracteres estudiados. ($N=4$, $F=7.44-38.86$, $GL=3$; $P<0.0001$), mientras que los análisis de comparaciones múltiples revelaron que existen diferencias solo entre algunas comparaciones que a continuación se muestran.

En el cuadro 2 A se presentan las comparaciones entre los individuos de la misma altura creciendo en sitios contrastados. El análisis de comparaciones múltiples de Tukey mostró diferencias para seis de los caracteres anatómicos entre los individuos 1, 2 y cinco entre los individuos 3, 4 (Cuadro 2 A). No se encontraron diferencias significativas para el diámetro tangencial de la fibra (DITAFI) en los individuos 1 y 2, el número de vasos/mm² (NOVA) y el diámetro tangencial del lumen de la fibra (DILUFI) en los individuos 3 y 4 (Cuadro 2 A).

En el cuadro 2 B se presentan las comparaciones múltiples de Tukey entre los individuos de diferentes alturas del mismo sitio. Este análisis mostró diferencias para tres de los caracteres anatómicos entre los individuos de laderas 2, 4 y para seis en los individuos de los valles 1, 3 (Cuadro 2 B). No se encontraron diferencias significativas para la longitud de las fibras (LOFI), el diámetro tangencial de la fibra (DITAFI), la longitud del elemento de vaso (LOVA) y el número de vasos/mm² (NOVA) en los individuos 2, 4 y para el diámetro tangencial del lumen de la fibra (DILUFI) en los individuos 1, 3 (Cuadro 2 B).

En el cuadro 2 C se presentan las comparaciones múltiples de Tukey entre los individuos de diferentes tamaños de sitios contrastados. El análisis mostró diferencias para cuatro de los caracteres anatómicos entre los individuos 1, 4 y para tres entre los individuos 2, 3 (Cuadro 2 C). No se encontraron diferencias significativas para la longitud de las fibras (LOFI), el diámetro tangencial de la fibra (DITAFI) y el diámetro tangencial del lumen del vaso (DIVA) para los individuos 1, 4 y el grosor de la pared de la fibra (GRFI), la longitud

Cuadro 2. Comparaciones múltiples de la media de siete caracteres anatómicos (A) entre individuos de la misma altura creciendo en sitios contrastados; (B) entre individuos de diferentes alturas creciendo en el mismo sitio y (C) entre individuos de diferentes alturas creciendo en sitios contrastados. Acrónimos: LOFI = longitud de la fibra, DILUFI = diámetro tangencial del lumen de la fibra, GRFI = grosor de la pared de la fibra, DITAFI = diámetro tangencial de la fibra, LOVA = longitud del elemento de vaso, DIVA = diámetro tangencial del lumen del vaso, NOVA = número de vasos/mm².

A	MAYORES DE 4 m		MENORES DE 4 m	
	Valle	Ladera	Valle	Ladera
	Nº 1	Nº 2	Nº 3	Nº 4
LOFI	687.0 ± 4.5 A*	670.0 ± 3.7 B	704.0 ± 5.3 C	681.0 ± 6.8 D
DILUFI	10.7 ± 0.1 A	10.1 ± 0.1 B	10.9 ± 0.1 C	11.3 ± 0.1 C
GRFI	4.9 ± 0.1 A	5.2 ± 0.1 B	5.1 ± 0.1 C	4.7 ± 0.1 D
DITAFI	20.5 ± 0.1 A	20.5 ± 0.1 A	21.2 ± 0.1 C	20.6 ± 0.1 D
LOVA	319.0 ± 2.3 A	294.0 ± 2.0 B	300.0 ± 3.3 C	289.0 ± 3.1 D
DIVA	37.2 ± 0.3 A	41.5 ± 0.3 B	40.6 ± 0.6 C	38.0 ± 0.5 D
NOVA	45.0 ± 1.9 A	36.0 ± 0.8 B	35.0 ± 1.2 C	34.0 ± 1.7 C

B	Ladera		Valle	
	Nº 2	Nº 4	Nº 1	Nº 3
	LOFI	670.0 ± 3.7 A	681.0 ± 6.8 A	687.0 ± 4.5 C
DILUFI	10.1 ± 0.1 A	11.3 ± 0.1 B	10.7 ± 0.1 C	10.9 ± 0.1 C
GRFI	5.2 ± 0.1 A	4.7 ± 0.1 B	4.9 ± 0.1 C	5.1 ± 0.1 D
DITAFI	20.5 ± 0.1 A	20.6 ± 0.1 A	20.5 ± 0.1 C	21.2 ± 0.1 D
LOVA	294.0 ± 2.0 A	289.0 ± 3.1 A	319.0 ± 2.3 C	300.0 ± 3.3 D
DIVA	41.5 ± 0.3 A	38.0 ± 0.5 B	37.2 ± 0.3 C	40.6 ± 0.6 D
NOVA	36.0 ± 0.8 A	34.0 ± 1.7 A	45.0 ± 1.9 C	35.0 ± 1.2 D

C	Ladera	Valle	Ladera	Valle
	Nº 1	Nº 4	Nº 2	Nº 3
	LOFI	687.0 ± 4.5 A	681.0 ± 6.8 A	670.0 ± 3.7 C
DILUFI	10.7 ± 0.1 A	11.3 ± 0.1 B	10.1 ± 0.1 C	10.9 ± 0.1 D
GRFI	4.9 ± 0.1 A	4.7 ± 0.1 B	5.2 ± 0.1 C	5.1 ± 0.1 C
DITAFI	20.5 ± 0.1 A	20.6 ± 0.1 A	20.5 ± 0.1 C	21.2 ± 0.1 D
LOVA	319.0 ± 2.3 A	289.0 ± 3.1 B	294.0 ± 2.0 C	300.0 ± 3.3 C
DIVA	37.2 ± 0.3 A	38.0 ± 0.5 A	41.5 ± 0.3 C	40.6 ± 0.6 C
NOVA	45.0 ± 1.9 A	34.0 ± 1.7 B	36.0 ± 0.8 C	35.0 ± 1.2 C

*Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0.05$, Tukey)

del elemento de vaso (LOVA), el diámetro tangencial del lumen del vaso (DIVA) y el número de vasos/mm² (NOVA) para los individuos 2, 3 (Cuadro 2 C).

Variación de los Individuos en sentido radial y longitudinal.

Los resultados para la variación de los individuos se analizó en sentido radial de la medula al cámbium sólo en la rodaja basal por ser ésta la que presenta mayor contenido de xilema y en sentido vertical de la base del tallo al ápice utilizando las rodajas completas.

El análisis de correlación de Spearman mostró que los coeficientes de correlación son bajos o no existe asociación en la posición sentido radial o la rodaja en sentido longitudinal con los caracteres anatómicos (Cuadros 3-6).

Las asociaciones más altas con respecto a la posición en sentido radial se presentan para el número de vasos/mm² (NOVA) y el grosor de la pared de la fibra (GRFI) en el individuo 3 (Cuadro 3). Las mayores asociaciones entre caracteres en sentido radial se presentan para el diámetro tangencial del lumen de la fibra (DILUFI) y el diámetro tangencial de la fibra (DITAFI), el grosor de la pared de la fibra (GRFI) y el diámetro tangencial de la fibra (DITAFI) (Cuadro 4).

Las asociaciones más altas con respecto a las rodajas en sentido longitudinal se presentan para la longitud de las fibras (LOFI) en los individuos 1, 2 y 3, el grosor de la pared de la fibra (GRFI) para el individuo 1, y el número de vasos/mm² (NOVA) para los individuos 1, 4 (Cuadro 5). Los mayores coeficientes de correlación entre caracteres, en sentido longitudinal, se presentan para el diámetro tangencial del lumen de la fibra (DILUFI) y el diámetro tangencial de la fibra (DITAFI), el grosor de la pared de la fibra (GRFI) y el diámetro tangencial de la fibra (DITAFI) (Cuadro 6).

Cuadro 3. Correlaciones de Spearman entre los caracteres anatómicos y su posición radial en la rodaja basal. Acrónimos (Ver Cuadro 2)

Var/Posición	TOTALES	Nº 1	Nº 2	Nº 3	Nº 4
LOFI	0.20 0.0001	0.17 0.0063	0.38 0.0001	n.s.*	n.s.
LOVA	0.23 0.0001	0.34 0.0001	0.18 0.0038	n.s.	n.s.
DIVA	0.21 0.0001	n.s.	0.34 0.0001	0.34 0.0001	n.s.
DILUFI	-0.16 0.0001	-0.43 0.0001	0.18 0.0043	n.s.	0.29 0.0033
GRFI	0.35 0.0001	n.s.	0.33 0.0001	0.51 0.0001	n.s.
NOVA	n.s.	0.28 0.0137	-0.26 0.0167	-0.54 0.0003	0.48 0.0058
DITAFI	0.10 0.0044	-0.36 0.0001	0.35 0.0001	0.35 0.0001	0.27 0.0058

Cuadro 4. Correlaciones de Spearman entre caracteres anatómicos en sentido radial.

	TOTAL	Nº 1	Nº 2	Nº 3	Nº 4
DIVA-GRFI	0.12 0.0012	n.s.	0.22 0.0003	0.18 0.375	n.s.
DIVA-DITAFI	0.13 0.0004	n.s.	0.24 0.0001	0.26 0.0031	n.s.
DILUFI-DITAFI	0.732 0.0001	0.761 0.0001	0.800 0.0001	0.707 0.0001	0.887 0.0001
GRFI-DITAFI	0.555 0.0001	0.641 0.0001	0.524 0.0001	0.480 0.0001	0.590 0.0001

n.s.* = no significativa

Cuadro 5. Correlaciones de Spearman entre los caracteres anatómicos y su posición longitudinal en las rodajas en sentido acropétalo. Acrónimos (Ver Cuadro 2).

VarRodaja	TOTAL	Nº 1	Nº 2	Nº 3	Nº4
LOFI	-0.55 0.0001	-0.62 0.0001	-0.52 0.0001	-0.54 0.0001	-0.39 0.0001
LOVA	-0.06 0.0033	-0.34 0.0001	0.17 0.0001	n.s. n.s.	n.s. n.s.
DIVA	n.s.	-0.22 0.0001	0.08 0.0221	0.11 0.0269	n.s.
DILUFI	-0.14 0.0001	0.08 0.0239	-0.31 0.0001	-0.12 0.0241	-0.25 0.0001
GRFI	-0.29 0.0001	-0.60 0.0001	n.s.	-0.17 0.0008	n.s.
NOVA	0.55 0.0001	0.71 0.0001	0.45 0.0001	0.40 0.0001	0.58 0.0001
DITAFI	-0.31 0.0001	-0.39 0.0001	-0.27 0.0001	-0.23 0.0001	-0.18 0.0010

Cuadro 6. Correlaciones de Spearman entre los caracteres anatómicos en sentido longitudinal

	TOTAL	Nº 1	Nº 2	Nº 3	Nº4
LOFI-GRFI	0.25 0.0001	0.41 0.0001	0.09 0.0110	0.26 0.0001	n.s.
LOFI-NOVA	-0.39 0.0001	-0.49 0.0001	-0.33 0.0001	-0.43 0.0001	-0.30 0.0043
LOFI-DITAFI	0.25 0.0001	0.29 0.0001	0.23 0.0001	0.35 0.0001	n.s.
DIVA-GRFI	0.20 0.0001	0.19 0.0001	0.14 0.0001	0.19 0.0002	0.19 0.0008
DIVA-NOVA	-0.22 0.0001	-0.25 0.0002	-0.18 0.0047	n.s.	-0.23 0.0266
DILUFI-DITAFI	0.69 0.0001	0.66 0.0001	0.75 0.0001	0.64 0.0001	0.80 0.0001
GRFI-NOVA	-0.29 0.0001	-0.38 0.0001	-0.23 0.0003	-0.24 0.0111	n.s.
GRFI-DITAFI	0.65 0.0001	0.72 0.0001	0.60 0.0001	0.60 0.0001	0.62 0.0001
NOVA-DITAFI	-0.23 0.0001	-0.21 0.0015	-0.33 0.0001	-0.22 0.0203	-0.21 0.0498

Variación Radial

En las figuras 6-12 se presentan los patrones de variación radial para los caracteres anatómicos analizados.

Longitud de las fibras (LOFI). Presenta incrementos de la medula hacia el cámbium de 648 a 801 μ , excepto para el individuo 4 que disminuye en longitud hacia el cámbium de 776 a 728 μ (Fig. 6).

Diámetro tangencial del lumen de la fibra (DILUFI). No presenta un patrón de variación claro cerca de la medula, ya que se incrementa en los primeros 16 mm de 9 a 13.2 μ o disminuye de 13.2 a 11.2 μ (Fig. 7). A partir de los 20 mm de la medula se observa una tendencia a disminuir gradualmente hacia el cámbium de 10 a 8.5 μ (Fig. 7).

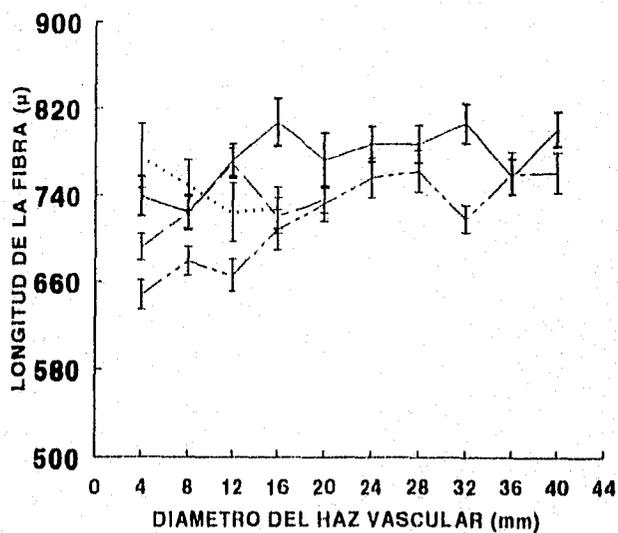


Figura 6. Variación radial de la longitud de la fibra de la medula al cámbium con intervalos de 4 mm. Individuo 1. ; 2. ; 3. ; 4.

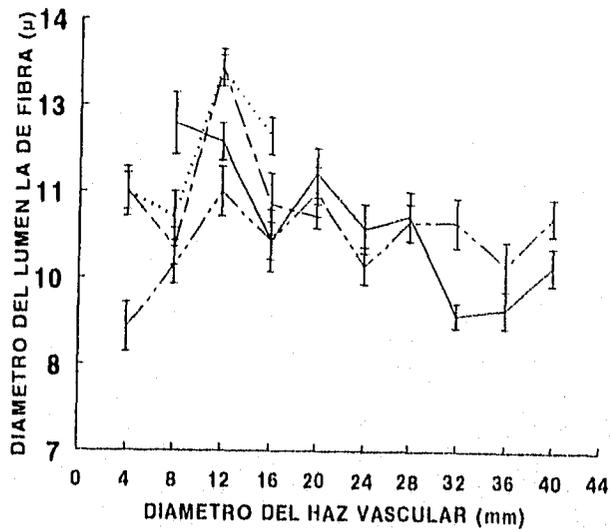


Figura 7. Variación radial del diámetro tangencial del lumen de la fibra de la medula a cámbium. Individuo 1. _____ ; 2. _____ ; 3. _____ ; 4. _____

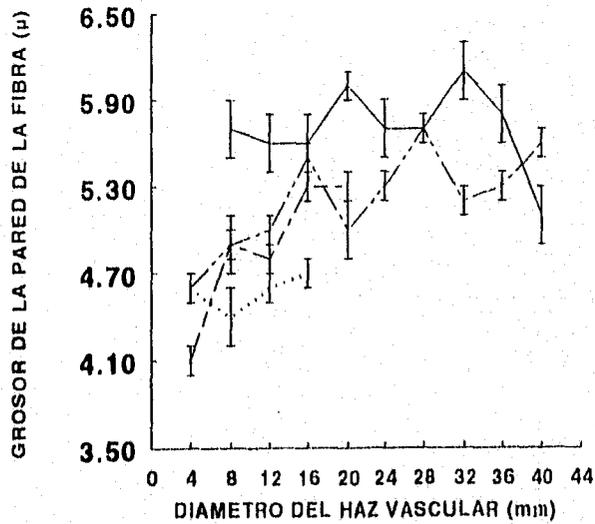


Figura 8. Variación radial del grosor de la pared de la fibra de la medula a cámbium. Individuo 1. _____ ; 2. _____ ; 3. _____ ; 4. _____

Grosor de la pared de la fibra (GRFI). Presenta una tendencia a incrementarse de la medula al cámbium de 4.1 a 6.1 μ , excepto el individuo 1 (Fig. 8). El individuo 1 presenta valores fluctuantes de 5.6 a 6 μ con una disminución en el grosor de la pared cerca del cámbium de 6.1 a 5.1 μ (Fig. 8).

Diámetro tangencial de la fibra (DITAFI). Presenta incrementos de la medula de 18.1 a 23.8 μ hasta 12 mm de ésta, para enseguida fluctuar de 22.3 a 23.2 μ . Esta fluctuación es seguida de un decremento en el diámetro tangencial de la fibra a partir de los 20 mm en el individuo 1 (Fig. 9).

Longitud del elemento de vaso (LOVA). Presenta una tendencia semejante a LOFI, esto es un incremento en la longitud de medula hacia cámbium de 239 a 364 μ (Fig. 10). Sin embargo, el individuo 3 presenta un decremento en la longitud a partir de 12 mm de la medula hacia el cámbium (Fig. 10)

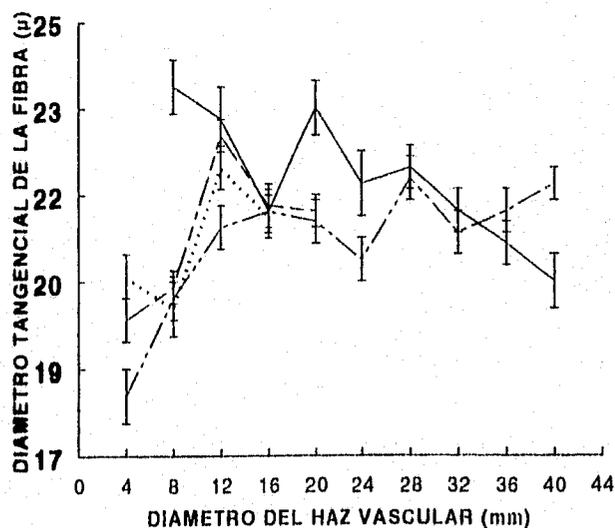


Figura 9. Variación radial del diámetro tangencial de la fibra de la medula a cámbium. Individuo 1. _____; 2. _____; 3. _____; 4. _____.

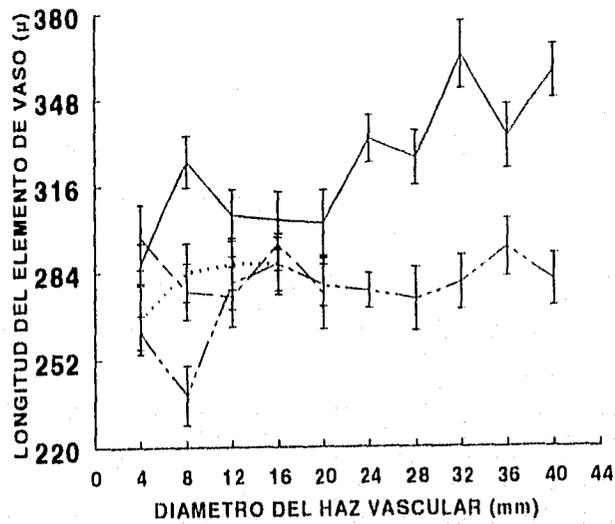


Figura 10. Variación radial de la longitud del elemento de vaso de la medula a cámbium.

Individuo 1. _____ ; 2. _____ ; 3. _____ ; 4. _____

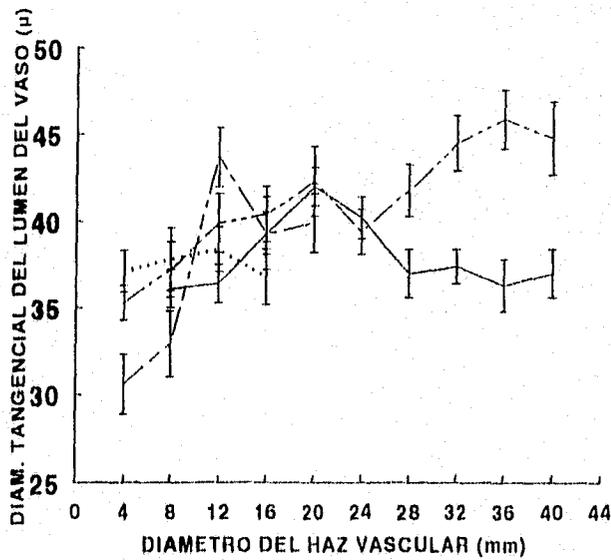


Figura 11. Variación radial del diámetro tangencial del lumen del vaso de la medula a cámbium.

Individuo 1. _____ ; 2. _____ ; 3. _____ ; 4. _____

Diámetro tangencial del lumen del vaso (DIVA). En los individuos muestreados el diámetro tangencial del lumen del vaso fluctúa cerca de la medula de 30.6 a 44.8 μ . Pero a partir de los 8 a 12 mm de la medula tiende a incrementarse progresivamente hacia el cámbium de 36.5 μ de diámetro hasta 44.8 μ (Fig. 11). Una excepción es el individuo 4 el cual presenta un ligero decremento hacia el cámbium (Fig. 11)

Número de vasos/mm² (NOVA). No presenta un patrón definido. Los cuatro individuos estudiados tienden a comportarse en forma diferente. Mientras en el individuo 3 su tendencia es disminuir hacia el cámbium, el individuo 4 sigue un patrón inverso (Fig. 12). El individuo 1 disminuye de la médula a el cámbium en los primeros 16 mm para posteriormente incrementarse ligeramente y mantenerse más o menos constante (Fig. 12). El individuo 2 tiende a disminuir el NOVA a partir de los 16 mm de la médula (Fig. 12).

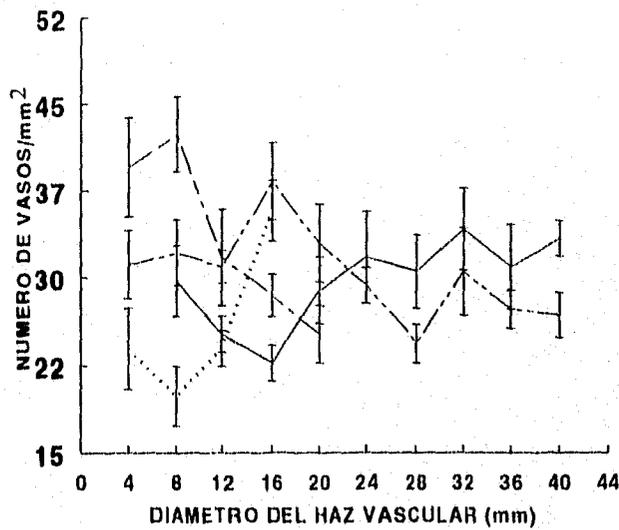


Figura 12. Variación radial del número de vasos/mm² de la médula a cámbium. Individuo 1. _____; 2. _____; 3. _____; 4. _____

Variación Longitudinal

En las figuras 13-19 se presentan los patrones de variación longitudinal en sentido acropétalo, para los caracteres anatómicos analizados.

Longitud de la fibra (LOFI). Los individuos presentan una disminución gradual. El tamaño de la fibra varía de 775 μ en la base hasta 427 μ en el ápice (Fig. 13). Para este carácter se encontró una clara tendencia, donde la longitud decrece a medida que éstas se alejan de la base del tallo.

Diámetro tangencial del lumen de la fibra (DILUFI). Este carácter disminuye de 11.8 a 10 μ en los primeros 90 cm de altura en el tallo, seguido de una variación continua hacia el ápice (Fig. 14). Cerca del ápice el individuo 1 aumenta el diámetro de 10 a 11.8 μ m (Fig. 14). Mientras el individuo 2 tiende a decrecer hasta los 250 cm de altura del tallo para incrementar ligeramente y decrecer a los 330 cm de altura.

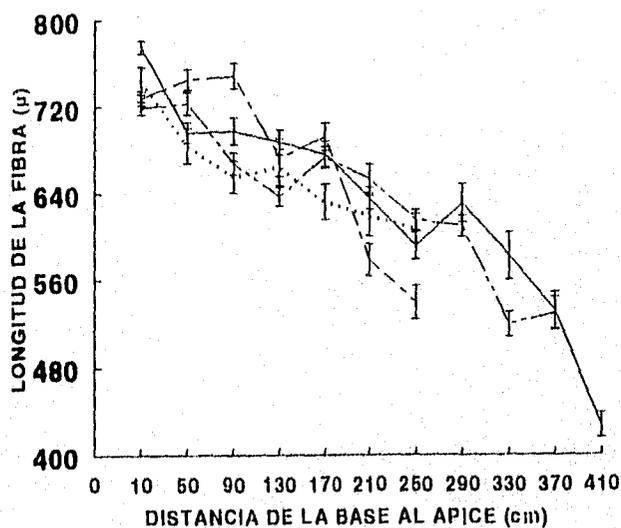


Figura 13. Variación longitudinal en sentido acropétalo de la longitud de la fibra con intervalos de 30 cm. Individuo 1. _____; 2. _____; 3. _____; 4. _____

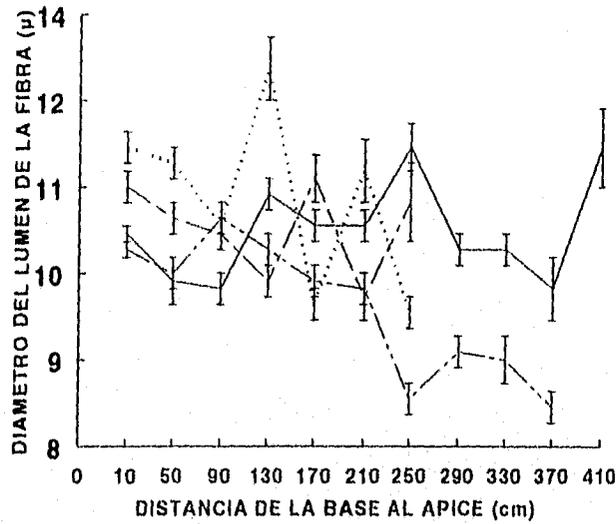


Figura 14. Variación longitudinal en sentido acropétalo del diámetro tangencial del lumen de la fibra. Individuo 1. _____ ; 2. _____ ; 3. _____ ; 4. _____

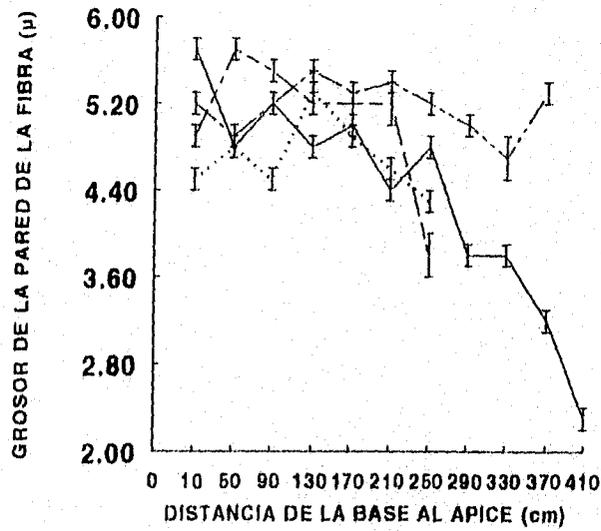


Figura 15. Variación longitudinal en sentido acropétalo del grosor de la pared de la fibra. Individuo 1. _____ ; 2. _____ ; 3. _____ ; 4. _____

Grosor de la pared de la fibra (GRFI). Existe una tendencia a la reducción en el grosor de la pared de la fibra de la base al ápice. Sin embargo, se presentaron fuertes fluctuaciones a lo largo del tallo. El GRFI disminuye hacia el ápice de 5.7 a 2.3 μ (Fig. 15), excepto en el individuo 2 que se incrementa de 5.0 a 5.8 μ (Fig. 15).

Diámetro tangencial de la fibra (DITAFI). Este carácter varía de 23.3 a 18.3 μ en los primeros 250 cm de altura y esta fluctuación es seguida por una tendencia a disminuir hacia el ápice de 21.4 a 16.3 μ m (Fig. 16).

Longitud del elemento de vaso (LOVA). En los primeros 50 cm de altura, se incrementa de 275 a 350 μ después de lo cual por medio de fluctuaciones disminuye hacia el ápice de 350 a 280 μ , y el individuo 1, disminuye abruptamente al llegar al ápice de 280 a 203 μ (Fig. 17).

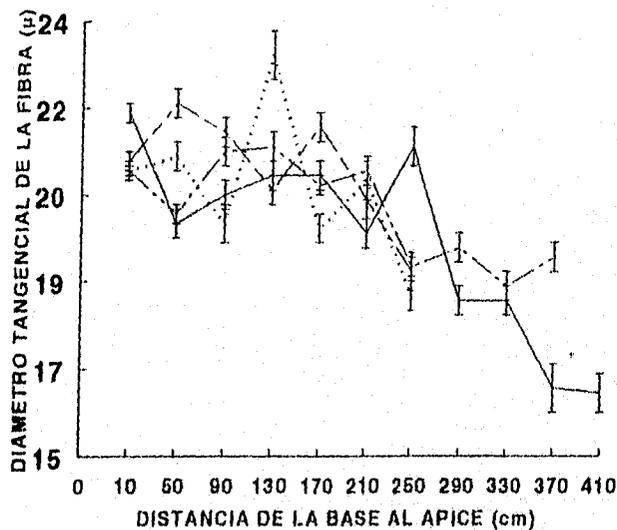


Figura 16. Variación longitudinal en sentido acropétalo del diámetro tangencial de la fibra. Individuo 1. _____; 2. _____; 3. _____; 4. _____

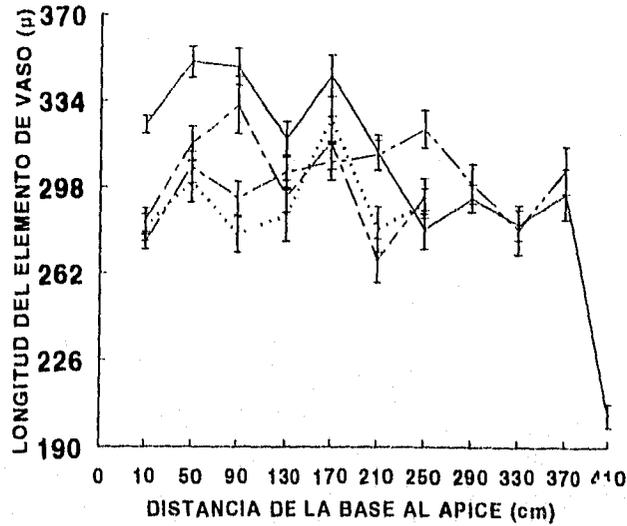


Figura 17. Variación longitudinal en sentido acropétalo de la longitud del elemento de vaso. Individuo 1. _____; 2. _____; 3. _____; 4. _____.

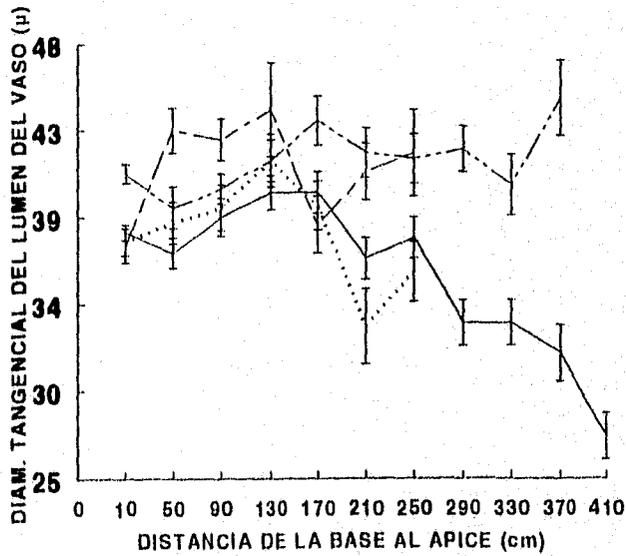


Figura 18. Variación longitudinal en sentido acropétalo del diámetro tangencial del lumen del vaso. Individuo 1. _____; 2. _____; 3. _____; 4. _____.

Diámetro tangencial del lumen del vaso (DIVA). Presenta un incremento inicial de 37.3 a 44.5 μ hasta una altura de 130 cm en el tallo. a partir de la cual los individuos 2 y 3 siguen incrementando su diámetro de 44.5 a 45.1 μ , mientras los individuos 1 y 4 lo disminuyen de 44.5 a 27.2 μ (Fig. 18).

Número de vasos/mm² (NOVA). La frecuencia de vaso/mm² presenta un incremento progresivo de la base del tallo al ápice de 26 a 88 vasos/mm². Sin embargo, entre los individuos muestreados, el individuo 2 cerca de el ápice sufre una disminución de 67 a 43 vasos/mm² (Fig. 19)

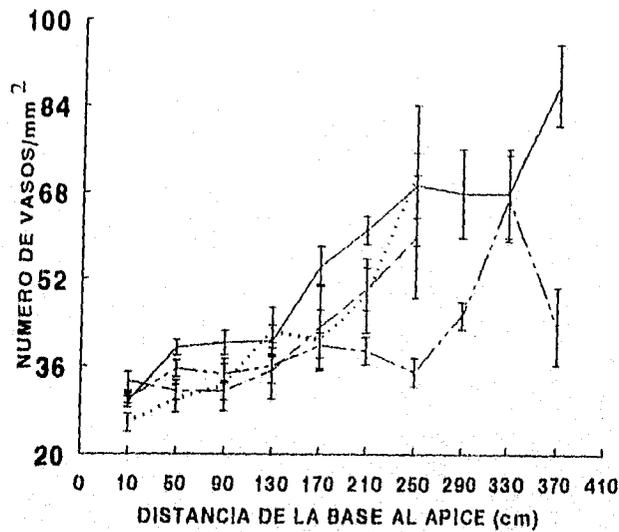


Figura 19. Variación longitudinal en sentido acropétalo del número de vasos/mm²
 Individuo 1. _____ ; 2. _____ ; 3. _____ ; 4. _____

DISCUSIÓN

Variación entre los individuos

Los resultados de las comparaciones anatómicas no siguen el patrón de reducción de la talla celular esperado para sitios estresados como el encontrado por otros autores (Baas *et al.*, 1984; De Kort, 1990; Dodd, 1985; Hunter y Goggans, 1969; Kubo y Koyama, 1993). Los caracteres anatómicos (LOFI, DITAFI, LOVA y NOVA) mostraron mayores dimensiones celulares en los sitios estresados (Cuadro 2A). Estas variaciones pueden ser explicadas en parte por los microclimas que se establecen en el sitio de muestreo. Nuñez (1993) estudió la relación altura-edad de *N. tetetzo*, e indica que las plantas alcanzan la misma altura en diferentes tiempos dependiendo de la orientación de la pendiente o sitio donde se desarrolle, esto es explicado por la radiación solar que incide sobre las laderas y valles ocasionando mayor humedad en algunas laderas en la época de crecimiento (julio-octubre). Por lo tanto, los resultados sugieren que los individuos de los valles podrían ser más viejos que los de las laderas con los cuales fueron comparados y ésta podría ser una de las causas de la mayor talla celular en los sitios estresados.

Los individuos que crecen en las laderas aun de diferente talla no presentan diferencias significativas para la mayoría de los caracteres anatómicos estudiados y por lo tanto, tienen seis caracteres con dimensiones celulares semejantes (Cuadro 2B). Estos resultados sugieren que la disposición de los recursos en el sitio de crecimiento, favorecen un crecimiento uniforme y sin presiones en el desarrollo de los individuos de *N. tetetzo*. En cambio los resultados indican que los individuos creciendo en los valles presentan diferencias significativas para todos los caracteres excepto DILUFI (Cuadro 2B). Dichos resultados pueden estar relacionados con la maduración cambial en respuesta al crecimiento diferencial. De este modo, el individuo 1 puede ser más viejo y la curva de maduración puede ir en decaimiento comparada con la curva del individuo 3 (Fig. 7, 8, 9 y 11). Algunos autores han encontrado decrementos de las tallas celulares en individuos en senectud (Foulger *et al.*, 1975; Ohta, 1972) y esto puede estar sucediendo con *N. tetetzo*.

Los individuos 1, 4 de diferentes alturas pero creciendo en sitios contrastados (Cuadro 2C) no presentaron diferencias significativas para tres caracteres anatómicos. Sin embargo, las mayores tallas celulares las presenta el individuo 1, las diferencias también en estas comparaciones pueden deberse a la maduración del cámbium. Mientras el individuo 4 va en ascenso en la curva de maduración, el individuo 1 puede ir en descenso (Fig. 7, 8 y 9). No se encontraron diferencias significativas para cuatro caracteres entre los individuos 2 y 3 (Cuadro 2C) y los caracteres restantes, las mayores tallas celulares se presentan en el individuo 3, esto sugiere que los individuos de los valles son de mayor edad que los individuos de las laderas y aunque morfológicamente son parecidos en talla, anatómicamente los individuos 1 y 3 podrían tener una madurez cambial mayor a los individuos 2 y 4.

Variación de los individuos en sentido radial y longitudinal

La variación radial y longitudinal evaluada a través de las correlaciones de Spearman y los análisis de varianza seguidos de los análisis de comparaciones múltiples para los siete caracteres anatómicos mostraron los patrones que se discuten a continuación.

Los coeficientes de correlación para los caracteres anatómicos analizados en sentido radial con respecto a la posición son bajos (menores del 35%), que concuerdan con los reportados por Hunter y Goggans (1969) para *Liquidambar styraciflua* en donde el coeficiente de correlación entre la longitud de las fibras y la distancia a la medula, fueron menores del 13%. Del mismo modo Bosman *et al.* (1994) correlacionan el % de pared celular de la fibra y el % del área de los vasos con la distancia a la medula, en función de los individuos obtienen coeficientes de correlación del 8 al 99% para *Shorea leprosula* y *Shorea parvifolia*. Ellos sugieren que las diferencias en las correlaciones se deben a la diferencia de edades entre los árboles, pero no disponen estos datos. Wiemman y Williamson (1988, 1989 a, b) correlacionan la gravedad específica con la distancia de la medula al cámbium y encuentran que la asociación puede ser muy alta para algunas especies como en: *Hampea appendiculata* (83%), *Heliocarpus appendiculatus* (88%), *Ochrema pyramidale* (71%) o tan baja como en: *Guazuma tomentosa* (1%), *Enterolobium cyclocarpum* (8%), *Oreopanax xalapensis* (14%). Estos autores atribuyen las

bajas correlaciones a las especies de rápido crecimiento, las cuales presentan maderas muy ligeras, y las altas correlaciones a las especies de lento crecimiento. En el caso *N. tetetzo*, se supone que es una especie de lento crecimiento y bajas correlaciones, por lo que éstas últimas pueden atribuirse a la diferencia de edades entre los individuos recolectados, así como a la disponibilidad de recursos en los sitios estresados (valles).

Las mayores correlaciones entre caracteres en sentido radial se presentan para DILUFI-DITAFI 77% y GRFI-DITAFI 60%. Estas asociaciones indican que un incremento en el diámetro del lumen o grosor de la pared de la fibra se refleja en un aumento en el diámetro tangencial de la fibra. Carlquist (1975) menciona que un aumento en el diámetro de la fibra está relacionado con un aumento en la resistencia mecánica de la planta para soportar mayor peso y esto podría estar ocurriendo en *N. tetetzo*.

Las correlaciones de los caracteres anatómicos analizados en sentido longitudinal con respecto a las rodajas son bajas, menores al 30%, excepto para el número de vasos/mm² (55%) y la longitud de las fibras (-50%). Estas asociaciones según Carlquist (1975) presentan un decremento en la longitud de las fibras a sucesivas alturas como una respuesta mecánica al menor peso que deben soportar, mientras que el número de vasos/mm² aumenta con la altura para compensar el adelgazamiento del cilindro de xilema. Los resultados aquí presentados apoyan estas interpretaciones.

Las mayores asociaciones entre los caracteres en sentido longitudinal se presentan para DILUFI-DITAFI y GRFI-DITAFI (Cuadro 6). La asociación de estos caracteres de la fibra podrían proporcionar una mayor resistencia mecánica, dada la morfología del tallo. Estos resultados sugieren que los individuos necesitan mayor resistencia mecánica en la parte inferior y media del tallo (Fig. 1). Estas asociaciones también pueden ser interpretadas como la existencia de dos clases de fibras, unas con lúmenes grandes y paredes delgadas y otras con lúmenes pequeños y paredes gruesas. Ambas clases de fibras fueron observadas en cortes transversales. Por una parte las paredes gruesas dan soporte y rigidez, mientras las paredes delgadas

flexibilidad y posible capacidad de almacenamiento. En este sentido, se sugiere un estudio más detallado de este fenómeno.

Los patrones de variación radial y longitudinal dentro de los individuos de *N. tetetzo* son similares a los ya reportados en otras especies de angiospermas (Panshin y De Zeeuw 1980). Aunque no todos los caracteres se apegan a los patrones descritos cerca de la medula, esto puede deberse a que el periodo juvenil de la maduración cambial es muy corta y no se logra apreciar con el método empleado. Se propone para una investigación a futuro muestrear individuos juveniles o hacer divisiones de menor tamaño cerca de la medula. Así mismo muestrear un mayor número de individuos que incluyan individuos viejos para obtener las curvas predictivas de la maduración del cámbium vascular para *N. tetetzo*. DITAFI y NOVA en sentido radial y DIVA en sentido longitudinal difieren de los patrones descritos con anterioridad por Panshin y De Zeeuw (1980).

Variación radial

Las curvas en sentido radial pueden ser divididas en dos fases. La fase inicial cerca de la medula, la cual refleja un incremento en la longitud y grosor de las paredes de los elementos traqueales asociado con el periodo de maduración del cámbium. La segunda fase refleja el periodo de la función estabilizadora de la maduración del cámbium (Panshin y De Zeeuw, 1980). Sin embargo, pueden existir fluctuaciones en las etapas posteriores al desarrollo del árbol (Pichard y Bailey, 1916). En el caso de *N. tetetzo* no se aprecian claramente las dos fases, en especial la cercana a la medula posiblemente por que la etapa juvenil es muy corta en esta especie longeva y porque hay una fase de transición entre xilema primario y secundario, donde el segundo se inicia sólo con la diferenciación de vasos y parénquima (Fig. 5) y la fase fibrosa es tardía. Este comportamiento no se ha reportado para otras cactáceas columnares. Se recomienda investigar el establecimiento del cámbium vascular en cactáceas columnares con objeto de determinar el momento en que se inicia la diferenciación de las fibras.

La longitud de las fibras en dirección radial aumenta de la medula al cámbium en *N. tetetzo*. Este patrón ha sido observado en varias especies como: *Quercus petraea* (Helinska-

Raczkowska y Fabisiak, 1991), *Neolamarckia cadambar* (Ismail *et al.*, 1995), *Cordia elaeagnoides* (León y Barajas, 1987), *Liquidambar styraciflua* (Chow, 1971), *Populus tremuloides* (Yanchuk y Micko, 1990) y *Pithecolobium dulce* (Govindararajalu y Swamy, 1955). Las fibras largas ofrecen mayor fuerza mecánica en proporción a su longitud, ello ha sido correlacionado con el incremento que se observa en la longitud de la fibra de la medula al cámbium (Carlquist, 1975). Esto podría proporcionar un mejor soporte para el tallo, el cual alcanza un mayor peso mientras continúa el crecimiento secundario.

El diámetro tangencial de la fibra en sentido radial aumenta cerca de la medula y disminuye al llegar al cámbium para *N. tetetzo*. Este patrón difiere de lo reportado para *Salix nigra*, *Eucalyptus pilularis*, *Liriodendron tulipifera* y *Platanus occidentalis* (Panshin y De Zeeuw, 1980), donde se encontró un ligero incremento a partir de la medula. El diámetro tangencial del lumen de la fibra en sentido radial disminuye gradualmente de la medula al cámbium y es similar a lo registrado en *Helicarpus appendiculata* (McDonald *et al.*, 1995). El grosor de la pared de la fibra en sentido radial en *N. tetetzo* presenta un aumento gradual de la medula al cámbium, el cual concuerda con lo encontrado para *Cordia elaeagnoides* (León y Barajas, 1987), *Shorea leprosula* y *Shorea parvifolia* (Bosman *et al.*, 1994), *Neolamarckia cadamba* (Ismail *et al.*, 1995), *Helicarpus appendiculata* (McDonald *et al.*, 1995) y *Auracaria angustifolia* (Panshin y De Zeeuw, 1980). La fuerza mecánica que ofrecen las fibras es proporcionada por la longitud y el grosor de la pared de ésta (Carlquist, 1975). Un aumento en el grosor de la pared de la fibra de la medula al cámbium proporciona el soporte adecuado para el aumento en la talla de la planta.

La longitud de los elementos de vaso en sentido radial aumenta de la medula al cámbium aunque su incremento es ligero. Esto concuerda con el patrón reportado para *Cordia elaeagnoides* (León y Barajas, 1987), *Quercus petraea* (Helińska-Raczkowska y Fabisiak, 1991), *Liriodendron tulipifera* y *Fraxinus pennsylvanica* (Panshin y De Zeeuw, 1980). La rapidez de las divisiones pseudotransversales en las células fusiformes iniciales cerca de la medula pueden explicar la formación de elementos de vaso cortos (Swamy *et al.*, 1960; Philipson y Buterfield, 1967). Carlquist (1975) menciona que un aumento en longitud de la medula al cámbium esta

correlacionado con una mayor demanda conductiva de la planta, sin embargo, no menciona como la longitud del elemento de vaso puede estar involucrado en la conductividad.

El diámetro tangencial del lumen del vaso en sentido radial presenta un aumento gradual hacia el cámbium, similar a lo reportado para *Cordia elaeagnoides* (León y Barajas, 1987), *Celtis leavigata*, *Eucalyptus pitularis*, *Liriodendron tulipifera*, *Salix nigra* y cinco especies de *Shorea* (Panshin y De Zeeuw, 1980). Este incremento en el diámetro de los vasos se podría interpretar como una respuesta a la demanda conductiva de la planta debido a una mayor talla.

El número de vasos/mm² en sentido radial para *N. tetetzo* no presenta un patrón definido. En tanto que el patrón reportado para *Neolamarckia cadamba* (Ismail *et al.*, 1995), *Hyeronima alchorneoides* y *Vochysia guatemalensis* (Butterfield *et al.*, 1993) y *Shorea leprosula* y *Shorea parvifolia* (Bosman *et al.*, 1994) es una disminución de la medula al cámbium. Estos resultados indican que para *N. tetetzo* no existe una relación inversa, entre el diámetro de los vasos y el número de vasos/mm² de la medula al cámbium. El comportamiento encontrado podría estar asociado a la turgencia del tallo presente en *N. tetetzo*.

Variación longitudinal

La variación de la longitud de las fibras en sentido longitudinal con respecto al eje del tallo en *N. tetetzo* presenta una reducción de la base al ápice. Este patrón es similar a lo reportado para *Neolamarckia cadamba* (Ismail *et al.*, 1995), *Cordia elaeagnoides* (León y Barajas, 1987), *Liriodendron tulipifera* y *Platanus occidentalis* (Panshin y De Zeeuw, 1980). El decremento en la longitud de las fibras parece estar correlacionado al menor volumen y peso que soporta el tallo a sucesivas distancias a partir de la base de éste como generalizó Carlquist (1975). Con respecto a la variación longitudinal del diámetro tangencial de la fibra para *N. tetetzo*, ésta presenta una disminución gradual de la base al ápice, acentuándose este decremento cerca del ápice. Un patrón semejante fue reportado para *Liriodendron tulipifera* y *Platanus occidentalis* (Panshin y De Zeeuw, 1980), *Neolamarckia cadamba* (Ismail *et al.*, 1995) y *Heliocarpus appendiculata* (McDonald *et al.*, 1995). El diámetro tangencial del lumen de la fibra en sentido longitudinal

también decrece de la base al ápice pero con muchas fluctuaciones, dicho patrón únicamente se había reportado para *Neolamarckia cadamba* (Ismail *et al.*, 1995). El patrón de variación para el grosor de la pared de la fibra presenta ligeras fluctuaciones a partir de la base y cerca del ápice disminuye. Este patrón también fue encontrado para *Cordia elaeagnoides* (León y Barajas, 1987), pero difiere de lo registrado por Panshin y De Zeeuw (1980) para *Populus hybrids* y *Quercus phellos*. En estas especies se presentó una disminución del grosor de la pared de la fibra desde la base. Un aspecto importante de resaltar es que las dimensiones de GRFI, DILUFI y DITAFI en sentido longitudinal varían, pero de la base a tres cuartas partes de la altura del tallo permanecen más o menos constantes y después decrecen en forma considerable cerca del ápice. Este patrón puede estar relacionado con la mecánica del tallo de *N. tetetzo*. *N. tetetzo* necesita fuerza mecánica para resistir el peso en la base y parte media del tallo debido a su turgencia y, flexibilidad cerca del ápice para resistir los movimientos ocasionados por el viento o la lluvia.

El patrón de variación encontrado para la longitud de los elementos de vaso en *N. tetetzo* presenta un ligero incremento y en el ápice disminuye. León y Barajas (1987) encontraron un patrón semejante para *Cordia elaeagnoides*.

Un resultado interesante es la variación del diámetro tangencial del lumen del vaso para *N. tetetzo*, ya que no presenta un patrón definido. En dos de los individuos se incrementa en sentido acropétalo, en el tercero presenta un comportamiento inverso y el cuarto el diámetro es casi constante. Mientras que para *Cordia elaeagnoides*, se ha reportado un aumento en el diámetro a partir de la base pero disminuye cerca de la copa (León y Barajas, 1987), y en *Liriodendron tulipifera* se da un decremento de la base a la copa (Panshin y De Zeeuw, 1980). La variación encontrada puede estar relacionada con la turgencia del tallo de *N. tetetzo*.

Por otra parte el patrón encontrado para el número de vasos/mm² indica un aumento de la base al ápice para *N. tetetzo*. Este resultado muestra que la relación inversa esperada entre el número de vasos/mm² y el diámetro de los vasos (Baas, 1986; Carlquist, 1988) únicamente se encontró en el individuo 1. Carlquist (1975) menciona que un incremento en el número de vasos hacia el ápice del tallo compensa el progresivo adelgazamiento del cilindro de xilema. Sin

ESTA TESIS NO DEBE
SALIR DE LA BIBLIOTECA

embargo, la arquitectura hidráulica de esta cactácea columnar podría estar asociada a la turgencia, tanto en la corteza primaria como en la medula, y por lo tanto, se sugiere que este aspecto sea estudiado por fisiólogos para entender este fenómeno.

CONCLUSIONES

Existen diferencias significativas entre individuos que crecen bajo condiciones contrastantes. No obstante, también se encontraron diferencias entre individuos creciendo en el mismo sitio pero de talla diferente, resultados que sugieren estar asociados a la edad de los individuos.

Existe un patrón de maduración cambial, pero como una consecuencia de la variación, las curvas obtenidas son casi asíntotas. Muy probablemente, *Neobuxbaumia tetetzo* es una especie longeva de lento crecimiento con una acumulación escasa de xilema y presenta un periodo de maduración cambial corto.

La mayoría de los caracteres anatómicos analizados presentan patrones de maduración similares a los reportados para otras angiospermas que forman cilindros sólidos, excepto para el diámetro tangencial de la fibra en sentido radial que difiere de lo reportado por otros autores. En tanto que el número de vasos/mm² en sentido radial y el diámetro tangencial del lumen del vaso en sentido longitudinal no presentan un patrón definido. Lo cual puede estar asociado a la turgencia de la corteza primaria y la medula que afectan directamente la arquitectura hidráulica.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, E.A. 1951. Tracheid length variation in conifers as related to distance from the pith. *Journal of Forestry* 49: 38-42.
- Aung, M. 1962. Density variation outwards from the pith in some species of *Shorea* and its anatomical basis, *Emperial Forestry Review* 41: 48-56. (Tomado de Panshin y De Zeeuw, 1980).
- Bass, P., L. Chenglee, Z. Xinying, C. Keming y D. Yuefen. 1984. Some effects of dwarf growth on wood structure. *IWA Bulletin* n.s. 5:45-63.
- Baas, P. 1986. Ecological patterns in xylem anatomy. En T.J. Givinish (ed.), *On the economy of plant form and function*. Cambridge University Press, Mass. 327-352.
- Bailey, I.W. y A.F. Faull. 1934. The cambium and its derivative tissues. IX: Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens*, and its significance in the identification of fossil woods. *Journal of the Arnold Arboretum* 15: 223-254.
- Bailey, I.W. y W.W. Tupper. 1918. Size variation in tracheary cells. A comparison between the secondary xylem of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proceedings of the American Academic of Arts and Science* 54: 149-204.
- Bamber, R.K. y R.A. Curtin. 1972. Some properties of wood of blackbutt trees of two ages. *Australian Forester* 36: 226-234. (Tomado de Panshin y De Zeeuw, 1980).
- Bannan, M.W. 1965. The length, tangential diameter, and length/width ratio of conifer tracheids. *Canadian Journal of Botany* 43: 967-984.
- Berlyn, G.P. y J.P. Miksche. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. The Iowa State University Press, Ames.
- Bosman, M.T.M., Y. De Kort, M.K. Van Genderen y P. Baas. 1994. Radial variation in properties of naturally and plantation grown light Red Meranti (*Shorea*, Dipterocarpaceae). *IWA Journal* 15: 111-120.
- Bravo-Hollis. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol.I. 2 de U.N.A.M. México.
- Burley, J. 1982. Genetic variation in wood properties. En P. Baas (ed), *New perspectives in wood anatomy*. Nijhoff, The Hague.
- Butterfield R.P., R.P. Crook, R. Adams y R. Morris. 1993. Radial variation in wood specific gravity, fibre length and vessel area for two Central American hardwoods *Hyeronima alchorneoides* and *Vochysia guatemalensis*: natural and plantation-grown trees. *IWA Bulletin* n.s. 14: 153-161.

- Carlquist, S. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press, Berkeley.
- Carlquist, S. 1988. Comparative Wood Anatomy. Springer-Verlag, Berlin.
- Chow, P. 1971. Fiber length variation in the bole of an eccentric Sweetgum tree. *Forest Science* 17: 186-189.
- Dodd, R.S. 1985. Within-tree variation in wood production and wood quality in sycamore (*Acer pseudoplatanus*): its relation to crown characteristics. *Canadian Journal of Forestry Research* 15: 56-65.
- Dood, R.S. y A.B. Power. 1986. Variation in wood structure of white fir along an elevational transect. *Canadian Journal of Forestry Research* 16: 303-330.
- De Kort, I. 1990. Tracheid length in vital and non vital Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) in the Netherlands. *IAWA Bulletin n.s.* 11: 203-209.
- Esau, K. 1976. Anatomía Vegetal. Editorial Omega, Barcelona.
- Foulger, A.N., J.P. Vimmerstedt y C. Eichler. 1975. Stem anatomy of 30-year-old yellow poplar. *Forest Science* 21: 23-33.
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, U.N.A.M. México.
- Gibson, C.A. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5: 29:65.
- Gibson, C.A. 1978. Architectural designs of wood skeletons in Cacti. *Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 40: 73-80.
- Gibson, C.A. y K.E. Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanic Garden* 65: 999-1057.
- Gibson, C.A. y P.S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Mass.
- Griffioen, K. 1972. Some anatomical, physical and mechanical properties of *Populus* "Gelrica", P. "Dorskamp" and P. "Oxford". *Populier* 9: 26-32. (Tomado de Panshin y De Zeeuw, 1980).
- Govindarajalu, E. y B.G.L. Swamy. 1955. Size variation of septate wood fibres in *Pithecolobium dulce* Benth. *Nature* 4476: 315.
- Helinska-Raczowska, L. y E. Fabisiak. 1991. Radial variation and growth in the length of the axial elements of sessile oak wood. *IAWA Bulletin n.s.* 12: 257-262.

- Hunter, A.G. y J.F. Goggans. 1969. Variation of fiber length of Sweetgum in Alabama. *Tappi* 52: 1952-1954.
- Iqbal, M. y A.K.M. Ghouse. 1983. An analytical study on cell size variation in some arid zone trees of India: *Acacia nilotica* and *Prosopis spicigera*. *IAWA Bulletin* n.s. 4:46-52.
- Ismail, J., M.Z. Jusoh y M.H. Sahri. 1995. Anatomical variation in planted Kelempayan (*Neolamarckia cadamba*, Rubiaceae) *IAWA Journal* 16: 277-287
- Kubo, T. y M. Koyama. 1993. Maturation rate of tracheid lengthening in slow-grown young sugi (*Cryptomeria japonica*) trees. *IAWA Journal* 14: 267-272
- León C.G. y J.M. Barajas. 1987. Variación de la estructura de la madera en *Cordia elaeagnoides* DC. *Biótica* 12: 121-129.
- Mainieri, C., J.P. Chimelo y S. Kajiya. 1974. Basic density and anatomical characteristics of the wood of parana pine (*Araucaria angustifolia*) from a plantation in the Capao Bonito Region, State of Paulo, Pulicacao Instituto de Pesquisas Tecnologias, Brazil, no. 1016. (Tomado de Panshin y De Zeeuw, 1980).
- McDonald S.S., G.B. Williamson y M.C. Wiemann. 1995. Wood specific gravity and anatomy in *Heliocarpus appendiculatus*. *American Journal of Botany* 82: 855-861.
- Núñez C.H. 1993. Determinación de edades de una cactácea columnar gigante *Neobuxbaumia tetetzo* Coulter Backerberg var. *tetetzo* en Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Tesis Facultad de Ciencias. UNAM, México, D.F.
- Ohta, S. 1972. Studies on mechanical properties of juvenile wood especially of Sugi-wood and Hinoki-wood, *Bulletin Kyushu University Forest* no. 45. (Tomado de Panshin y De Zeeuw, 1980).
- Panshin, A.J. y C. De Zeeuw. 1980. *Textbook of wood technology*. 3rd Ed. Mc Graw-Hill. New York.
- Paraskevopoulou, A.H. 1991. Variation of wood structure and properties of *Cupressus sempervirens* var. *horizontalis* in natural populations in Greece. *IAWA Bulletin* n.s. 12: 195-206.
- Philipson, W.R. y B.G. Butterfield 1967. A theory on the causes of size variation in wood elements. *Phytomorphology* 17: 155-159.
- Prichard R.P. y I.W. Bailey. 1916. The significance of certain variation in the anatomical structure of wood. *Forestry Quarterly* 14: 662-670.
- Raven P.H., R.E. Evert y S.A. Eichhorn. 1987. *Biology of Plants*. Worth Publishers. New York.

- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Ed. Limusa, México.
- Sanio, K. 1872. Über die Grösse Holzzellen bei der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*) Jahrb. Wiss. Bot. 8: 401-420. (Tomado de Panshin y De Zeeuw, 1980).
- SAS Institute, Inc. 1988. SAS/STAT user's guide, release 6.03 de. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Saucier, J.R., y J.R. Hamilton. 1967. Within tree variation of fiber dimensions of green ash (*Fraxinus pennsylvanica*). Georgia Forest Research Council, Research Paper No. 45. (Tomado de Panshin y De Zeeuw, 1980).
- Smit, E.C. 1965. Flora, Tehuacán Valley. Fieldiana, Botany 31: 101-143.
- Swamy, B.G.L., N. Parameswaran y E. Govindarajulu. 1960. Variation in vessel length within one growth ring of certain arborescent dicotyledons. The Journal of the Indian Botanical Society. 39: 163-170.
- Taylor, F.W. y T.E. Wooten. 1973. Wood property variation of Mississippi delta hardwoods, Wood and Fiber 5: 2-13.
- Valiente B.L. 1991. Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México. Tesis Facultad de Ciencias. UNAM, México, D.F.
- Voorhies, G. y D.A. Jameson. 1969. Fiber length in southwestern young-growth ponderosa pine. Forest Products Journal 19: 52-55.
- Wellwood, R.W. y P.E. Jurazs. 1968. Variation in sapwood thickness, specific gravity and tracheid length in western redcedar. Forest Products Journal 18: 37-40.
- Wiemann, M.C. y G.B. Williamson. 1988. Extreme radial changes in wood specific gravity in some tropical pioneers. Wood and Fiber Science 20: 344-349.
- Wiemann, M.C. y G.B. Williamson. 1989a. Radial gradients in the specific gravity of wood in some tropical and temperate trees. Forest Science 35: 197-210.
- Wiemann, M.C. y G.B. Williamson 1989b. Wood specific gravity gradients in tropical dry and montane rain forest trees. American Journal of Botany 76: 924-928.
- Wilkes, J. 1988. Variation in wood anatomy within species of *Eucalyptus*. IAWA Bulletin n.s. 9: 13-23.
- Wilkes, J. 1989. Variation in wood density of *Pinus radiata* in New South Wales, Australia. Canadian Journal of Forestry Research 19: 289-294.
- Yanchuck A.D. y M.M. Micko. 1990. Radial variation of wood density and length in trembling aspen. IAWA Bulletin n.s. 11: 211-215.

Zavala, J.A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla y clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies. *Biótica* 7: 99-120.